

Tartu Ülikool
Geograafia Instituut

Signe Alama

**Puuliigi ja mulla koosmõju kuuse-, männi- ja kaseseemikute
arengule ja risosfääriprotsessidele katsetingimustes**

Magistritöö loodusgeograafias

Juhendaja:

vanemteadur Krista Lõhmus

Tartu 2005

Sisukord

SISSEJUHATUS	4
1. PUULIIKIDE JA MULLA KOOSMÕJU RISOSFÄÄRIPROTSESSIDEGA	8
1.1. Puistute areng erinevatel muldadel	8
1.2. Risosfääri mõiste ja –protsessid	10
1.2.1. Risodepositsioon	12
1.2.2. Risosfääriprotsesside innovatiivne mudel	12
2. MATERJAL JA METOODIKA	15
2.1. Katsete rajamine ja hooldamine	15
2.1.1. Katsed metsamuldadel	16
2.1.2. Katsed põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangul	17
2.2. Seemikute areng	17
2.3. Mikrobioloogiline analüüs	17
2.4. Proovide fraktsioneerimine ja keemilised analüüsid	18
2.5. Statistikameetodid	19
3. MÄNNI-, KUUSE- JA ARUKASESEEMIKUTE ARENG METSAMULDADEL	20
3.1. Seemikute kasv erinevatel metsamuldadel	20
3.2. Puuliigi ja metsamulla mõju seemikute maapealse osa biomassi jaotusele	22
3.3. Mullatingimuste mõju kaseseemikute leheparameetritele	27
3.4. Biomassi allokatsioon juurtesse sõltuvalt puuliigist ja metsamullast ning juureparameetrite analüüs	29
3.5. Lämmastiku-, fosfori- ja kaaliumitoitumuse analüüs metsamuldadel kasvatatud seemikutel	35
3.6. Seemikute arengut iseloomustavate parameetrite koostõla risosfääri mikroobikoosluste aktiivsusega erinevatel metsamuldadel	40
4. MÄNNI-, KUUSE- JA ARUKASESEEMIKUTE ARENG PÕLLUMULDADEL JA PÕLEVKIVIKARJÄÄRI PUISTANGUMATERJALIL	42
4.1. Seemikute kasv erinevatel põllumuldadel ja puistangumaterjalil	42

4.2. Puuliigi ja mulla mõju seemikute maapealse osa biomassile ja selle fraktsioonjaotusele	43
4.3. Mullatingimuste mõju kaseseemikute leheparameetritele	48
4.4. Biomassi allokatsioon juurtesse sõltuvalt puuliigist ja mullast ning juureparameetrite analüüs	49
4.5. Lämmastiku-, fosfori- ja kaaliumitoitumuse analüüs põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil kasvatatud seemikutel	55
4.6. Seemikute arengut iseloomustavate parameetrite kooskõla risosfääri mikroobikoosluste aktiivsusega erinevatel põllumuldadel ja puistangumaterjalil	58
KOKKUVÕTE JA JÄRELDUSED	60
SUMMARY	63
KASUTATUD KIRJANDUS	65
LISAD	

Sissejuhatus

Iga puuliigi jaoks on olemas mullad, millel nad eelistavad kasvada, ning oma levikuala, kus nad on suutelised kasvama. Mullatingimused mõjutavad mitmesuguste mehhanismide kaudu puistute arengut ja aineringet. Samas ei ole see mõju ühepoolne, vaid valitsevatel puuliikidel on oluline mõju puistute mullale. Osa otseseid ja kaudseid mehhanisme, millega puistud mõjutavad mulda, on seotud eelkõige puistute maapealse osaga, nt varise koguse ja kvaliteediga (Mikola, 1985). Puistute maapealse osa mõju mullale on uurimistulemustega paremini kaetud kui juurte mõju.

Puude vahetu mõju mullale toimub juurte kaudu, kusjuures risosfääris toimuvad protsessid mõjutavad mulla füüsikalisi, keemilisi ja mikrobioloogilisi omadusi (Priha, 1999). Risosfäär on keskkond, kus avaldub mulla, taime ja juurtega assotsieerunud mikroorganismide koosmõju (Lynch, 1990). Risosfääris on suurim juurevarise ja selle lagundajate kontsentratsioon mullas, juurte vahetus läheduses on tuvastatud enamasti suuremaid omastatavate mineraaltoitainete kontsentratsioone, mis viitab juurte aktiivsele tegevusele oma keskkonna ümberkujundamisel ja säilitamisel (Clegg & Gobran, 1997).

Soomes ja Rootsis on intensiivselt uuritud arukase (*Betula pendula* Roth), hariliku männi (*Pinus sylvestris* L.) ja hariliku kuuse (*Picea abies* (L.) Karst) mõju mullale monokultuurides ja potikatsetes (Priha & Smolander, 1997; Priha, 1999; Saetre, 1998). Kuna need puuliigid on ka Eestis metsamajanduslikult olulisimad, pakuvad need tööd suurt huvi nii tulemuste kui meetodika osas. Nende uuringute tulemusi ei saa Eesti oludesse lihtsalt üle kanda, sest meie mullad on Soome ja Rootsi muldadest väga erinevad.

Eestis uuriti risosfääriprotsesside mõju puude mineraalsele toitumusele kõigepealt looduslikes puistutes, seda temaatikat käsitles 1999-2000. a ETF grant nr 3977 "Risofääriprotsesside mõju mineraaltoitainete kättesaadavusele erinevatel muldadel kasvavates okas- ja lehtpuumetsades". Puuliigi ja mullatingimuste koosmõjust objektiivse pildi saamiseks juhinduti muldade valikul sellest, et iga liigi jaoks oleks olemas tema levialal esindatud nii tema kasvuks optimaalsed kui sellest oluliselt erinevad tingimused. Projekti eesmärgiks oli saada uusi teadmisi makroelementide kättesaadavust mõjutavate risosfääriprotsesside kohta erinevatel muldadel kasvavates okas- ja lehtpuumetsades sõltuvalt liigist ja mullatingimustest. Kõdu ja mineraalmulla horisontides uuriti Eesti olulisimate kodumaiste puuliikide – harilik kuusk, harilik mänd, arukask ja hall lepp - ning mõnede dominantsete rohhtaimeliikide mõju risosfääriprotsessidele, seejuures võrreldi risosfääri ja mineraalmulla keemilisi ja mikrobioloogilisi parameetreid. Keemiliste

parameetrite osas olid risosfääri lämmastiku- ja orgaanikasisaldus alati kõrgemad kui mineraalmullal (Truu *et al.*, 2001). Nii okas- kui ka lehtpuude risosfääri ja mineraalmulla pH vahel ilmnes mõlemasuunalisi erinevusi. Juurte hapestav mõju ilmnes enim rähkmullal (mineraalmulla pH>7), kus risosfääri pH oli 0,5-1,2 ühikut madalam kui mineraalmullal. Okaspuude hapestav mõju oli rähkmullal suurem kui lehtpuul (arukask) ja domineerival rohttaimel (sulg-aruluste). Võrreldud alade mineraalmulla mikroobikoosluste mitmekesisused ja aktiivsused erinesid. Samal ajal oli mineraalmulla mikroobikoosluste mitmekesisus ühesugune sõltumata taimeliigist, kuid taimeliigi ja mulla koosmõju mitmekesisusele oli oluline. Mikroobikoosluste aktiivsus oli suurim halli lepa ja rohttaimede risosfääris. Uurimistulemused on Eesti muutunud maakasutuse tingimustes rakendatavad segapuistute planeerimisel, mis on stabiilsemad kui okaspuistud (ETF grandi nr 3977 lõpparuanne, 2000). Looduslikes tingimustes saadud tulemused näitasid nii taimeliikide, muldade kui ka nende koosmõju olulisust risosfääriprotsessidele. Looduslikes tingimustes ei ole aga võimalik välistada teiste taimeliikide juurte mõju ja muid erinevusi, mis tulenevad näiteks mulla- ja valgustingimuste mosaiiksusest.

Seemikutega tehtavad potikatsed võimaldavad hinnata vahetut juurte kaudu toimuvat regulatsiooni ja kontrollida hüpoteese, mis pole võimalik puistu tingimustes.

Uurimisobjektide valikul lähtuti Eesti metsamajanduslikult olulisematest puuliikidest – harilik mänd (34% metsamaast), harilik kuusk (17% metsamaast) ning aru- ja sookask (30% metsamaast) (Aastaraamat METS, 2002) – ning proovialadest ja metsamuldadest, mille kohta on juba varem informatsiooni (Kurvits, 1999; Lõhmus *et al.*, 1991; Lõhmus & Ivask, 1995; Lõhmus *et al.*, 1995; Lõhmus *et al.*, 1996; Ostonen *et al.*, 1999; Truu *et al.*, 2001). Kuna katsetes kasutatud mullad koguti esimesel katseaastal metsaökosüsteemidest, teisel katseaastal aga endistelt põllumaadelt ja põlevkivikarjääri puistangult, imiteerivad katsetulemused vastavate metsakultuuride rajamist ja võimaldavad hinnata eri liikide mõju risosfääriprotsessidele. Söötis põllumaade pindala oli 2004. aastal 400000 ha (Vares, 2005). Praegu tekib neid seoses põlevkivi pealmaakaevandamisega E. Kaare andmetel juurde 180 ha aastas. 1. jaanuariks 2005 oli metsastatud 10188 ha.

Projekti uudsus seisnes selles, et esmakordselt Eestis analüüsiti võrdlevalt peamiste okas- ja lehtpuuliikide risosfääri ja mineraalmulla mikroobikoosluste aktiivsust ja funktsionaalset mitmekesisust katsetingimustes. Mikroobikoosluste aktiivsuse ja mitmekesisuse osas on kasutatud J. Truu ja M. Truu tulemusi.

Käesolev uurimistöö põhineb ETF grandi nr 4895 “Puuliigi mõju risosfääriprotsessidele erinevates mullatingimustes kasvavatel okaspuu- ja

lehtpuuseemikutel” raames aastatel 2001 ja 2002 tehtud katsetel, kus männi-, kuuse- ja kaseemikud kasvasid esimesel katseaastal looduslikest puistutest (Voore, Sõmerpalu ja Kuusnõmme) kogutud muldadel, 2002. aastal endistel põllumuldadel (Iisaku, Kambja ja Reigi) ja Sirgala põlevkivikarjääri puistangumaterjalil (Lõhmus jt., 2004). Sirgala põlevkivikarjääris polnud veel mullaprofiili kujunenud, pinnas koguti taimede istutamiseks vahetult peale puistangu tasandamist. Alad valiti mullaparametritelt võimalikult erinevad, kuid eelkõige pH gradiendi järgi. Katses võrreldi hariliku männi, hariliku kuuse ja arukase risosfääri parameetreid.

Töö tulemused on saadud 2001. aastal 580. ja 2002. aastal 386. seemiku mõõtmistulemuste analüüsimisel ja kujutavad endast olulisi fooniandmeid mikrobioloogiliste analüüsitulemuste tõlgendamisel. Varasemates analoogilistes katsetes on seemikute maapealse osa analüüsile pööratud vähe tähelepanu, põhiliselt on kasutatud lehtede mineraaltoitainete kontsentratsioone, iseloomustamaks mineraalset toitumust ning juurte osatähtsust seemiku massist, iseloomustamaks allokatsiooni juurtesse. Viimastel aastatel on selgunud, et mulla mikroobikooslusi toetatakse suurel määral taimede poolt. Kui boreaalses männikus välistati laskuv vool, vähenes mulla hingamine kaks korda, seega said mulla mikroobikooslused poole kasutatud süsinikuallikatest otse taimedelt (Högberg *et al.*, 2001). Võiks eeldada, et mida parem on seemiku maapealse osa kasv (suurem produktsioon), seda paremini toetab ta mulla ja risosfääri mikroobikooslusi ning see peaks kajastuma ka tema mineraalses toitumuses.

Alates 2004. aastast jätkuvad uurimused looduslikes tingimustes ETF grandil nr 6011 “Risofääriprotsesside mõju metsaökosüsteemi kujunemisele erineva liigilise koosseisuga puistutes põlevkivikarjääri puistangutel” (2004-2007) raames, kus magistritöö autor osaleb põhitäitjana. Esimesel uurimisaastal selgus imijuurte eripinna ja risosfääri mikroobikoosluste aktiivsuse vaheline positiivne seos (Lõhmus *et al.*, 200X). Sellega seoses on magistritöö autor tegelenud rohkem peamiselt imijuurte morfoloogiliste adaptatsioonide ja risofääriprotsesside kooskõllaga erinevatel puuliikidel. Osaledes COST E38 projektis „Woody Root Processes“ (2004-2007) täiendas autor oma teadmisi imijuurte anatoomia uurimismetoodika alal projekti poolt finantseerituna 2005. a. jaanuaris Rootsipõllumajandusülikooli Ökoloogia ja Keskkonnateaduste osakonnas.

Magistritöö autor on osalenud kolme artikli kirjutamisel, millest kaks on avaldatud (Alama jt., 2004; Lõhmus jt., 2004) ja üks esitatud avaldamiseks ajakirjale „Plant and Soil“ ning saanud positiivse tagasiside (Lõhmus *et al.*, 200X). Uurimismetoodikat ja tulemusi on esitatud COST E38 konverentsil „Woody Root Processes under a Changing Environment“

oktoobris 2004 Thessalonikis ja risosfäärikongressil „Rhizosphere – Perspectives and Challenges – A Tribute to Lorenz Hiltner“ september 2004 Münchenis.

Magistritöö põhieesmärgiks oli analüüsida Eesti peamiste okas- ja lehtpuuliikide - arukase, hariliku kuuse ja hariliku männi - seemikute arengut ja erinevate puuliikide ning muldade koosmõju risosfääriprotsessidele katsetingimustes, mille saavutamiseks:

- võrreldi okas- ja lehtpuuseemikute arengut erinevatel muldadel;
- analüüsiti seemikute maapealse osa ja juurestiku morfoloogilisi parameetreid;
- analüüsiti seemikute mineraalset toitumust ja mineraaltoitainete (N, P, K) kasutamise efektiivsust erinevatel muldadel;

analüüsiti seemikute suuruse, ehituse ja mineraalse toitumuse koosmõju risosfääriprotsessidega erinevatel muldadel.

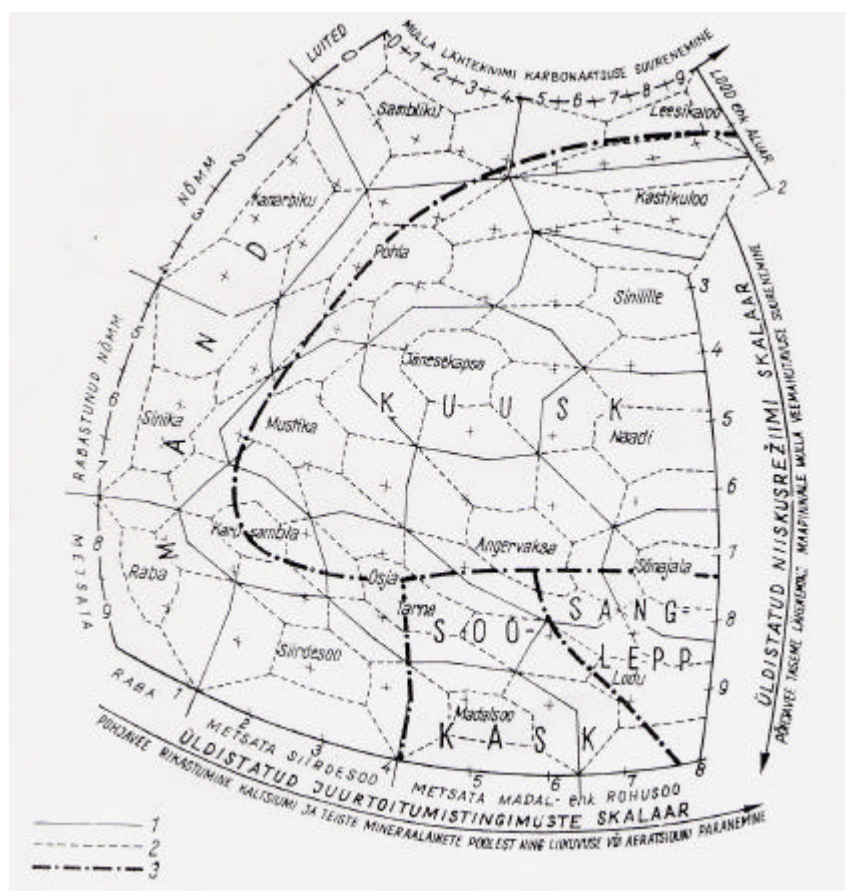
Tänuavaldus. Olen väga tänulik kõigile, kes magistritöö valmimisele kaasa aitasid. Aitäh Jaak ja Marika Truule mikrobioloogiliste analüüside, Mai Oleskile keemiliste analüüside, Ivika Ostonenile illustreerivate fotode, Ilmar Pardile ingliskeelse kokkuvõtte redigeerimise, EPMÜ metsakasvatuse osakonnale WinFOLIA kasutamise eest. Erilised tänusõnad aga Krista Lõhmusele töö juhendamise ja ühiste diskussioonide eest.

Magistritöö valmis ETF grantide nr 3977, 4895 ja 6011 toetusel.

1. Puuliikide ja mulla koosmõju risofääriprotsessidega

1.1 Puistute areng erinevatel muldadel

Kasvukoha viljakus ja puistu alustaimestiku liigispetsiifiline koosseis on suures osas määratud mullakarakteristikute poolt. Erinevatel puuliikidel on oma kasvukohaeelistused. Puuliigi levikut iseloomustavad kasvukohatingimused esitatakse kõige üldistatumalt kasvukohatüübi kaudu, näiteks Eesti enamuspuliikide looduslik levik kasvukohatüüpide ordinatsiooniskeemil (Lõhmus, 1984), kus kuusk hõlmab viljakamad alad (Joonis 1). Arukase ja kuuse leviala kattuvad suures osas, männi sünekoloogiline areaal sisaldab väiksema mullaviljakusega metsatüüpe. Metsatüüpide ordineerimine E. Lõhmuse skeemil rajaneb eelkõige mullategurite gradientidel. Mänd, kuusk ja kask suudavad kasvada ka samades kohtades ja võivad mõjutada mullakarakteristikuid erinevalt (Saetre, 1998). Mida soodsamad on mullatingimused, seda suurem on puistu tootlus.



Joonis 1. Enamuspuliikide sünekoloogiline areaal (Lõhmus, 1984). 1 – kasvukohatüübi piir; 2 – kasvukoha alltüübi piir; 3 - puuliigi loodusliku leviku piir.

Kask on metsa ajaloos tuntud mullatingimusi parandava puuliigina, eriti võrreldes kuusega. Uuringud on näidanud, et kaasikutes võivad mulla pH ja toitainete sisaldus suureneda ning C:N suhe langeda (Gardiner, 1968; Miles & Young, 1980; Mikola, 1985).

Mineraaltoitainete, eelkõige lämmastiku kättesaadavus mullast on peamine kasvu limiteeriv tegur parasvöötme metsaökosüsteemides. Kuna mineraaltoitainete omastamine toimub juurtes, on aineringe jaoks väga olulise tähtsusega juurtes ja nende vahetus ümbruses – risosfääris – toimuvad protsessid. Tavaliselt hinnatakse mineraaltoitainete kättesaadavust mullast nende sisalduse järgi taimeorganites, hinnates ka toitelementide vahekorra, näiteks N:P:K suhete vastavust konkreetse puuliigi jaoks optimaalsele T. Ingestad'i (1987) järgi. Mineraalset toitumist tagavate mehhanismide mõistmiseks konkreetsete puuliikide ja muldade puhul on möödapääsmatud risosfääriuuringud (Gobran & Clegg, 1996; Gobran *et al.*, 1997).

Risosfääri mikroobikooslus erineb kvantitatiivselt ja kvalitatiivselt mulla mikroobikooslusest. See erinevus väljendub nii mikroorganismide arvukuse väärtustes kui ka koosluse erinevate osade esindatuses (Curl & Truelove, 1986; Lynch, 1990).

Taimejuured eritavad ümbritsevasse mulda ühendeid, mis soodustavad mikroorganismide kasvu. Samas eritavad juuri ümbritsevat mulda asustavad mikroorganismid keskkonda eksoensüüme ja taimekasvufaktoreid, muutes nii ise aktiivselt oma elukeskkonda. Juureeritiste kogus ja koostis erineb nii piki juurt kui ka juurest kaugenedes, mistõttu ka risosfääri mikroorganismid on juurestiku eri piirkondades erineva mõju all (Wang & Zabowski, 1998; Westover *et al.*, 1997). Mikroobikoosluse ruumilise varieeruvuse ja varieerumise põhjuste uurimine on vajalik risosfääriprotsesside täpsemaks kirjeldamiseks.

Kirjanduse andmetel sõltub risosfääri mikroobikoosluse struktuur taimeliigist (Westover *et al.*, 1997). Oletatakse, et erinevad puuliigid erinevad juurte kaudu eritatavate ühendite koostiselt, mis omakorda põhjustab erinevusi juurestiku mikroobikoosluse struktuuris ja arvukuses (Grayston & Campbell, 1996).

Mikroobikooslused mineraalmullas ja risosfääris on erinevad. Mida viljakam on muld, seda väiksem on mineraalmulla ja risoni mulla mikroobikoosluste erinevus. ETF grandi nr 3977 tulemusena selgus ka uuritud puistutes, et mida toitaineveaasem on horisont, seda suurem on erinevus mikroobikooslustes juurte lähiümbruses ja juurevabas mullas (Truu *et al.*, 2001).

1.2 Risosfääri mõiste ja -protsessid

Domineerivatel liikidel on oluline mõju puistute mullale. Osa otseseid ja kaudseid mehhanisme, millega puud mulda mõjutavad, on seotud eelkõige puistute maapealse osaga, nt varise koguse ja kvaliteediga, võra- ja tüvevoolu näitajatega, mikrokliima ja alustaimestiku varieeruvusega võrade all, jne (Priha, 1999).

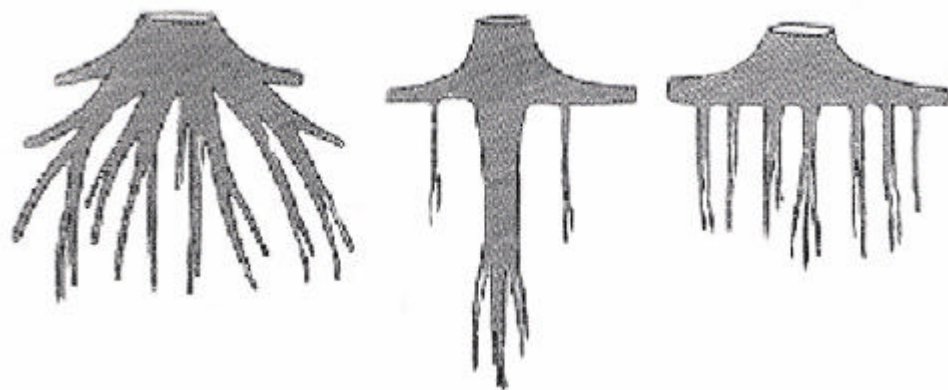
Puistute maapealse osa liigispetsiifiline mõju mullale on varasemate uuringutega paremini kaetud kui risosfääriprotsessidega seotu. Okkavarise ebasoodsamad omadused võrreldes lehevarisega ning tema mulda hapestav toime lagunemisel on üldteada, lehtmetsa võrastik võib olla ka puhvriks hapestavale märgdepositsioonile (Hyvärinen, 1990). Enamuses metsaökosüsteemide uuringutes piirduakse vaid puistute maapealse osa ja mulla struktuuri ning keemiliste parameetrite analüüsiga, arvestamata seda, et aastasest netoproduktisioonist võib maa alla minna 70-80% (Linder & Axelsson, 1982; Vogt & Persson, 1991). Juure- ja risosfääriprotsesside sage ignoreerimine on tinginud juurte nimetamise taimede “varjatud pooleks” ja risosfääri selle “varjatud poole varjatud pooleks” (Bowen & Rovira, 1991), kuna teda on raske uurida (Gobran *et al.*, 1997).

Risosfääri mõistel on palju erinevaid definitsioone. Esimesena võttis risosfääri mõiste kasutusele Hiltner 1904. aastal bakterite ja liblikõieliste juurte kooselu kirjeldamiseks (Curl & Truelove, 1986). Sellele teaduse tähtsündmusele pühendati 2004. aasta septembris toimunud risosfäärikongress „Rhizosphere Perspectives and Challenges – A Tribute to Lorenz Hiltner“ (Lõhmus jt., 2004). Curl ja Truelove (1986) defineerisid risosfääri kitsa mullatsoonina, mida mõjutavad elusatest juurtest leostuvad või erituvad ained, mis omakorda muudavad mikroobikoosluste aktiivsust. Lynch (1990) defineeris risosfääri keskkonnana, kus toimub mulla, taime ning juurtega assotsieerunud organismide koosmõju. Kui morfoloogiliselt on juured ja muld või mikroorganismid ja muld selgelt eristatavad, siis “funktsionaalsest vaatepunktist sellist selget piiri ei eksisteeri” (Ulrich, 1987).

Taimejuuri võib käsitleda “bioloogiliste inseneridena”, kuna nad bovad ja säilitavad oma keskkonda. Juur-muld süsteemi aktiivsete transformatsioonide hulka kuuluvad näiteks mikroobikoosluste elutegevuse toetamine (Curl & Truelove, 1986) ja mineraaltoitainete vabanemine risosfääri eksudaatide (orgaanilised happed, ensüümid) mõjul (Clegg & Gobran, 1997; Clemensson-Lindell & Persson, 1992). Spetsiaalsed ensüümid nagu fosfataasid võivad oluliselt mõjutada fosfori omastamist taimede poolt. Risosfääris on suurim juurevarise ja selle lagundajate kontsentratsioon mullas, juurte vahetus läheduses on tuvastatud ka suuremaid omastatavate mineraaltoitainete kontsentratsioone, mis viitab juurte aktiivsele tegevusele oma keskkonna ümberkujundamisel ja säilitamisel (Cairney &

Meharg 2002; Chen *et al.*, 2002; Gobran *et al.*, 1997; Grayston, 2000; Vogt & Persson, 1991). Hoolimata väikesest ruumalast, mille risosfäär mineraalmullas moodustab (Gobran & Clegg, 1996), on tal siiski keskne roll juured-muld kontinuumis. Juurte, mikroobikoosluste ja metsamulla vastastikust mõju reguleerivad juurtest vabanevad assimilaadid (Högborg *et al.*, 2001). Peentesse juurtesse ja nende kaudu kasvusubstraati minevad assimilaatide vood on vajalikud kasvukohatingimustele vastava mineraalse toitumise tagamiseks, mis toimub maapealse produktsiooni arvel (Vogt & Persson, 1991).

Sõltuvalt liikide eripärast on arukase, hariliku kuuse ja hariliku männi juurestiku ehituses olulised erinevused. Täiskasvanud arukasel on süda-, männil sammas- ja kuusel ankurjuurestik (Köstler *et al.*, 1968) (Joonis 2). Kuigi esimestel kasvuaastatel on ka kuusel ankurjuurestik, erineb ta oluliselt männi omast. Kase-, kuuse- ja männiseemikutel võivad erineda juurestiku pikkused, välispindalad, diameetrite sagedusjaotused (männiseemikute juured on näiteks jämedamad kui kuusel) ja kasvukuhikute arvud. Hariliku männi, hariliku kuuse ja arukase imijuured on valdavalt ektomükoriisad, valdavalt toimub mineraalne toitumine mükoriisaseenehüüfide vahendusel. Seega on mükoriisatippude arv väga oluline näitaja. Analüüsides liikidevahelisi erinevusi juurte mõjus mulla mikroobikoosluste struktuurile ja aktiivsusele on sageli otstarbekas juurestiku ehitusest ja suuruselt tulenevad erinevused elimineerida. Selleks tööks on kasutatud programmi WinRHIZO koos juurte skaneerimiseks kohandatud ja justeeritud skänneri ja abiseadmetega (Priha, 1999), ka käesolevas töös kasutati tarkvara WinRHIZO (Regent Instruments).



Joonis 2. Juurestiku tüübid. Vasakult: süda-, samm- ja ankurjuurestik (Köstler *et al.*, 1968).

Juured mõjutavad paljusid füüsikalisi ja keemilisi faktoreid mullas. Risosfääri pH võib erineda ülejäänud mulla pH-st isegi 2 pH ühikut, nt pH langus toimub taime NH_4^+ omastamisega kui risosfääri eraldub üks vesinikioon ja suurenemine NO_3^- omastamisega, mil iga assimileeritud nitraatiooni kohta jääb risosfääris vähemaks üks H^+ . (Marschner, 2002; Nye, 1981; Wang & Zabowski, 1998). ETF grandi nr 3977 raames uuritud Eesti puistute erinevates mullakihtides oli risosfäär madalama pH-ga (0,1-0,4 pH ühikut) kui juurevaba muld Sõmerpalu pohlamänniku Bh horisondis. Voore prooviaala heleda kahkja mulla huumushorisondis oli kuuse ja männi risosfäär vähem happeline kui juurevaba muld, risosfääri pH oli 0,24-0,40 võrra suurem (ETF grandi nr 3977 lõpparuanne, 2000). Sellised erinevused on liiga väikesed tegemaks olulisi järeldusi. Näiteks Kuusnõmme rähkse mulla puhul oli juurte lähimuld looduslikus puistus kuni 1,2 pH ühiku võrra happelisem kui juurevaba muld.

1.2.1 Risodepositsioon

Orgaanilise materjali lisandumine juurtest mulda – risodepositsioon – stimuleerib mikroobide kasvu ja risosfääri arengut. Juurtest on mulda lisandunud kõiki taime keemilisi komponente, mida Lynch (1990) on klassifitseerinud nelja erinevasse gruppi:

1. Vees lahustuvad eksüdaadid - suhkrud, aminohapped, orgaanilised happed, hormoonid ja vitamiinid, mis eralduvad juurtest (ilma metaboolset energiat vajamata).
2. Ainevahetusprotsesside tagajärel erituvad sekreedid (nõred) - polümeersed süsivesikud ja ensüümid.
3. Lüsaaadid, mis vabanevad rakkude (sh rakuseinad) autolüüsil (lagunemisel), kui irdub kogu rakk ja aja jooksul ka kogu juur.
4. Gaasid nagu näiteks etüleen ja CO_2 .

1.2.2 Risosfääriprotsesside innovatiivne mudel

Kontseptuaalne risosfääri omadusi ja -protsesse kajastav mudel toitainete kättesaadavuse hindamiseks mineraalmulla horisontides on esitatud Gobrani ja Cleggi (1996) poolt. See mudel baseerub juured-muld kontiinuumi jaotamisel kolme fraktsiooni geneetiliste horisontide kaupa. See jaotus lähtub kaugusest juurest:

- 1) rison (*soil-root interface*) – peened juured ja nendega vahetus kontaktis olev muld;
- 2) risosfäär (*rhizo*) – risonit ümbritsev õhuke mullakiht, mis on juurte ja nendega assotsieerunud organismide poolt mõjutatud vähem kui vahetus kontaktis olev muld;
- 3) juurevaba muld (*bulk*) – mineraalmuld, millest on eraldatud rison ja risosfäär.

Vaadeldakse ainult peente juurte (metsaökosüsteemides tavaliselt $d < 2$ mm) risosfääri. Eeldatakse, et massivoog ja difusioon on tähtsaimad protsessid mineraaltoitainete transpordiks ühest fraktsioonist teise. Oluline vee ja toitainete transport toimub mükoriisahüüfide kaudu.

Mudeli põhihüpotees: juured ja nendega assotsieerunud organismid säilitavad toitainete kõrgema kättesaadavuse juurte lähimullas võrreldes ülejäänud mineraalmullaga. See saavutatakse täiendava energia investeerimisega mitmesuguste orgaaniliste ühendite näol risonis ja risosfääris. Nende fraktsioonide orgaaniline aine on toitainete reservuaariks juurte vahetus läheduses. Seoses orgaanilise aine akumulatsiooniga risosfääris suureneb mulla niiskusesisaldus, potentsiaalne mineraliseerumine ja ioonvahetusvõimalused. Substraadi paranemisega nii juurte kui mikroobide jaoks soodustub mineraalmullas porumine orgaaniliste hapete ja spetsiaalsete ensüümide abil (nt muudetakse fosfataaside abil omastatavaks fosfor). Mulla, mikroorganismide ja juurte koosmõjudega luuakse nende üksteist toetav süsteem, mis lõppkokkuvõttes tagab mineraaltoitainete parema kättesaadavuse ja omastamise.

Teine hüpotees: toitainete akumulatsioon või ammendumine nendes mullafraktsioonides (rison, risosfäär ning mineraalmuld, millest on eraldatud rison ja risosfäär) kajastab stressi määra juurtoitumises (Clegg & Gobran, 1997).

Eksperimentaalsel kontrollimisel leidis faktilist kinnitust Gobrani ja Clegg'i põhihüpotees, et juured kujundavad aktiivselt ümber oma keskkonda, soodustamaks mineraaltoitainete omastamist (Gobran & Clegg, 1996; Clegg & Gobran, 1997). Ruumalalt ja massilt vähenes fraktsioonide osatähtsus alates risonist mineraalmullani. Leedemullal kasvava kuusiku ülemiste mineraalmulla horisontide puhul ei ületanud risoni + risosfääri osatähtsus 2% fraktsioonide kogumassist (Gobran & Clegg, 1996).

Uudsed kontseptsioonid ja uurimistulemused erinevad põhimõtteliselt traditsioonilistest (Nye & Tinker, 1977), kus risosfääri käsitleti kui toitainete ja vee ammendumistsooni nende kiire omastamise tõttu taimede poolt, mida ei suuda kompenseerida aeglane difusioon.

Eri puuliikidel on tuvastatud erineva koostisega juureeritisi (Smith, 1976) ning puuliikide selektiivset mõju risosfääri mikroobikoosluste struktuurile (Grayston *et. al.*, 1998).

Nii maapealse kui juurevarise mineraliseerumine, eelkõige lämmastiku puhul, on võtmeprotsessideks metsaökosüsteemide aineringes ja aktiivsemad risosfääris. Seejuures puude risosfääri olulisim osa on mükorisosfäär, kus leidub mikroobikooslustele soodsaid mikroniše nii juurte kui seeneniitide vahetus läheduses. Juureeritised on mikroobidele süsinikuallikaks. Mükoriisasümbioos muudab nii kvalitatiivselt kui kvantitatiivselt juureeritiste iseloomu. Osa seeneniitidega ühendatud bakteritest soodustavad hüüfide kasvu ning parandavad taimepartneri kasvu, stimuleerides ka uute juuretippude nakatumist (Garbaye, 1994).

2. Materjal ja metoodika

Kasvuhoonekatsete uurimismetoodikat on kirjeldatud töödes (Alama jt., 2004; Lõhmus jt., 2004). Mikrobioloogiliste analüüside osas on kasutatud M. Truu ja J. Truu tulemusi (Lisad 5, 15) (Alama jt., 2004; Lõhmus jt., 2004).

Töös kasutatakse sõna “kask” ainult arukase puhul, sookaske pole selles töös uuritud.

2001. aastal osales autor mõõtmistulemuste saamisel:

- 1) augustis ja novembris männi-, kuuse- ja kase seemikute kõrguse mõõtmisel, nende fraktsioneerimisel ja kaalumisel (kokku 580 taime mõõtmistulemused, neist 214 taime kasutati kõrguste korduvmõõtmisel).
- 2) kase seemikute lehepinna määramisel WinFOLIAGA (79 taime).
- 3) kõigil massi jaotuse uurimisel kasutatud taimedel (2 korjet, igas 12 katsevarianti, millest igas koguti 15-22 taime) eraldati fraktsioonid: rison, risosfäär ja juurevaba muld.
- 4) juurestike skaneerimisel ja mõõtmisel WinRHIZOga (12 katsevarianti, igas 3-6 juurestikku). WinRHIZO mõõtmistulemustest oli otstarbekas kasutada eripikkust mitte eripinda jm näitajaid, kuna peente <2 mm juurte fraktsioon ei ole homogeenne, sest sinna kuuluvad nii elusa esikoorega juured (sh mükoriisad) kui ka juhtejuured
- 5) juuretippude loendamisel (60 taime).

2002. aastal osales autor mõõtmistulemuste saamisel:

- 1) septembris ja novembris männi-, kuuse- ja kase seemikute kõrguse mõõtmisel, nende fraktsioneerimisel ja kaalumisel (kokku 386 taime mõõtmistulemused, neist 217 taime kasutati kõrguste korduvmõõtmisel).
- 2) kase seemikute lehepinna määramisel WinFOLIAGA (56 taime).
- 3) kõigil massi jaotuse uurimisel kasutatud taimedel (2 korjet, igas 12 katsevarianti, millest igas koguti 15-22 taime) eraldati fraktsioonid: rison, risosfäär ja juurevaba muld.
- 4) juurestike skaneerimisel ja mõõtmisel WinRHIZOga (12 katsevarianti, igas 3 juurestikku).
- 5) juuretippude loendamisel (24 taime).

Kokku analüüsiti 966 seemiku mõõtmistulemusi.

2.1. Katsete rajamine ja hooldamine

Aastatel 2001 ja 2002 tehti 2 potikatset, mõlemad katsed kestsid ühe vegetatsiooniperioodi. Võrreldavateks puuliikideks olid harilik mänd, harilik kuusk ja arukask. Korduste arv

taimedega variantides oli 50. Paratamatult muutuvad muldade ettevalmistamisel ja potikatsete käigus muldade omadused, mistõttu iga mulla korral on ka taimedeta kontrollkatse (Priha, 1999), iga mulla kohta tehti 10 taimedeta kordust (Lõhmus jt, 2005).

Mineraalmullad sõeluti 4 mm ja kõdu 6 mm sõelaga. Töötlemine mõjutab muldade keemilisi näitajaid, vastavaid mullaparametreid on mõõdetud nii lähtemuldadel kui iga taime ülesvõtmise ajal.

Seemikud kasvatati ette Ihaste puukoolis sarnastes tingimustes. Esimesel aastal kasutati üheaastaseid männi- ja kuuseseemikuid ning kaheaastaseid arukase seemikuid. Teisel, 2002. aastal tehtud kasvuhoonekatses kasutati ainult üheaastaseid seemikuid.

Enne istutamist oli kõigil seemikutel selles vanuses antud liigile omane juurestiku tüüp, kuusel ja männil sammasjuurestik ning arukasel südajuurestik (Köstler *et al.*, 1968). Kõigi seemikute juuri kärbiti istutamisel vastavalt kasutada oleva mullakihi kõrgusele potis, vältimaks ebasoovitavat juurestiku deformatsiooni. Taimed istutati plastpottidesse, mille põhi kaeti pestud graniitkillustikust dreneažiga (1,5 cm). Tüvikoonusekujulise poti mõõtmed olid: kõrgus 7,5 cm, ülemine diameeter 10,5 cm, alumine diameeter 7,0 cm. Juurestikud pesti destilleeritud veega enne istutamist võimalikult puhtaks, 1 cm poti ülaservast jäeti tühjaks kastmisvee jaoks. Potid paigutati kärgjalt muldade kaupa TÜ botaanikaia Soinaste eksperimentaalosakonna territooriumile, sademete mõju vältimiseks kasutati kilekatust. Iga kahe nädala tagant paigutati potid juhuslikult ümber, et vältida varjutamisest tingitud erinevusi valgustingimustes. Varisenud lehed eemaldati iga kastmise ajal, et minimaliseerida taime maapealse varise mõju mullale. Ka eraldati potist välja kasvanud juured. Risosfäärikatse paigutus on näha Lisas 2.

Kastmiseks kasutati destilleeritud vett, kuna botaanikaaias kasutada oleva põhjavee pH oli 7,0 mis oleks moonutanud eelkõige happelisi muldi. Taimi kasteti kuni veega küllastumiseni juunis, juulis ja augustis iga päev, sügiskuudel vastavalt vajadusele harvem, umbrohud kõrvaldati. Proovid võeti maksimaalse lehemassi ajal augustis (2001) ja septembris (2002) ning oktoobri lõpus ja novembri alguses pärast kaselehtede varisemist.

2.1.1. Katsed metsamuldadel

Katse rajati 2001. aasta mais. Looduslikest puistutest valiti Voore jänesekapsakuusik, Sõmerpalu pohlamännik ja Kuusnõmme kastikuloo kuuse-männi segapuistu. Sõmerpalu õhukeselt nõrgalt leetunud leedemuld, Voore hele kahkjass muld ja Kuusnõmme gleistunud keskmise sügavusega rähkmuld on tekkinud erinevates geoloogilistes lähtetingimustes, mis

tagab vajalikud mullatingimuste gradiendid, nt pH 3-8. Uurimisalade metsatüübid, muldade iseloomustus ja keemilised näitajad on ära toodud Lisas 1.

2.1.2. Katsed põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil

Katse rajati 2002. aasta mais. Põllumuldadest valiti Iisaku küllastumata gleimuld, Kambja hele kahkjass muld ja Reigi õhuke rähkne muld. Sirgala põlevkivikarjääris polnud veel mullaprofiili kujunenud, seega pinnas koguti taimede istutamiseks vahetult peale puistangu tasandamist. Mullatüübid ja lähtemuldade keemilised näitajad on esitatud Lisas 18.

2.2. Seemikute areng

Seemikute areng ja mineraaltoitainete omastamise efektiivsus võimaldavad kaudselt hinnata risosfääriprotsesside efektiivsust. Nende abil on võimalik analüüsida nii erinevate muldade mõju konkreetsele liigile, võrrelda erinevaid liike samal mullal kui ka analüüsida puuliigi ja mulla koosmõju. Selleks määrati enne istutamist ja proovivõtu aegadel iga liigi seemikute suurus ja ehitust iseloomustavad näitajad: 2001. aastal võeti proovid augustis ja oktoobris, 2002. aastal septembri alguses ja novembris.

Kõikidel puuliikidel võeti enne istutamist seemikute hulgast juhuslikult 20 taime lähteseisu hindamiseks. Nendel taimedel mõõdeti kõrgused juurekaelast, tüve läbimõõtu juurekaelal, juurestiku pikkused 1 mm täpsusega ning maapealse osa ja juurestiku massid $\pm 0,5$ mg täpsusega. Absoluutkuiv mass saadi kõigil juhtudel taimeproovide kuivatamisel 70°C juures konstantse kaaluni.

Igast puuliigist pildistati mõlemal katseaastal enne istutamist 5 seemikut ja augustis 3 seemikut (Lisa 3). Igast liigist ja katsevariandist külmutati 3-6 seemiku juurestikud analüüsiks WinRHIZOga.

2.3 Mikrobioloogiline analüüs

Mikrobioloogiline analüüs tehti fraktsioonidest rison ja juurevaba muld (Alama jt., 2004). Mikroobikoosluste struktuuri erinevusi kontiinumis juured-muld mõõdetakse mikroobikoosluse füsioloogilise profiili meetodil, mis põhineb Biolog mikroplaatide kasutamisel. Mikroobikoosluse füsioloogiline profiil määrati *Biolog Ecoplate* mikroplaatidel (Biolog, Inc.). 50 ml mullaproovi 10^{-4} lahjendus tsentrifuugiti 750 g juures

10 min mulla ja juureosakeste eemaldamiseks. Mikroplaadi igasse 32 lohukesse pandi 150 µl lahust. Juhul kui mikroobikooslus sisaldab mikroorganisme, mis on võimelised oksüdeerima antud süsinikuallikat, värvub seda substraati sisaldav mikroplaadi lohuke redoksreaktsiooni tulemusena. Plaatide inkubeeriti 25 °C juures ja lohukeste värvust mõõdeti 590 nm juures iga 24 h järel 120 h jooksul kasutades multiskaneerivat spektrofotomeetrit Multiscan MCC/340. Saadud optilised tihedused, integreeritud substraadi tarbimise kõverad ja kineetilised parameetrid olid lähtematerjaliks mitmemõõtmelisel statistilisel analüüsil.

Biolog Ecoplate mikroplaatide üheks eeliseks on see, et igal plaadil on süsinikuallikate seeriad kolmes korduses. Kuna Ecoplate substraadid kuuluvad kõik juureeritiste hulka ning risosfääribakterid on aktiivsed ja agressiivsed juurte koloniseerijad, kes on evolutsioneerunud koos juurtega peaks uute plaatidega määratud mikroobikoosluste füsioloogilised profiilid andma objektiivsemat informatsiooni. Kirjanduse andmetel näitavad tulemused *Biolog Ecoplate* suuremat mikroobikoosluste eristamisvõimet ja did paremini tõlgendatavad (Priha, 1999; Preston-Mafham *et al.*, 2002).

2.4 Proovide fraksioneerimine ja keemilised analüüsid

Iga taimega poti proovivõtu korral eraldati taime maapealne osa, mis jaotati lehtedeks ja võrseteks. Okaste puhul eraldati elusad (rohelised) ja surnud (pruunid) okkad. Pottidest eraldati 0.5 cm paksune pindmine mullakiht (juuri selles kihis ei olnud), kus võis olla vetikaid, ja poti põhjas olnud graniitkillustik, mida kasutati drenaažiks. Üle 2 mm läbimõõduga juured ja $d < 2\text{ mm}$ juured + risosfäär (muld, mis on juurtele kinnitunud ning ei eraldu plastkarbis raputamisel 60 sekundi jooksul) eraldati ülejäänud mullast, mida edaspidi nimetame juurevabaks mullaks (Gobran & Clegg, 1996; Priha, 1999). Juurevabades muldades määrati pH(H₂O), pH(KCl), tuhasisaldus (550°C kuumutusjääh), orgaanilise aine sisalduse hinnanguna (kuumutuskadu 360°C juures), üldlämmastik (Kjeldahl, AOAC_{2001.11}), ammoonium- ja nitraatlämmastik 3 korduses (Tecator ASN_{65-31/84} ja Tecator ASN₆₅₋₃₂) ning ammooniumlaktaatlahustuv fosfor (Tecator ASTN_{9/84}). Samast lahusest määrati leekfotomeetriliselt kaalium (AOAC_{956.01}) Keemilised analüüsid tehti EPMÜ Taimebiokeemia Laboratooriumis kasutades Tecatori metoodikat ja aparatuuri, metoodika on kirjeldatud töös (Lõhmus jt., 2004; Mander *et al.*, 1997).

2.5 Statistikameetodid

2001. ja 2002. aastal tehtud katsete iga katsevariandi puhul arvutati seemikute tunnuste aritmeetilised keskmised ja standardvead. Tunnuste kooskõla normaaljaotusega kontrolliti Lillieforsi ja Shapiro-Wilki testi abil. Keskmiste erinevust võrreldi 95% usaldusvahemike abil, kui vahemikel ühisosa puudus, loeti vastavad keskmised erinevaks. Karpdiagrammidega joonistel on esitatud keskmised, keskmine $\pm$ standardviga ja 95%-lised usaldusvahemikud. Arvutusteks kasutati programmi STATISTICA 6.0 ja 7.0.

Mõlemal katseaastal ei olnud kaselehtede eripind normaaljaotusega, normaliseerimiseks kasutati logaritmt teisendust. Ka peente juurte osatähtsus juurestiku massist ei olnud normaaljaotusega ja normaliseeriti arkussiinusteisendusega. Juuretippude arv okkamassi kohta kuusel ja männil normaliseeriti juurteisendusega.

Keskmiste mitmeseks võrdlemiseks mineraalse toitumuse analüüsil kasutati Tukey teste (võrdse ja erineva mõõtmiste arvu puhul rühmades). Juurestike keskmiste masside puhul polnud rühmadispersioonid võrdsed, seetõttu kasutati keskmiste võrdlemisel mitteparameetrilist Duncani testi. Olulisuse nivoo $\alpha=0,05$ kõigil juhtudel.

3. Männi-, kuuse- ja arukaseseemikute areng erinevatel metsamuldadel

3.1. Seemikute kasv erinevatel metsamuldadel

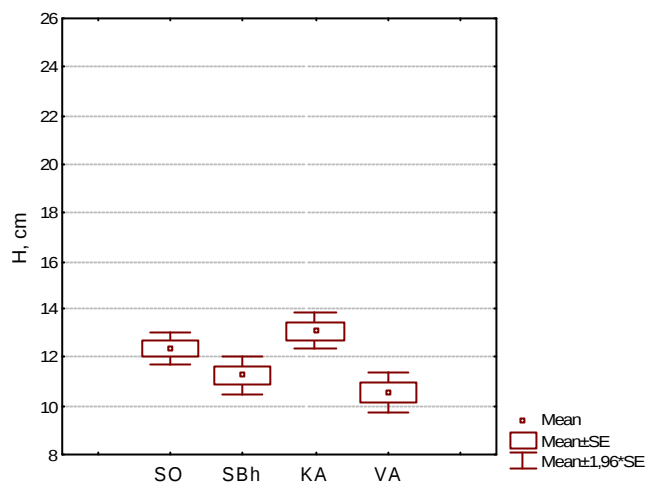
Seemikute kasvu erinevatel metsamuldadel on analüüsitud töödes (Alama jt., 2004; Lõhmus jt., 2004).

Seemikute kõrguskasv oli maksimaalse lehemassi saavutamise ajaks augustis lõppenud, usaldusväärseid erinevusi augustis ja oktoobris-novembris mõõdetud seemikutel ei leitud.

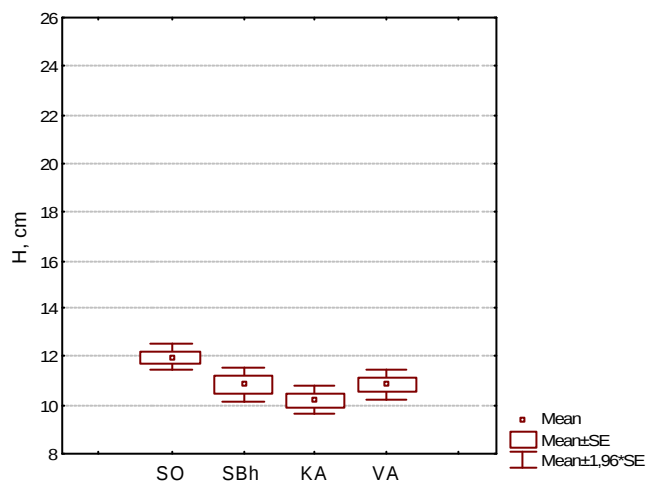
Kaseseemikud olid kahe- ja okaspuuseemikud üheaastased, selle ja puuliikide eripära tõttu polnud mõtet võrrelda eri liikide seemikuid iseloomustavaid absoluutarvulisi näitajaid. Liikide võrdlemisel ühe mulla piires tugineti suhtelistele näitajatele, milleks on näiteks lehemassi osatähtsus maapealse osa massist, juurestiku osatähtsus seemiku kogumassist ning mikroobikoosluste puhul aktiivsus mulla või risoni massiühiku kohta või mitmekesisus (Truu *et al.*, 2001).

Sama liigi seemikute suurust iseloomustavaid karakteristikuid erinevatel muldadel saab käsitleda ka absoluutses skaalas. Mändide, kuuskede ja kaskede keskmiste kõrguste võrdlus erinevatel muldadel on esitatud Joonistel 3, 4 ja 5. Ilmnes mullatingimuste usaldusväärne mõju liikide kasvule, kuna keskmised erinesid usaldusväärselt ($p < 0,05$).

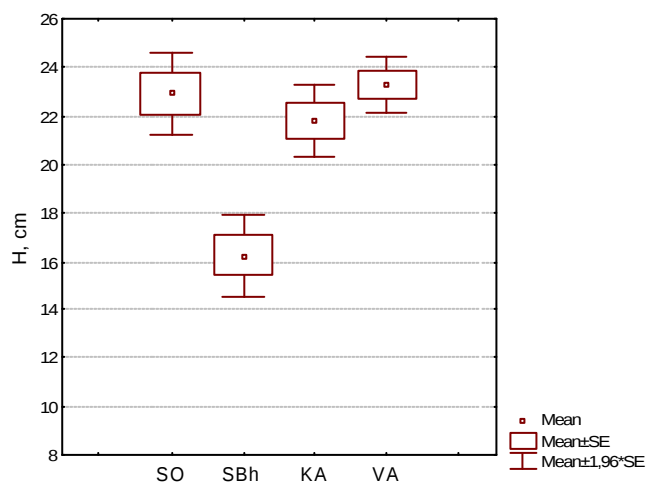
Mändide kõrguskasv oli suurem Sõmerpalu pohlamänniku kõdukihist kogutud substraadil (SO) ja Kuusnõmme rähkmulla huumushorisoni 0-10 cm kihist kogutud mullal (KA). Mõlemad proovialad kuuluvad männi looduslikku levialasse. Männiseemikute kõrguskasv oli pärsitud mullal, mis harilikult kuuse kasvuks on Eestis optimumilähedane (Joonis 3). Ka kuusesemikute keskmine kasv oli suurim kõdukihist kogutud substraadil ja vähim madalaboniteedilisest Kuusnõmme puistust kogutud mullal (Joonis 4). Kaseseemikud aga ei kasvanud hästi liival (SBh), kuid ülejäänud muldadel oli kasv võrdselt hea (Joonis 5). Seemikutest parema ülevaate saamiseks on Lisas 6 esitatud kuuse-, männi- ja kaseseemikute võrdlus fotode abil.



Joonis 3. Mändide kõrgused (cm) augustis 2001 erinevatel metsamuldadel. Kohakood tähistab prooviala ja mullakihti: VA – Voore A-horisont 0-10 cm; KA – Kuusnõmme A-horisont 0-10 cm; SO – Sõmerpalu kõdu; SBh – Sõmerpalu sisseuhtehorisont.



Joonis 4. Kuuskede kõrgused (cm) augustis 2001 erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.



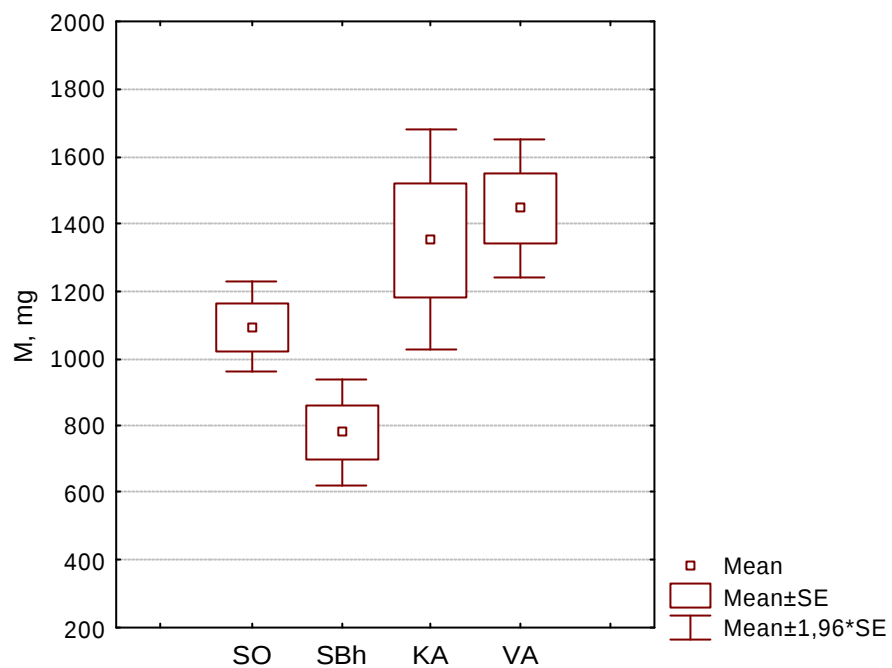
Joonis 5. Kaskede kõrgused (cm) augustis 2001 erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.

3.2. Puuliigi ja metsamulla mõju seemikute maapealse osa biomassi jaotusele

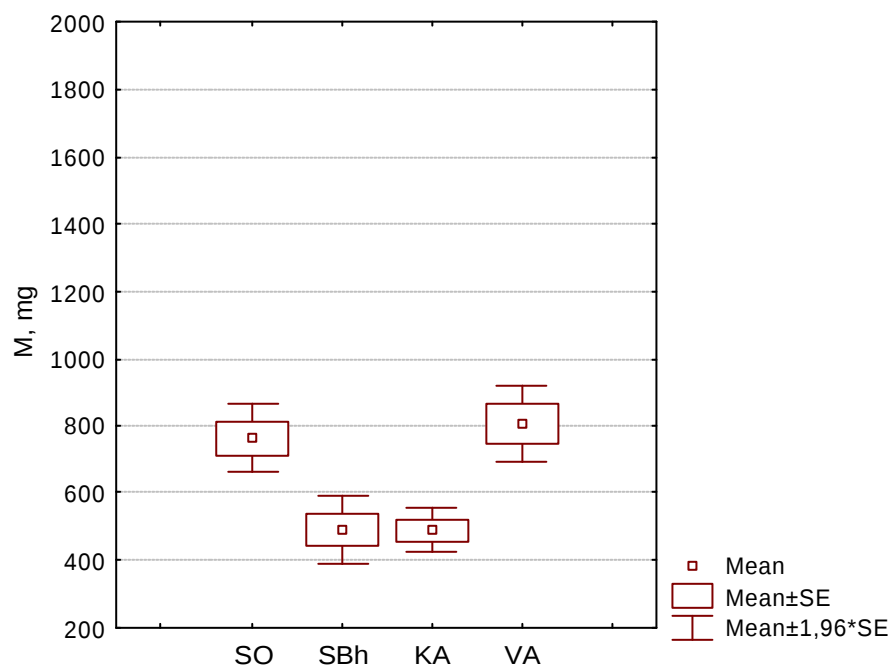
Joonistel 3, 4, 5 on muldade järjestused eri liikide kõrguskasvuks erinevad, mis näitab liikidevahelist erinevust mullaelistustes.

Mullast tingitud erinevused ilmnesid ka masside, nii seemiku maapealse osa massi kui ka lehemassi puhul (Joonised 6, 7, 9), kusjuures kaskede kõrguse ja lehemassi järjestus oli kooskõlas (Joonised 5, 9). Okaspuudel selline kooskõla puudus (Joonised 3, 4, 6, 7, 10, 11). Kaskede keskmine võrsemass oli kõigil muldadel ühesugune, sest 95%-lised usaldusvahemikud kattusid (Joonis 8). Okaspuude okkamass ja seemiku maapealse osa mass üle kõigi katses kasutatud muldade olid tugevas seoses, okkamassi ja kogumassi vaheline korrelatsioonikordaja oli kuusel $r=0,95$ ja männil $r=0,99$ (olulisustõenäosus $p<0,000001$ mõlemal juhul). Masside võrdlus on sisukam kui kõrguste puhul, sest seostub paremini produktsiooniga, kuna algselt oli istutusmaterjal kasvanud ühesugustes tingimustes ning iga liigi lähteseisu võib lugeda ühesuguseks. Kui mingil liigil ilmnevad kasvuerinevused eri muldadel, siis on see tingitud muldadevahelisest erinevusest, või siis liigi ja mulla koosmõjudest.

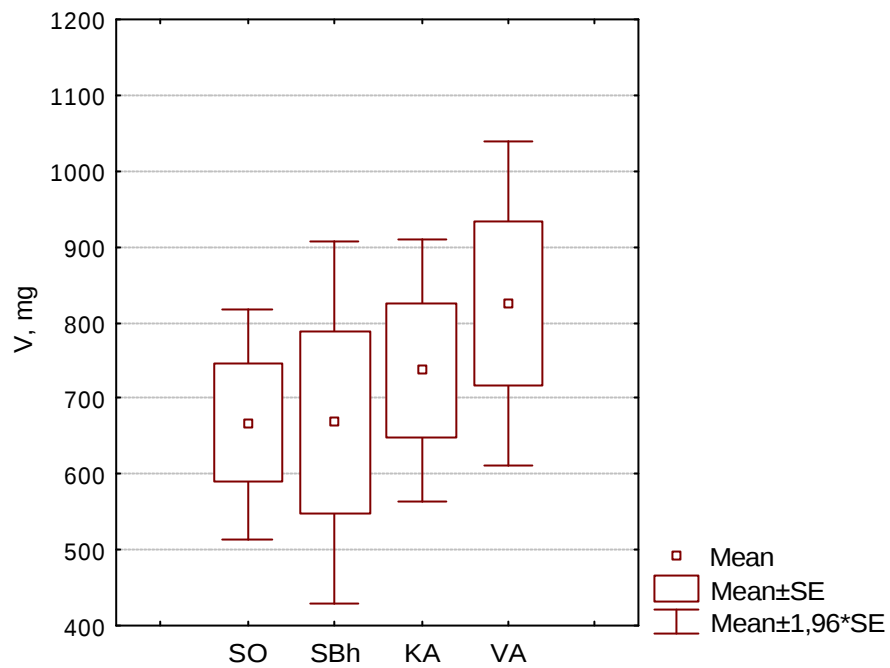
Keskliste masside võrdlemisel saab öelda, millised katses kasutatud mullakihid olid soodsaimad mingi liigi kasvuks. Ilmnesid nii mullast kui puuliigist tingitud erinevused. Keskliste masside usaldusväärne erinevus on tingitud mullast, nende erinev järjestus aga puuliigist. Männi- ja kuusesemikute mass oli väikseim toitainetevaesest Bh horisondist kogutud liival (SBh) (Joonis 6). Kasesemikute keskmistes võrsemassides ei ole usaldusväärset erinevust, ent lehemassid erinesid usaldusväärselt looduslikes tingimustes kõige viljakama (VA) ja kõige vaesema mulla (SBh) vahel. Kõige selgemini avaldus mullaviljakuse mõju kuuse puhul, kuna see liik eelistab viljakamaid muldi. Nii liival (SBh) kui rähkmullal (KA) oli seemikute mass usaldusväärselt väiksem (Joonis 7). Kuna männi ja kase puhul Kuusnõmme rähkmullal kasvanud seemikute mass ei erinenud viljakamate muldade omast (SO, VA), peaks nende liikide puhul toimima mingi ebasoodsaid mullatingimusi kompenseeriv mehhanism (Joonised 6, 7, 8, 9).



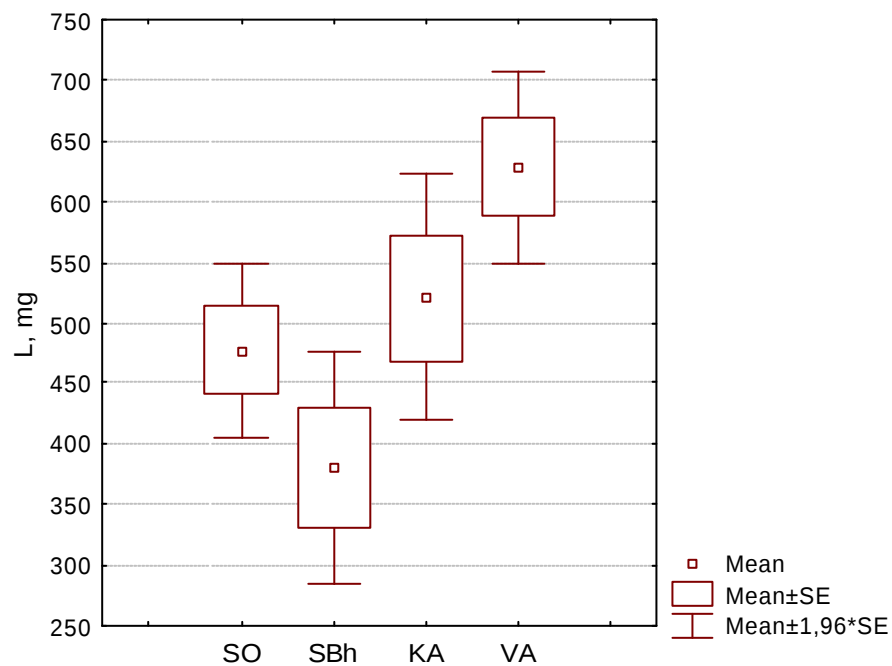
Joonis 6. Männiseemikute kogumassid (mg) novembris erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.



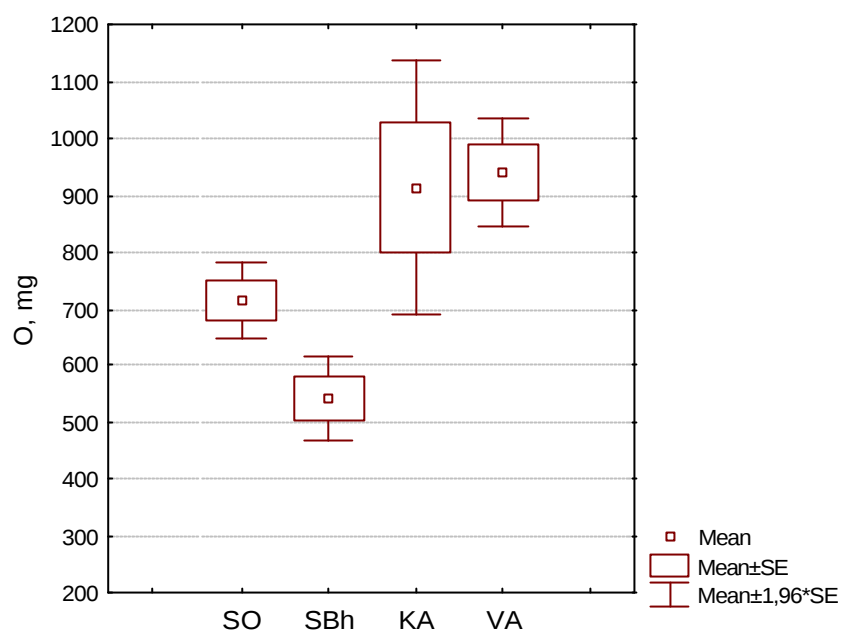
Joonis 7. Kuuseemikute kogumassid (mg) novembris erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.



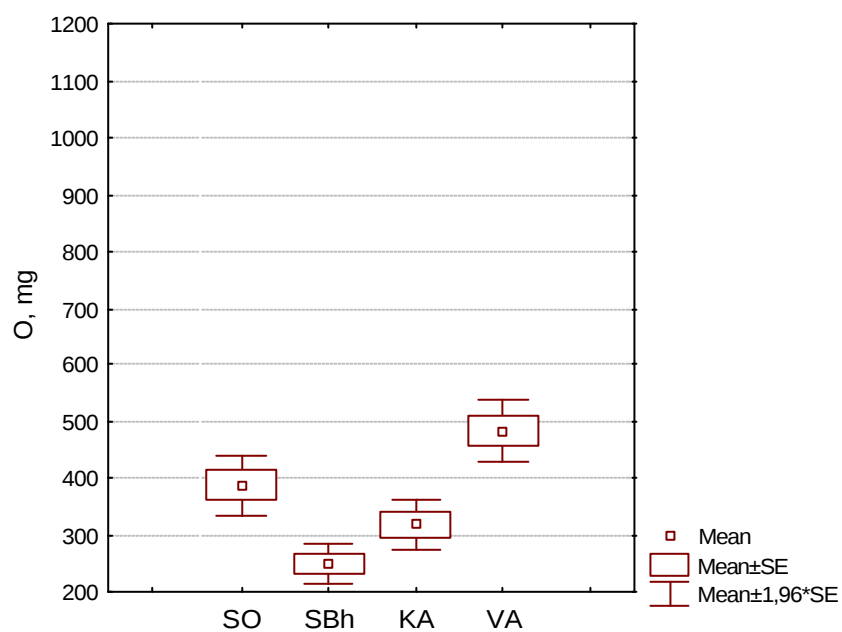
Joonis 8. Kaseemikute võrsemassid (mg) novembris erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.



Joonis 9. Kaseemikute lehemassid (mg) erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.



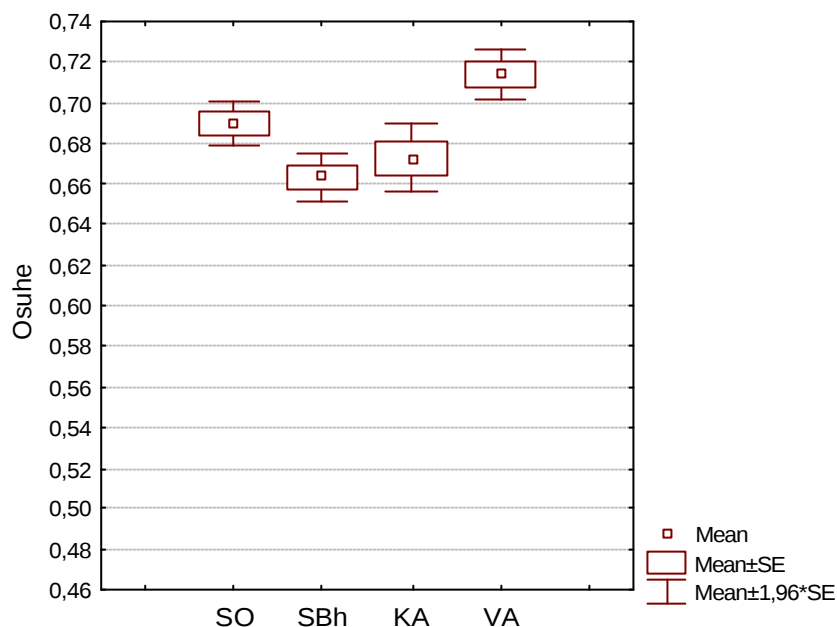
Joonis 10. Männiseemikute okkamassid erinevatel metsamuldadel. Muldade tähistused on samad mis Joonisel 3.



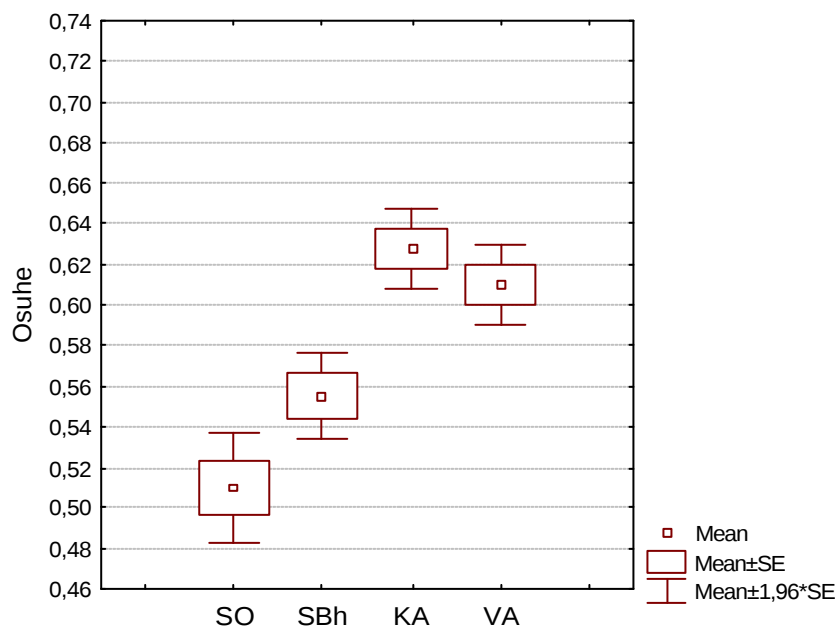
Joonis 11. Kuuseemikute okkamassid erinevatel metsamuldadel. Muldade tähistused on samad mis Joonisel 3.

Vaadeldes okkamassi osatähtsust maapealse osa kogumassist (Osuhe) (Joonised 12, 13) ilmnesid siin nii muldade kui liikidevahelised erinevused. Männiseemikutel oli kõrgem okkamassi osatähtsus viljakamatel muldadel (SO, VA), kuusel aga Voore ja Kuusnõmme

okaspuistute huumushorizontidest kogutud muldadel (KA, VA). Okkamassi osatähtsusele avaldab mõju ka see, kui suur on juurestiku osatähtsus seemiku massist, kas rohkem assimilaate suunatakse fotosünteesivatesse või mineraalset toitumist tagavatesse organitesse.



Joonis 12. Männiseemikute okaste osatähtsus kogumassist (Osuhe) erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.

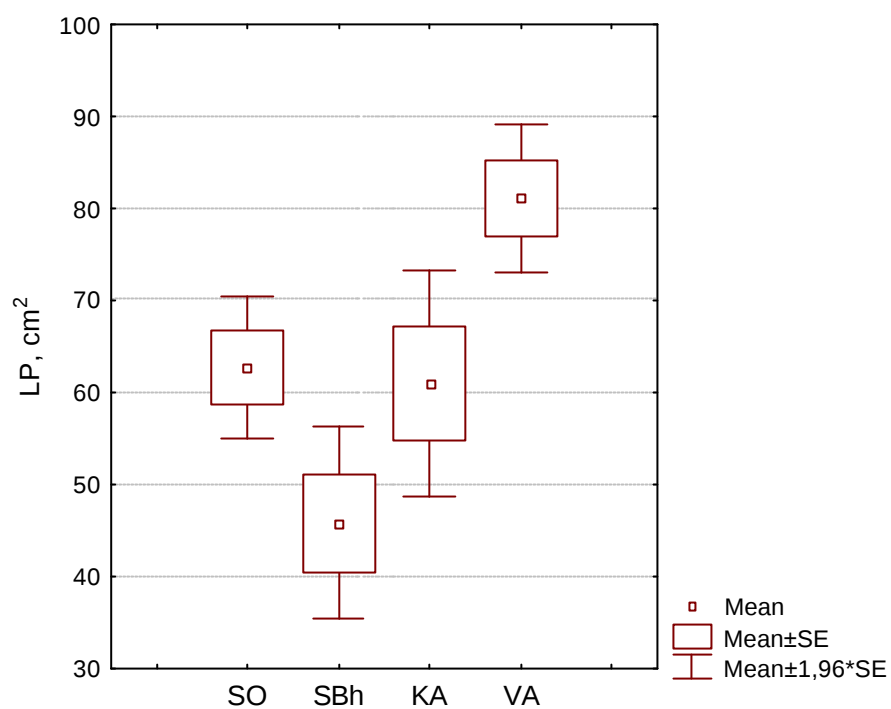


Joonis 13. Kuuseseemikute okaste osatähtsus kogumassist (Osuhe) erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.

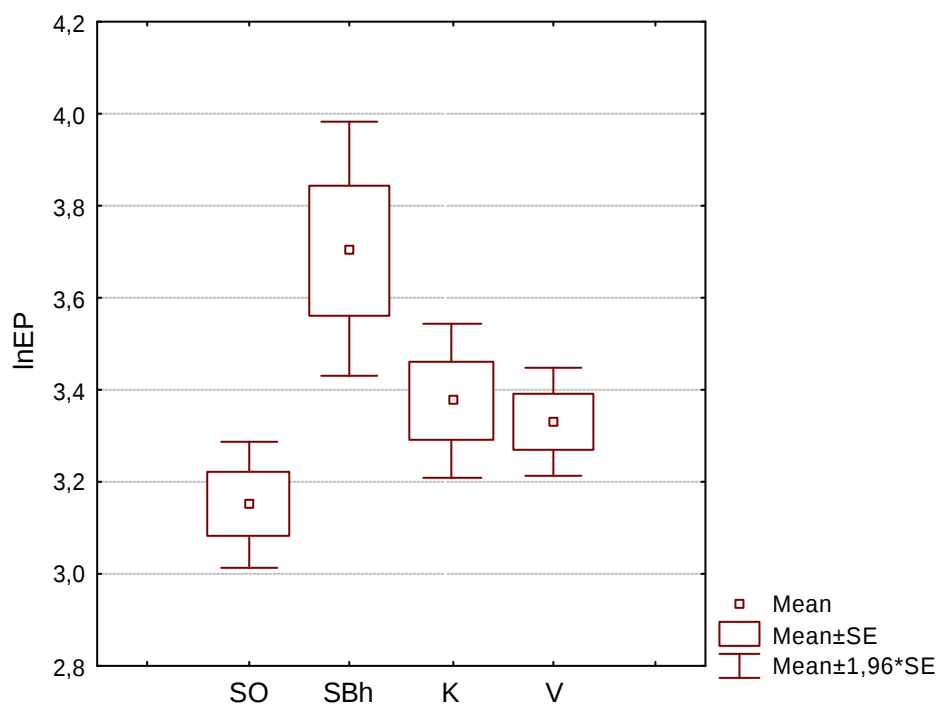
3.3. Mullatingimuste mõju kase seemikute leheparameetritele

Kase seemikute keskmine lehepind oli kõige suurem heleda kahkja mulla (VA) ja madalaim Sõmerpalu Bh-horisondist (SBh) kogutud mulla puhul (Joonis 14), kusjuures keskmiste järjestus muldade kaupa langes kokku massi vastavast järjestusega (Joonis 9). Erinevate kase katsevariantide võrdlemisel kasutati suhtelist näitajat – lehtede eripinda (m^2/kg), mis on lehepinna ja kuivmassi suhe (Joonis 15). Lehtede eripind on tavaliselt enim määratud valgustingimuste poolt, paremates valgustingimustes kasvavad paksemad ja väiksema eripinnaga lehed. Katses kasvasid kõik taimed täisvalguses ja neid kasteti regulaarselt mulla veega küllastumiseni. Eripind oli suurim vaeseimal mullal (SBh), seega antud juhul mõjutasid eripinna suurust eelkõige muldadevahelised erinevused. Kuna kaselehtede eripind ei olnud normaaljaotusega, teisendati tunnust, kusjuures logaritmitud tunnus oli normaaljaotusega, mistõttu eripinna keskmiste võrdlemisel muldade kaupa kasutati logaritmitud väärtusi (Joonis 15). Vaeseimal mullal (SBh) oli usaldusväärselt suurem lehtede eripind kui viljakatel (SO ja VA), osaliselt kompenseerimaks väiksemat lehemassi (Joonis 19). Ka viitab see lehe venituskasvu pidurdumisele halbades mineraalse toitumise tingimustes. Kuusnõmme prooviala huumushorisondist kogutud mullal kasvavate kaskede lehtede eripind aga ei erinenud teistel katses kasutatud muldadel kasvavate kaskede omast. Kui vaadelda ka lehtede arvu seemiku kohta, siis oli see ligikaudu 20% suurem vaesematel muldadel (Bh ja KA, keskmiselt 25 lehte taime kohta).

Kase seemikute lehepinnad (Joonis 14) ja eripinnad (Joonis 15) on pöördsohtluses, mis viitab sellele, et viljakamate muldade puhul on kaselehed paksemad ja töötavad efektiivsemalt, mida näitab ka seemikute suurem lehemass (Joonis 9). Kase seemikute võrsemassid olid aga sarnased (Joonis 8), tõenäoliselt ei suunata istutusjärgselt assimilaate võrsetesse, vaid lehtedesse ja juurtesse.



Joonis 14. Kaseemikute lehepinnad (cm²) erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 3.



Joonis 15. Kaseemikute logaritmt teisendusega normaliseeritud eripindade (lnEP) võrdlus erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused on samad mis Joonisel 3.

Kokkuvõtvalt võib öelda, et seemikute maapealse osa parameetrite analüüsil metsamuldadel ilmneseid nii muldade- kui puuliikidevahelised erinevused. Erinevad maapealse osa arengu ja kasvuga seotud parameetrid (kõrgus, seemiku maapealse osa kogumass, lehemass, kaskede lehepind ja eripind) reageerisid erinevalt mullatingimustele.

3.4. Biomassi allokatsioon juurtesse sõltuvalt puuliigist ja mullast ning juureparameetrite analüüs

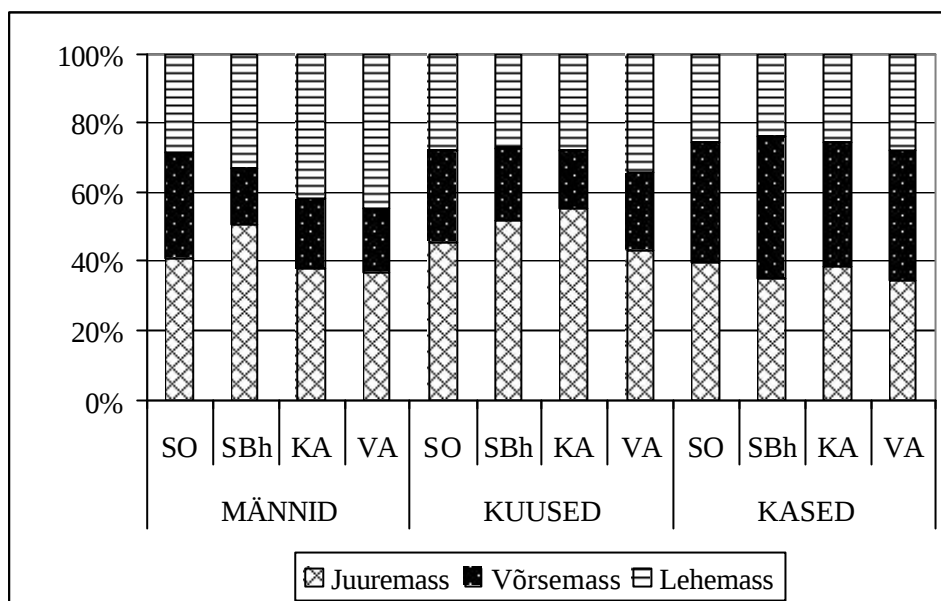
Biomassi allokatsioon juurtesse erines nii puuliikide kui muldade vahel (Joonis 16; Lisa 9 Joonis 1). Männi puhul olid juureparameetrite väärtused rähkmullal (KA) kõige ebasoodsamad: väikseim peente juurte osatähtsus juurestiku massist (Lisa 10 Joonis 1B; Lisa 13 Joonis 1) ja üle kahe korra väiksem juuretippude arv seemiku kohta (Lisa 12 Joonis 1; Tabel 1). Vaadeldes mändide summaarseid süsinikuallikate tarbimisaktiivsusi (Lisa 7 Joonis 1A) oli see kõrgeim Kuusnõmme A-horisondis. Ilmselt toetatakse risoni mikroobikooslusi kõige rohkem sellel mullal tagamaks taimel vajalikke mineraaltoitainete omastamist. Samas võib see assimilaatide nappuse tõttu pärssida nii juurestiku kui ka kogu taime kasvu. Voore heleda kahkja mulla huumushorisont (VA) on viljakas, ning peente juurte osatähtsus juurestiku massist oli seal väiksem kui pohlamännikust kogutud muldadel (Lisa 10 Joonis 1A; Lisa 13 Joonis 2). Sellel mullal (VA) on tagatud enam-vähem võrdselt nii juurestiku areng kui risoni mikroobikoosluste toetamine. Sõmerpalu väga vaesel sisseuhtehorisondist kogutud mullal (SBh) tagati mändide mineraalne toitumine eelkõige ekstsensiivselt, allokatsioon juurtesse oli seal viiendiku võrra suurem kui teistel muldadel (Joonis 16). Männi puhul leiti kõige rohkem usaldusväärseid erinevusi risoni summaarses süsinikuallikate tarbimisaktiivsuses (Lisa 7 Joonis 1A). Uuritud puuliikidest on mänd kõige laiema ökoloogilise amplituudiga ja on võimeline kasvama väga erinevatel muldadel (Köstler *et al.*, 1968).

Tabel 1. Keskmise juuretippude arv $\pm$ keskmise viga seemiku kohta metsamuldadel.

	kuusk	mänd	kask
SO	1241 $\pm$ 296	1433 $\pm$ 363	1505 $\pm$ 99
SBh	1043 $\pm$ 149	1573 $\pm$ 477	1595 $\pm$ 168
KA	420 $\pm$ 39	472 $\pm$ 45	692 $\pm$ 104
VA	774 $\pm$ 93	1164 $\pm$ 163	1463 $\pm$ 182

Kuuse süsinikuallikate tarbimisaktiivsus erines männi omast (Lisa 7 Joonis 1B), on näha selge erinevus viljakate (SO, VA) ja vaeste mullakihtide (SBh, KA) vahel. Keskmise tippude arv seemiku kohta oli kõigi puuliikide puhul rähkmullal (KA) väiksem kui ülejäänud muldadel (Lisa 12 Joonis 1; Tabel 1). Peente juurte keskmine mass seemiku kohta oli suurim männil ja väikseim kasel (Joonis 17). Peente juurte osatähtsus juurestiku massist (Lisa 10 Joonis 1B; Lisa 13 Joonis 1) oli kuusel suhteliselt vähevarieeruv erinevatel muldadel. Kuuse puhul oli peente juurte mass kõigil muldadel sarnane. Biomassi allokatsioonis olid kuuse ja männi vahelised erinevused väikesed, ka vastavad muldadevahelised erinevused olid mitteusaldusväärsed (Joonis 16). Jooniselt 16 on siiski näha tendents, et männil oli SBh ja kuusel SBh ning Ka puhul allokatsioon juurtesse suurem.

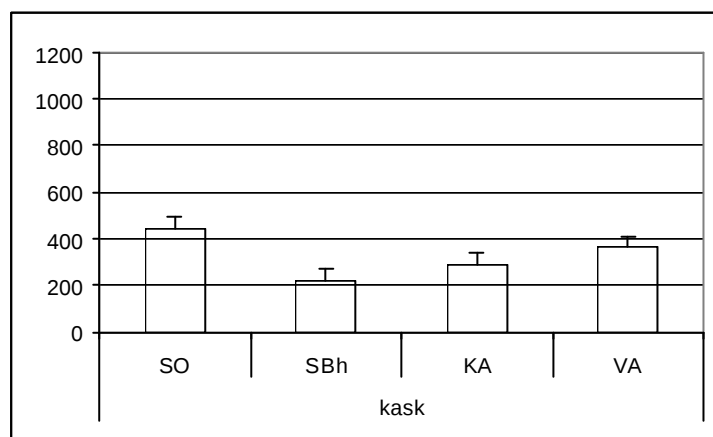
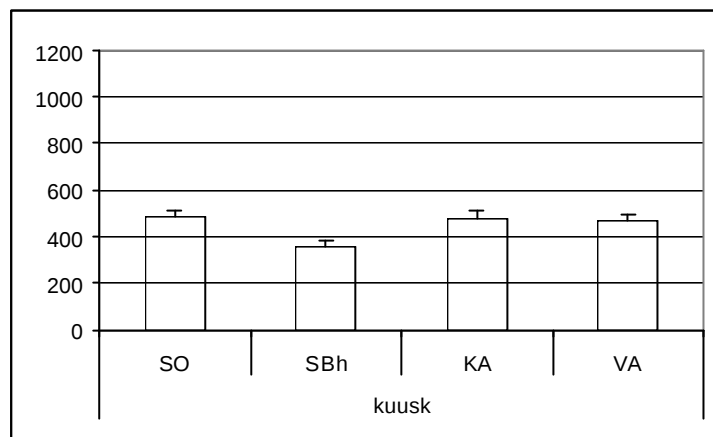
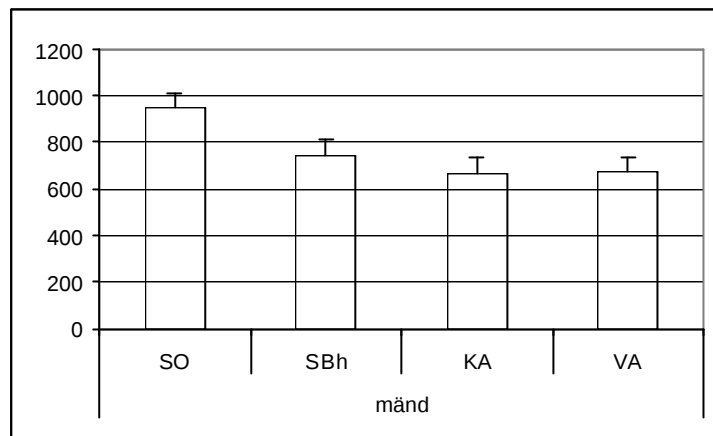
Kase summaarses süsinikuallikate tarbimisaktiivsuses oli vähem erinevusi risoni massiühiku kohta. Usaldusväärne erinevus leiti ainult heleda kahkja mulla huumushorisoni (VA) ja leedemulla sisseuhtehorisoni (SBh) vahel (Lisa 7 Joonis 1C). Allokatsioon juurtesse oli kasel kõigil muldadel ühesugune (Joonis 16). Vaadeldes peente juurte osatähtsust kaseseemikute juurestiku massist, ilmnes, et vähemviljakatel muldadel oli juurestike areng pärsitud, sest peeni juuri oli seemiku kohta vaid kolmandik juurestiku massist, viljakal mullal aga ligikaudu kaks korda rohkem (Lisa 10 Joonis 1C; Lisa 13 Joonis 1). Vaestel muldadel moodustus liival (SBh) kasvavatel kaskedel üle kahe korra rohkem juuretippe peente juurte massiühiku kohta kui rähkmullal (KA) (Joonis 19). Kui võrrelda erinevaid puuliike samal mullal summaarsete süsinikuallikate tarbimisaktiivsuse järgi (Lisa 8 1A, 1B, 1C, 1D) ei ilmnenu pohlamännikust kogutud muldade puhul usaldusväärseid liikidevahelisi erinevusi. Tõenäoliselt reguleerivad mineraalset toitumist seal peamiselt juurestiku suurus ja ehitus. Kuusnõmme rähkmulla A-horisoni ja Voore heleda kahkja mulla A-horisoni puhul ilmneseid liikidevahelised erinevused mikroobikoosluste aktiivsuses (Lisa 8 Joonis 1A, 1D). Nende muldade puhul on risoni mikroobikooslustel tõenäoliselt oluline mõju taimede mineraalsele toitumisele. Kasel oli suurim võrsemassi osatähtsus, see erinevus võib olla tingitud kaseseemikute aasta võrra suuremast vanusest (okaspuuseemikud olid ühe- ja lehtpuuseemikud kaheaastased) (Joonis 16).



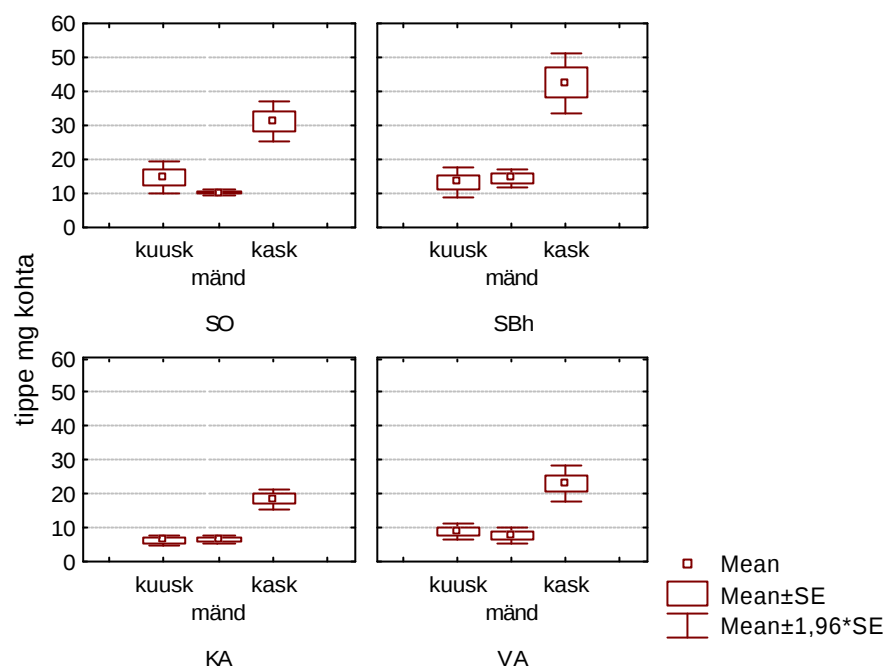
Joonis 16. Kuuse-, männi- ja kase seemikute juure-, võrse- ja lehemasside osatähtsus seemiku kogumassist erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused on samad mis Joonisel 3.

Kuna rühmadispersioonid polnud võrdsed, siis kasutati juurestike keskmiste masside võrdlemisel mitteparameetrilist Duncani testi. Vaadeldes kõiki muldi, ilmnes, et muldadevaheline erinevus ei olnud usaldusväärne. Peente juurte osatähtsus juurestiku kogumassist oli järgmine: mänd > kuusk > kask (Lisa 13 Joonis 2). Võrreldes seemikute peente ja jämedate juurte osatähtsust erinevatel muldadel, ilmnes samuti liikidevahelisi erinevusi, kusjuures kaskel oli mullast tingitud varieeruvus kõige suurem Lisa 13.

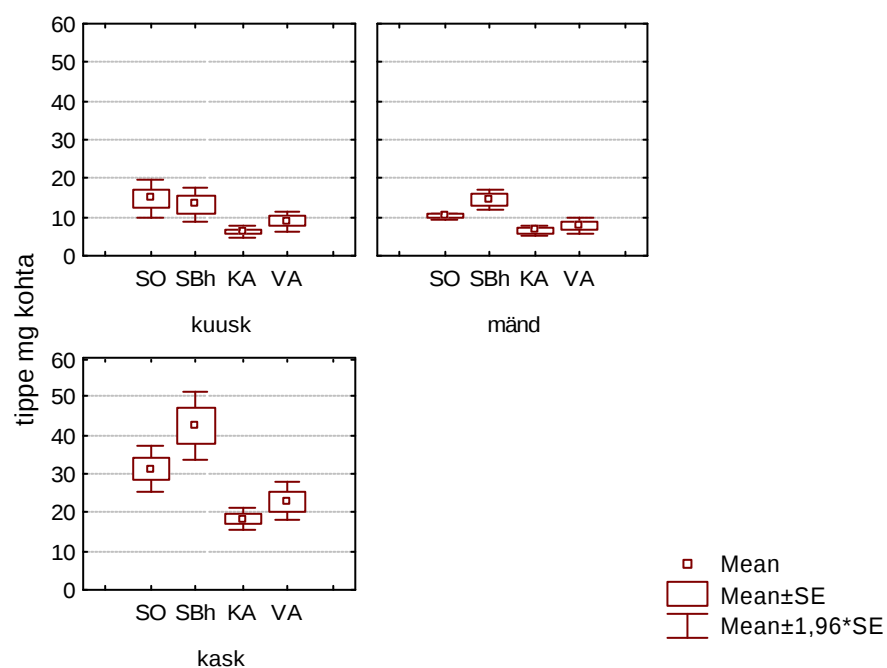
Juuretippude arv peente ($d < 2$ mm) juurte massiühiku (mg) kohta erines muldade vahel (Joonis 19). Kuusnõmmel oli juuretippude arv massiühiku (mg) kohta väiksem kui teistel aladel (Lisa 12 Joonis 1), mis võib olla põhjustatud fosforidefitsiidist, sest sellel alal oli ka suurim juurte hapestav mõju mullale (Truu *et al.*, 2001). Sõmerpalu Bh (SBh) horisondi puhul ilmnes tõenäoliselt kompensatoorne efekt, kus tippude arvu suurendamisega parandati mineraalset toitumist. Voore heleda kahkja mulla A-horisondi (VA) ja Sõmerpalu metsakõdu (SO) vahel erinevust ei leitud.



Joonis 17. Männi-, kuuse- ja kase seemikute keskmine peente juurte mass ja selle viga seemiku kohta 2001. aastal. Mullakihtide tähistused on samad mis Joonisel 3.



Joonis 18. Juuretippe <2 mm juurte massiühiku kohta (tippe mg^{-1}) erinevatel metsamuldadel. SO – Sõmerpalu kõdu; SBh – Sõmerpalu sisseuhtehorisont; KA – Kuusnõmme A-horisont 0-10 cm; VA – Voore A-horisont 0-10 cm.

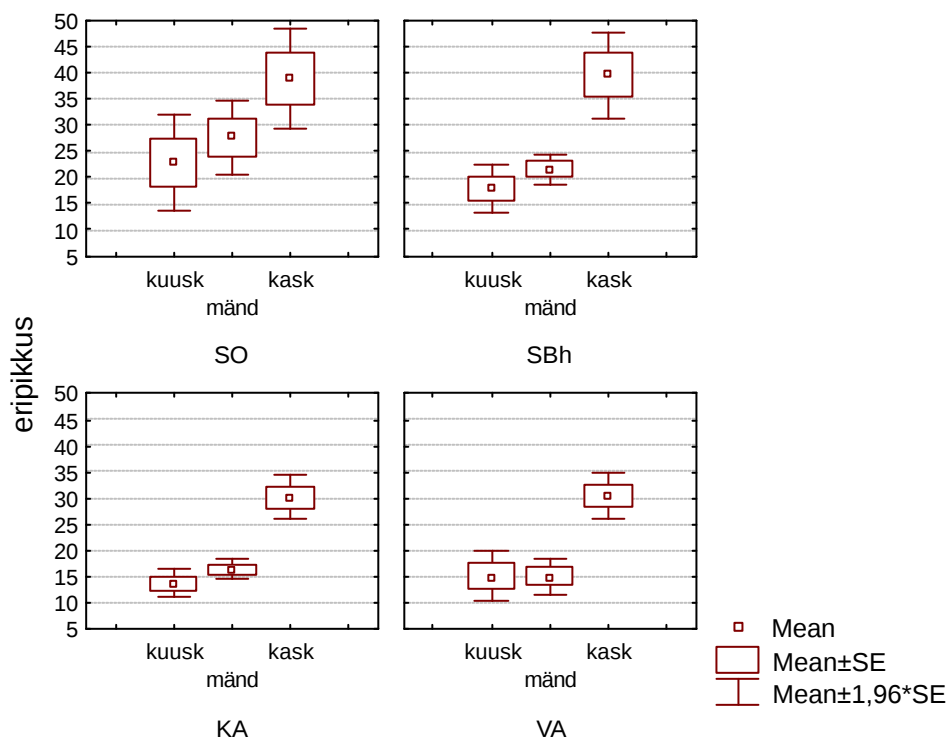


Joonis 19. Kuuse-, männi- ja kase seemikute juuretippe arv <2 mm juurte massiühiku kohta (tippe mg^{-1}) erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 18.

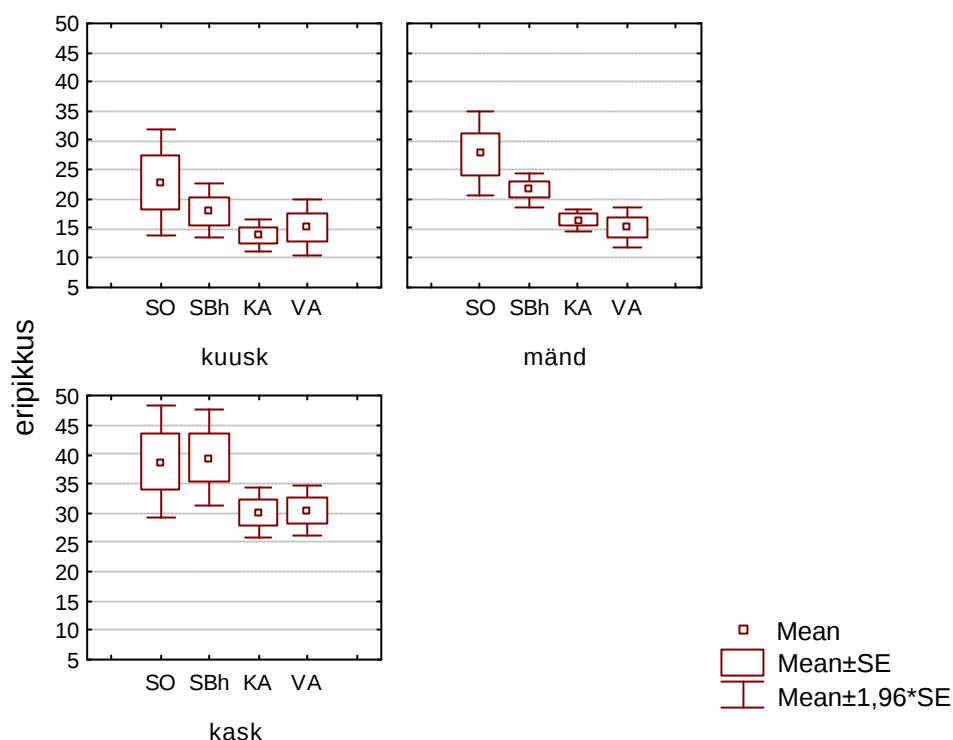
Kõigil muldadel erines kask okaspuudest, kaskedel oli kõigil muldadel üle kolme korra rohkem juuretippe peente juurte 1 mg kohta (Joonis 18). Suurema mükoriisade välispinnaga võib kaasneda ka suurem mineraalse toitumise aktiivsus.

Lisas 5 on esitatud kuuse-, männi- ja kaseemikute peente juurte lähivaade.

Alla 2 mm juurte eripikkused olid kõigil muldadel kuusel ja männil ühesugused, kase eripikkus oli alati suurem, kuid metsakõdu (SO) puhul polnud see erinevus usaldusväärne (Joonis 20). Puuliigi sees ei olnud mulla mõju kuuse ja kase peente juurte eripikkusele usaldusväärne (Joonis 21), männil oli pohlamänniku leedemulla horisontide (SO, SBh) puhul eripikkus suurem kui ülejäänud katses kasutatud muldadel (VA, KA). Seega iseloomustab kaseemikuid metsamuldadega tehtud katses suurem juuretippe arv ja peente juurte pikkus peente juurte massiühiku kohta, mille tulemusel võis kasel olla juurte ja mulla kokkupuutepind kõige suurem. Samal ajal olid keskmised peente juurte massid ja nende osatähtsused juurestiku massist järjestatud mänd>kuusk>kask (Joonis 17; Lisa 10).



Joonis 20. Kuuse-, männi- ja kaseemikute peente juurte eripikkus ($m\ g^{-1}$) erinevatel metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 18.



Joonis 21. Metsamuldadel kasvanud <2 mm juurte eripikkus ($m\ g^{-1}$) kuuse-, männi- ja kase seemikutel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 18.

3.5. Lämmastiku-, fosfori- ja kaaliumitoitumuse analüüs metsamuldadel kasvatatud seemikutel

Mineraaltoitainete sisaldust iseloomustavaid keskmisi näitajaid (Tabel 2) võrreldi konservatiivsete Tukey testidega vähendamaks juhuslikke erinevusi.

Metsamuldadel kasvatatud seemikutel avaldusid lämmastikutoitumuses nii liikide- kui muldadevahelised erinevused (Tabel 2; Joonis 22; Lisa 15 Joonis 1). Mullakihtide SO ja VA puhul olid lehtede lämmastikusisaldused kõigi liikide puhul suuremad kui KA ja SBh puhul (Joonis 22; Tabel 2). Kase puhul polnud muldadevahelised erinevused usaldusväärsed. Rähkmulla huumushorisondis on lämmastiku protsent isegi kõrgem kui VA puhul (Frey & Frey, 2003), kuid lämmastiku assimileerimist takistab ilmselt mulla kõrge pH tõttu fosforinappus. Fosforidefitsiit raskendab ka lämmastiku assimileerimist (Güsewell, 2004). Lehtede fosforikontsentratsioon oli kõigi liikide puhul väikseim rähkmullal (Tabel 2). Kõige halvemini omastas seal fosforit kuusk (Lisa 15 Joonis 2). Ka on kuusel Kuusnõmme proovialal tuvastatud fosforidefitsiiti nii okastes kui ka juurtes (Frey & Frey, 2003; Ostonen *et al.*, 1999). Kaaliumi puhul oli leedemulla mõlemal horisondil (SO, SBh) arukaselehtede kaaliumisisaldus madalam kui okaspuudel, seejuures väga väikese varieeruvusega (Tabel 2; Lisa 15 Joonis 3). Kaselehtede fosfori ja

kaaliumisisalduses ei olnud muldadevahelised erinevused usaldusväärsed nagu ka lämmastiku puhul, mistõttu joonistel 22, 23 ja 24 on toodud vaid kuuse ja männi okaste N, P, K kontsentratsioonide võrdlus.

Tabel 2. Lehtede mineraaltoitainete sisaldust iseloomustavad keskmised lämmastiku, fosfori ja kaaliumi kontsentratsioonid (%) erinevatel metsamuldadel. Erinevad tähed indeksites näitavad usaldusväärselt erinevust keskmiste vahel Tukey testiga ($p < 0,05$).

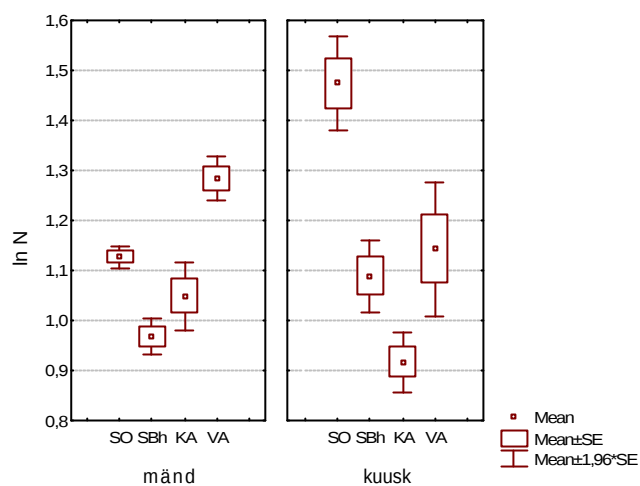
N			
	mänd	kuusk	kask
SO	$1,271 \pm 0,026^b$	$2,179 \pm 0,145^c$	$1,202 \pm 0,087$
SBh	$0,938 \pm 0,035^a$	$1,189 \pm 0,079^{ab}$	$0,881 \pm 0,158$
KA	$1,103 \pm 0,004^a$	$0,842 \pm 0,055^a$	$1,115 \pm 0,173$
VA	$1,650 \pm 0,060^c$	$1,315 \pm 0,160^b$	$1,269 \pm 0,263$

P			
	mänd	kuusk	kask
SO	$0,066 \pm 0,006^a$	$0,099 \pm 0,007^b$	$0,053 \pm 0,004$
SBh	$0,066 \pm 0,009^a$	$0,078 \pm 0,010^b$	$0,046 \pm 0,010$
KA	$0,036 \pm 0,020^a$	$0,012 \pm 0,001^a$	$0,033 \pm 0,014$
VA	$0,119 \pm 0,018^b$	$0,082 \pm 0,008^b$	$0,078 \pm 0,046$

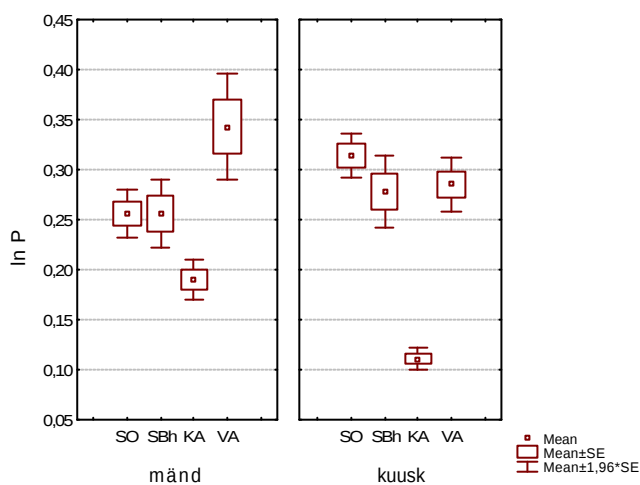
K			
	mänd	kuusk	kask
SO	$0,665 \pm 0,036^c$	$0,556 \pm 0,020^c$	$0,417 \pm 0,000$
SBh	$0,317 \pm 0,026^a$	$0,303 \pm 0,033^b$	$0,208 \pm 0,000$
KA	$0,228 \pm 0,000^a$	$0,149 \pm 0,017^a$	$0,238 \pm 0,000$
VA	$0,476 \pm 0,017^b$	$0,262 \pm 0,029^{ab}$	$0,358 \pm 0,179$

P:N			
	mänd	kuusk	kask
SO	$5,2 \pm 0,4^{ab}$	$4,5 \pm 0,2^b$	$4,5 \pm 0,7$
SBh	$7,0 \pm 0,7^b$	$6,6 \pm 0,8^b$	$5,2 \pm 0,2$
KA	$3,3 \pm 0,3^a$	$1,5 \pm 0,1^a$	$2,8 \pm 0,8$
VA	$7,3 \pm 1,3^b$	$5,0 \pm 0,8^b$	$5,6 \pm 2,5$

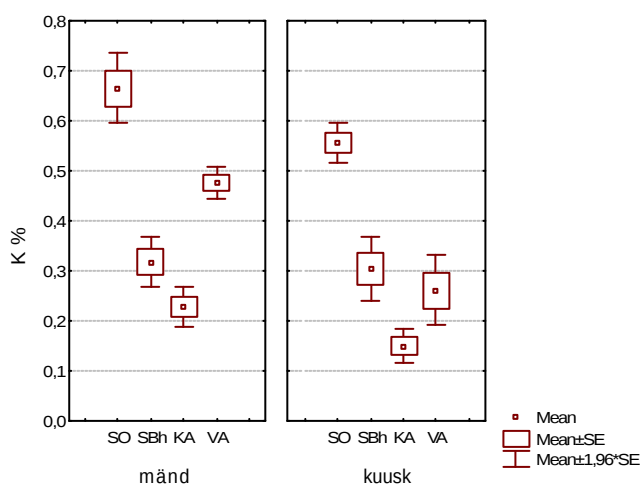
K:N			
	mänd	kuusk	kask
SO	$52,4 \pm 3,5^b$	$25,7 \pm 2,0$	$34,9 \pm 2,5$
SBh	$33,8 \pm 1,9^a$	$25,4 \pm 1,2$	$24,4 \pm 4,4$
KA	$21,1 \pm 3,2^a$	$17,9 \pm 2,4$	$21,9 \pm 3,4$
VA	$29,0 \pm 1,8^a$	$22,5 \pm 1,7$	$26,4 \pm 8,6$



Joonis 22. Mäni- ja kuuseseemikute okaste logaritmitud lämmastikukontsentratsioon (%) metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 18.



Joonis 23. Mäni- ja kuuseseemikute okaste logaritmitud fosforikontsentratsioon (%) metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 18.



Joonis 24. Mäni- ja kuuseseemikute okaste kaaliumikontsentratsioon (%) metsamuldadel. Mullakihtide tähistused samad mis Joonisel 18.

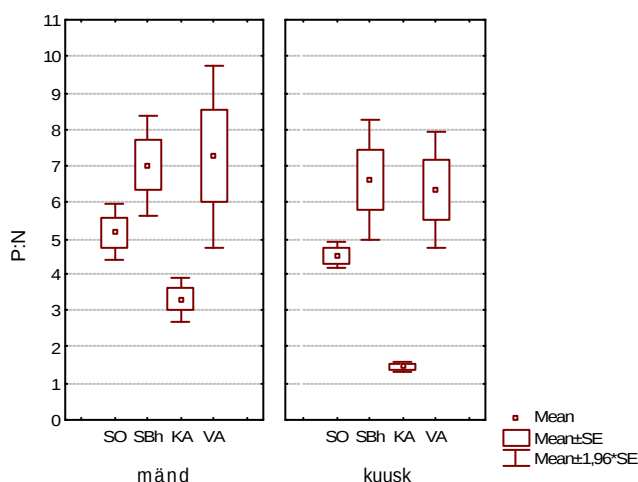
Okaste lämmastiku-, fosfori- ja kaaliumikontsentratsioonides (%) avaldusid usaldusväärsed erinevused muldade vahel (Joonised 22, 23, 24; Tabel 2). Tulemus viitab puuliikidevahelistele erinevustele. Okaspuudel oli ootuspäraselt lämmastiku kõrgem kontsentratsioon SO ja VA mullakihtide puhul, madalam toitainetevaese SBh ja Ka puhul (Joonis 22; Tabel 2).

Muldade järjestus okaste fosforikontsentratsiooni (%) järgi oli kuusel ja männil erinev (Joonis 23; Tabel 2). Madalaim fosfori kontsentratsioon oli rähkmulla huumushorisondis, kus kõrge pH (~8) takistab fosfori omastamist. Tulemus näitab kuuse ja männi erinevust fosfori omastamisel ja puuliigi ning mulla koosmõju selles aspektis.

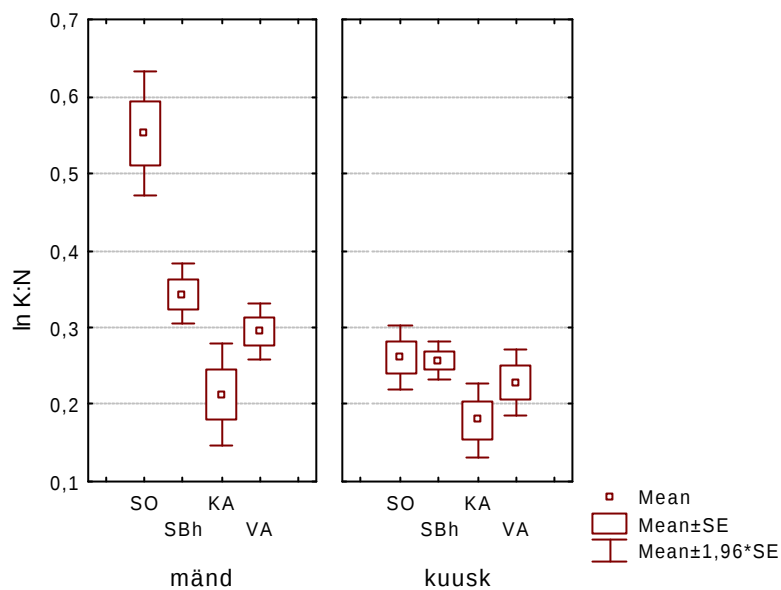
Lehtede P:N suhted on mõneti informatiivsemad kui N, P, K sisaldused, sest taimede istutusjärgne toibumine peaks mõjutama kasvu ja toitainetesisaldusi enam kui nende vastavusi. Okaste P:N suhete järjestus oli kuusel ja männil praktiliselt ühesugune (Joonis 25; Tabel 2), suhe oli konkurentsilt ebasoodsaim rähkmulla (KA) puhul. Võrreldes suhteid Ingestadi suhetega (Tabel 3) on kõik suhted alla optimumi, mis võib viidata istutusjärgse stressi mõjule.

Tabel 3. Optimaalsed P:N ja K:N suhted hariliku männi, hariliku kuuse ja arukase jaoks Ingestadi järgi (Ingestad, 1987).

	P:N	K:N
mänd	16	45
kuusk	13	65
kask	14	50



Joonis 25. Männi- ja kuuseseemikute okaste P:N suhe erinevatel metsamuldadel. Muldade tähistused samad mis Joonisel 18.



Joonis 26. Männi- ja kuuse seemikute okaste logaritmitud K:N suhe erinevatel metsamuldadel. Muldade tähistused samad mis Joonisel 18.

Võrreldes K:N suhteid erinevatel mullakihtidel, oli männil kõdukihi (SO) puhul kõrgem keskmine näitaja kui teistel ühtlase rühma moodustanud muldadel. Kuusel ei leitud mullast tingitud erinevusi okaste K:N suhte vahel (Joonis 26). Ingestadi järgi oli kõigil juhtudel ka lehtede kaaliumiga varustatus lämmastiku suhtes alla optimaalse (Tabel 3), välja arvatud K:N suhe metsakõdul (SO) kasvavate männiseemikute okastes (K:N=52) (Tabel 2).

Optimaalseks N ja P tasakaalu mõttes loetakse suhteid, kus taimekasv on ühetaoliselt reguleeritud nii lämmastiku kui ka fosfori poolt. N:P<10 vastab reeglina lämmastiku ja N:P>20 fosfori poolt limiteeritud produktsioonile. Kui N:P suhe on 10 ja 20 vahel, siis on lämmastik ja fosfor enam-vähem tasakaalus (Güsewell, 2004). Halvim varustatus fosforiga oli ka sellise lähenemise puhul Kuusnõmme rähkmulla ja okaspuude puhul (Lisa 17 Joonis 1).

Võib järeldada, et seemikute mineraaltoitumuses avaldusid puuliikide- ja mullakihtidevahelised erinevused ning puuliigi ja mulla koosmõju. Looduslikult viljakamad mullakihid (SO, VA) säilitasid oma eelisolukorra ka katsetingimustes.

3.6. Seemikute arengut iseloomustavate parameetrite kooskõla risosfääri mikroobikoosluste aktiivsusega erinevatel metsamuldadel.

Looduslikes puistutes tehtud analüüsil ilmnes, et nii puuliigi, mulla kui ka puuliigi ja mulla koosmõju risoni mikroobikoosluste aktiivsusele olid olulised (Truu *et al.*, 2001). M. Truu ja J. Truu poolt analüüsiti ka antud töös käsitletud seemikute risoni mikroobikoosluste aktiivsusi (Truu *et al.*, 2001; Alama jt., 2004; Lõhmus jt., 2005). Võrreldes 31 süsinikuallika tarbimisaktiivsusi *Biolog Ecoplate* meetodil leiti, et nii muldade kui liikide mõju risoni mikroobikoosluste aktiivsusele oli usaldusväärne (Lisad 7, 8).

Mikroobikoosluste struktuuris ja aktiivsuses ilmnes usaldusväärne erinevus risoni ja juurevaba mulla vahel (Lisa 16 Joonis 1b). Proovivõtualade tsentroidide erinevus ei olnud suure varieeruvuse tõttu usaldusväärne (Lisa 16 Joonis 1a), mullahorisonid ja metsakõdu moodustasid erinevad rühmad (Lisa 16 Joonis 1c). Peakomponentanalüüsil rühmitus eraldi taimedeta muld (Lisa 16 Joonis 1d). Seega puudus lühikese katseperioodi jooksul usaldusväärne erinevus puuliikide mõjus juurevabale mullale, kuid taimedega ja taimedeta muld erinesid mikroobikoosluste poolest.

Vaadeldes kooskõla seemikute maapealse osa parameetrite ja risoni mikroobikoosluste aktiivsuse vahel ilmnesid järgmised seaduspärasused: mida suurem oli kase- ja kuuseseemikute keskmine lehemass, seda väiksem oli mikroobikoosluste aktiivsus risoni toormassi ühiku kohta (Joonised 9, 11; Lisa 7 Joonised 1B, 1C). Saadud tulemus viitab kase ja kuuse juurestiku ekstensiivsele arengule - suurendatakse juuremassi või juurestiku välispinda parema mineraalse toitumise tagamiseks. Kase puhul oli juuremass mullas kõige paremini liigendatud. Ka on kase väikseim eripikkus heas kooskõlas kaskede imijuurte väiksema eripinnaga kui okaspuudel (Ostonen *et al.*, 2005).

Juurestiku osatähtsus seemiku kogumassist heades tingimustes võib samal ajal aga olla väike. Heas kooskõlas oli kaselehtede eripind ja risoni mikroobikoosluste aktiivsus (Joonis 15; Lisa 7 Joonis 1C), mis mõlemad olid suurimad vaeseimal mullal. Suur eripind viitab sellele, et halvemates mineraalse toitumise tingimustes moodustuvad kaskedel õhemad lehed. Saadud tulemus näitab, et on võimalikud ka teised mehhanismid, kus mitte ainult ei suurene juure- või lehemass, vaid ka nende aktiivsus sh risoni mikroobikoosluste toetamisel assimilatsiooniga. Kaskede keskmine lehemass oli SBh puhul väikseim (Joonis 9), mis viitab produktsiooni vähenemisele lämmastikuvaesel liival. Männi puhul ei ilmnunud analoogilist seaduspärasust okkamassi suuruse ja risoni mikroobikoosluste aktiivsuse võrdlemisel muldade kaupa (Joonis 10; Lisa 7 Joonis 1A). Seemikute maapealse osa analüüsimisel saadud tulemused viitasid liikidevahelisele erinevusele mineraalse toitumise

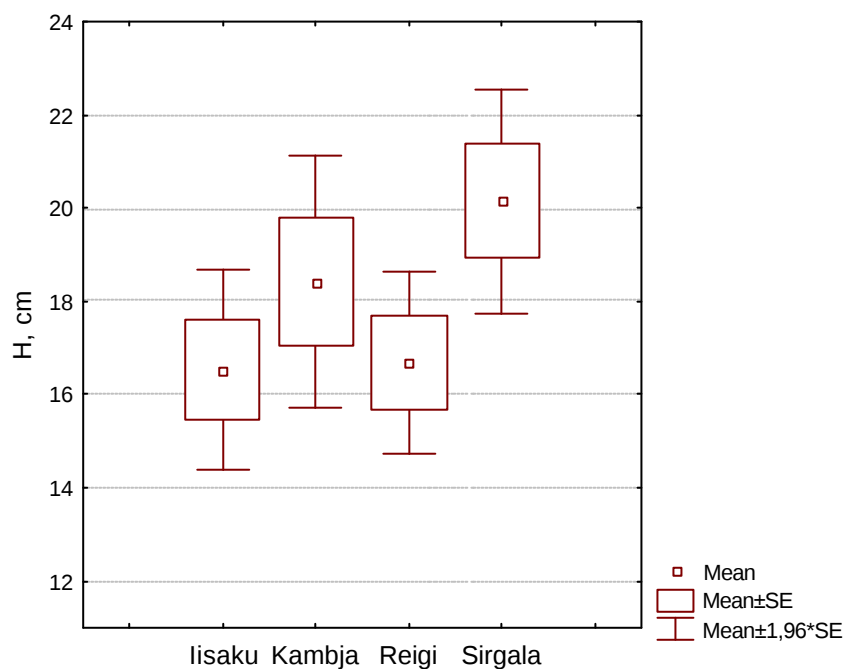
tagamisel ja sellele, et erinevate puuliikide juured mõjutavad oma lähiümbrust erinevalt. Kõigi uuritud puuliikide puhul on mikrobioloogilise analüüsi tulemuste paremaks tõlgendamiseks vajalik mükoriisaparametrite analüüs, kuna ilmnes, et näiteks sugukonda *Betulaceae* kuuluvatel hallil lepal ja sanglepal on risoni mikroobikoosluste aktiivsus seda suurem, mida suurem on imijuurte eripind (Lõhmus *et al.*, 200X).

4. Männi-, kuuse- ja arukaseseemikute areng põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil

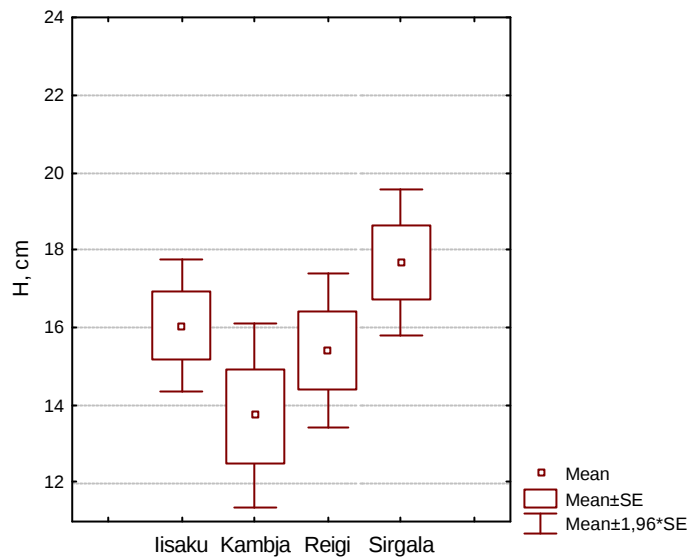
4.1. Seemikute kasv erinevatel põllumuldadel ja puistangumaterjalil

Seemikute kõrguskasv oli maksimaalse lehemassi saavutamise ajaks septembris lõppenud, usaldusväärseid erinevusi septembris ja novembris mõõdetud seemikutel ei leitud.

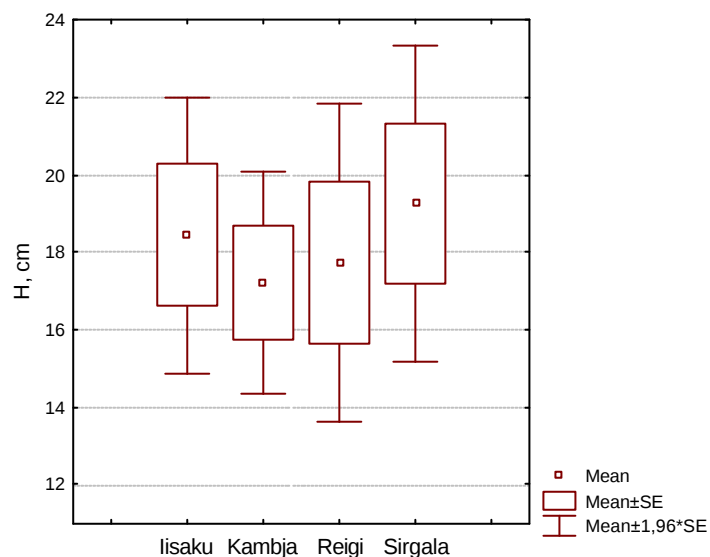
Mändide, kuuskede ja kaskede keskmiste kõrguste võrdlus erinevate muldade kaupa on esitatud Joonistel 27, 28 ja 29. Mullatingimuste usaldusväärset mõju kõrguskasvule ei leitud ühegi liigi puhul. Metsamuldade erinevused olid ilmselt suuremad, sest kõrguskasv oli näiteks kasel viljakama mullaga katsevariantides suurem, okaspuude puhul oli mõju kõrguskasvule väiksem (Joonised 3, 4, 5).



Joonis 27. Mändide kõrgused (cm) septembris põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Iisaku, Kambja, Reigi - endised põllumullad (0-20 cm kiht), Sirgala - põlevkivikarjääri puistangult kogutud substraat.



Joonis 28. Kuuskede kõrgused (cm) septembris põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

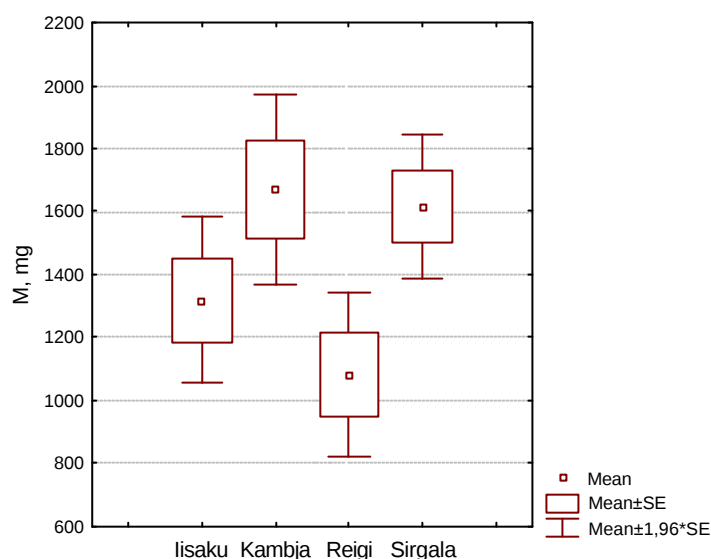


Joonis 29. Kaskede kõrgused (cm) septembris põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

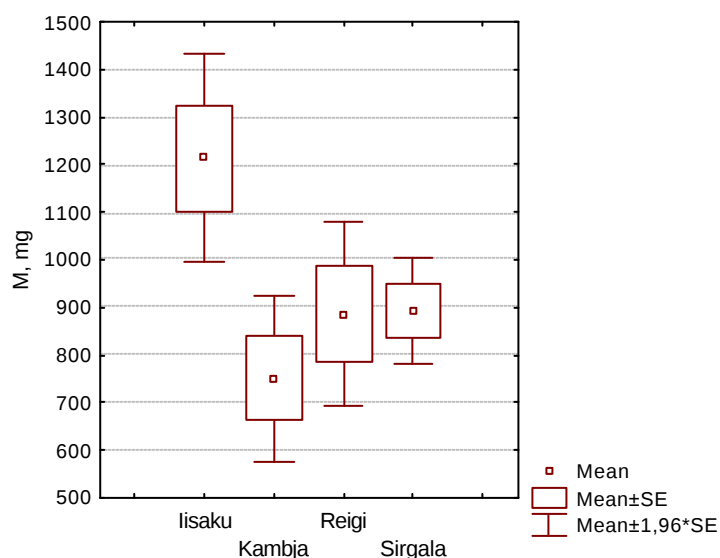
4.2. Puuliigi ja mulla mõju seemikute maapealse osa biomassi jaotusele

Seemikute maapealses massis ilmnesid mullast tingitud erinevused (Joonised 30, 31, 32). Okaspuude kogumassi järjestus muldade kaupa oli erinev, mis viitab puuliikide eripärale (Joonised 30, 31). Männiseemikute maapealne mass oli madalam Iisaku küllastumata gleimullal ja Reigi rähkmullal (Joonis 30). Kuuseseemikute kogumass oli kõrgem Iisakus, erinedes usaldusväärselt Kambjast ja Sirgalast (Joonis 31).

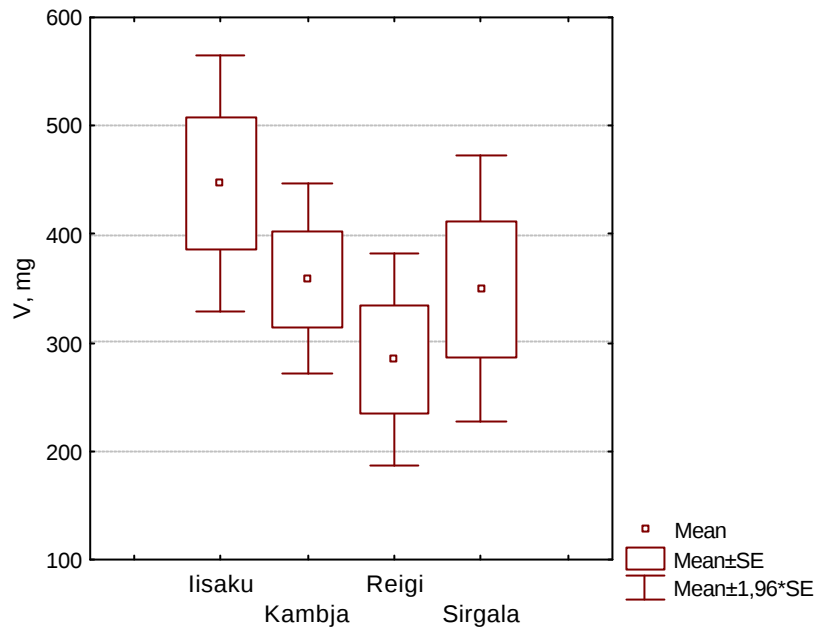
Kaskede keskmises võrsemassis muldadevahelisi usaldusväärseid erinevusi ei leitud, vastav näitaja oli suurim Iisakust kogutud substraadil (Joonis 32). Mändide keskmine roheliste okaste mass oli kõigis katsevariantides ühesugune (Joonis 33). Kuuskede puhul oli roheliste okaste mass väikseim Sirgalas, mis on heas kooskõlas varasemate kogemustega kuusekultuuride kehvemast kasvust põlevkivikarjäärade puistangutel (Joonis 33) (Kaar, 2002).



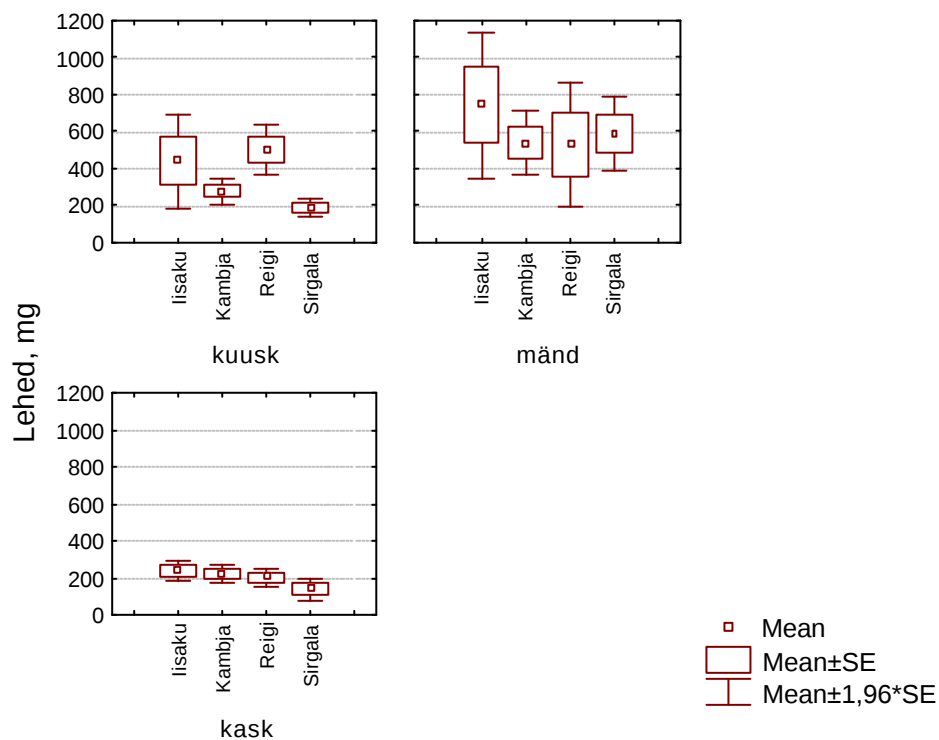
Joonis 30. Männiseemikute maapealse osa kogumassid (mg) novembris põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.



Joonis 31. Kuuseemikute maapealse osa kogumassid (mg) novembris põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

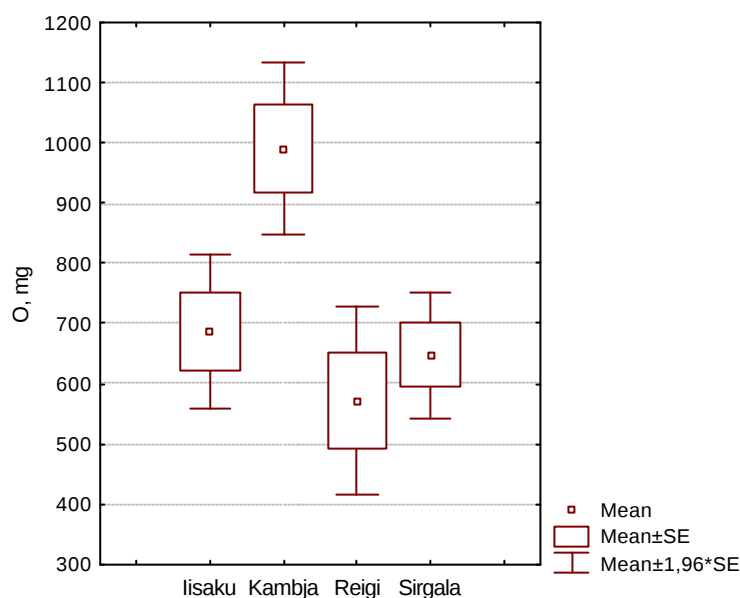


Joonis 32. Kase seemikute võrsemassid (mg) novembris põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

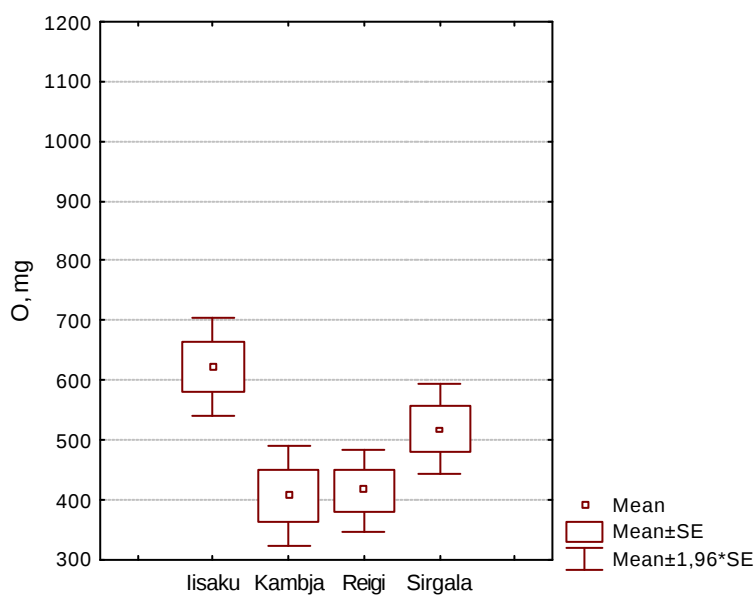


Joonis 33. Kuuse-, männi- ja kase seemikute lehemassid (mg) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

Männiseemikute keskmine okkamass erinevatel muldadel oli suurim Kambja puhul (Joonis 34), kuuseseemikute puhul oli aga vastupidi. Iisaku gleimullal kasvanud kuuseseemikute keskmine okkamass erines usaldusväärselt Kambja ja Reigi mullal kasvanud seemikute omast (Joonis 35).

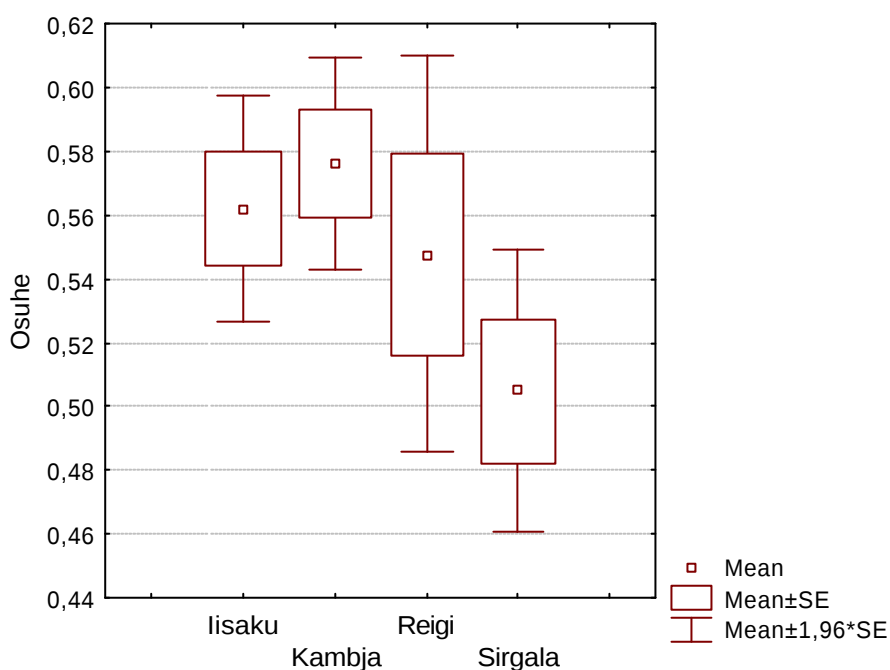


Joonis 34. Männiseemikute keskmised okkamassid (mg) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

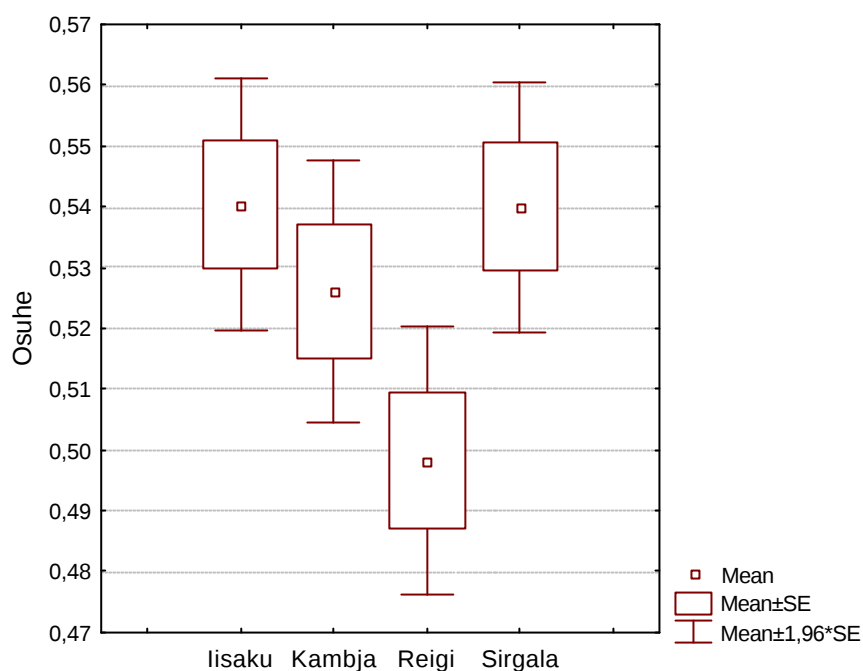


Joonis 35. Kuuseseemikute keskmised okkamassid (mg) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

Vaadeldes okaspuude seemikute keskmist okkamassi ilmnesid nii muldadevahelised erinevused kui ka muldade erinev järjestus kuuse ja männi puhul, milles avalduvad nii mulla, puuliigi kui nende kahe teguri koosmõju okkamassi moodustumisele. Okkamass on tundlikum näitaja kui kogumass, sest okkad tagavad taime varustamise fotosünteesil olles ise eelisarendatud. Kuuse- ja männiokaste osatähtsuses maapealse osa kogumassist muldadevahelised erinevused puudusid (Joonised 36, 37). Roheliste okaste mass oli septembris väiksem kui okaste kogumass (Joonised 33, 34, 35), kuid surnud okkad ei olnud veel varisenud. Tulemused viitavad analoogiliselt kõrguskasvuga 2002. aasta katse muldade suuremale sarnasusele võrreldes metsamuldadega.



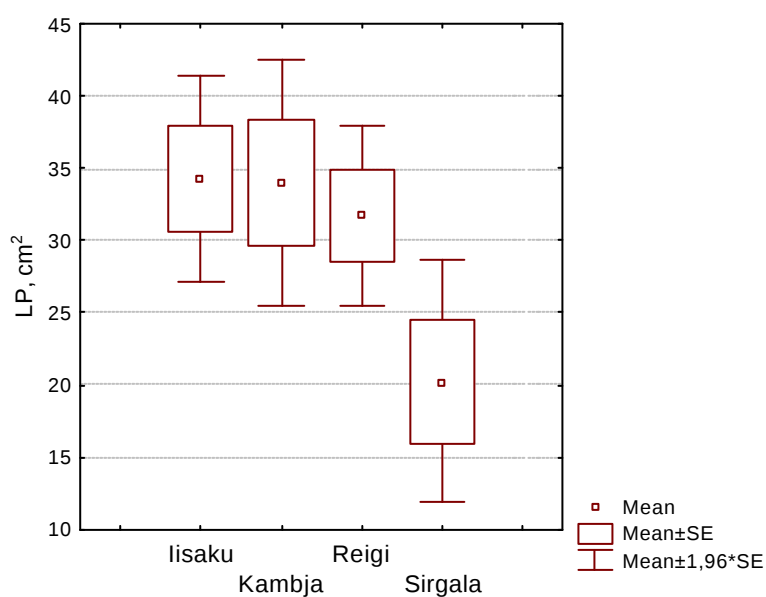
Joonis 36. Männiseemikute okaste osatähtsus maapealse osa kogumassist (Osuhe) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.



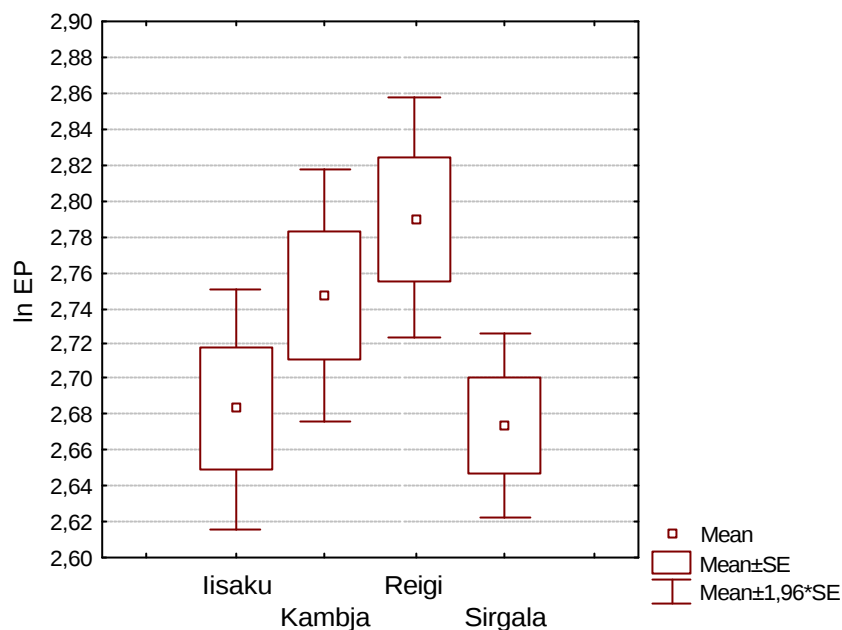
Joonis 37. Kuuseseemikute okaste osatähtsus maapealse osa kogumassist (Osuhe) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

4.3. Mullatingimuste mõju kaseemikute leheparameetritele

Kaseemikute keskmised lehepinnad olid põllumuldadel sarnased, Sirgala puhul oli lehepind küll väikseim, kuid erinevus polnud usaldusväärne (Joonis 38).



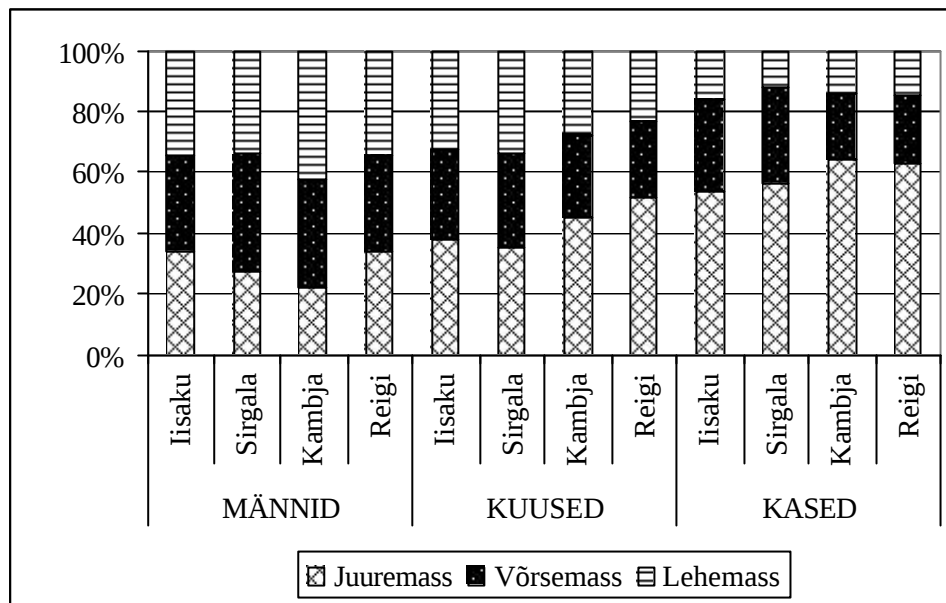
Joonis 38. Kaseemikute lehepinnad (cm²) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.



Joonis 39. Kaseseemikute logaritmitud eripindade võrdlus põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

4.4. Biomassi allokatsioon juurtesse sõltuvalt puuliigist ja mullast ning juureparameetrite analüüs

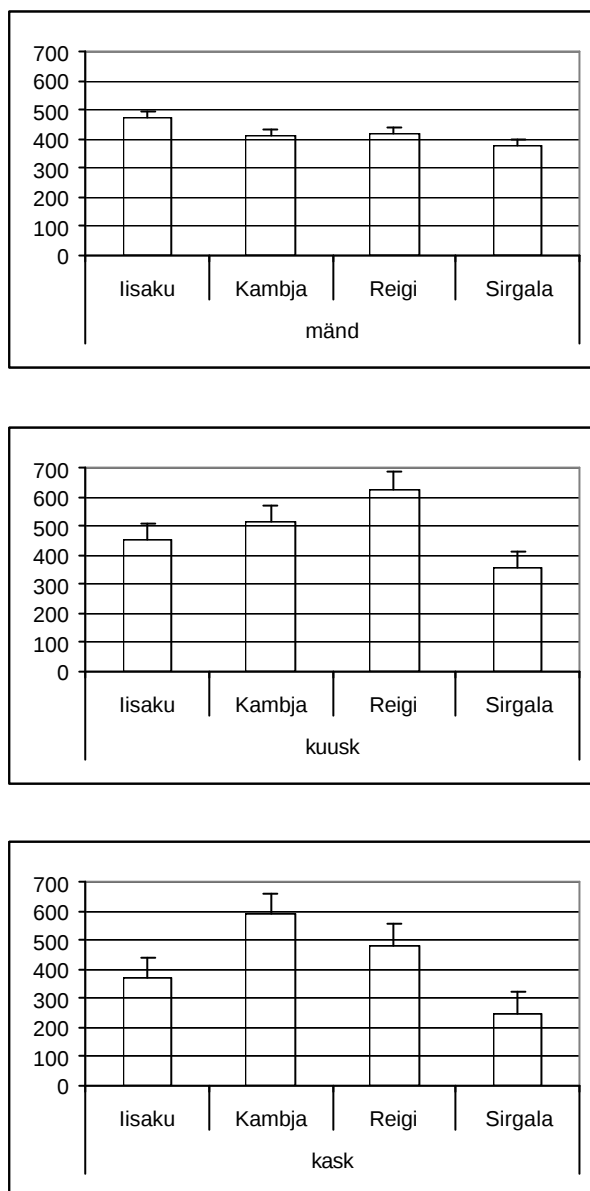
Võrreldes kuuse-, männi- ja kaseseemikute juure-, võrse- ja lehemasside osatähtsust seemiku kogumassist oli kaskedel lehemass väikseim ja juuremass suurim. Okaspuude võrdlemisel torkab silma Kambja, kus maa-alune osa oli suurim kuuse- ja väikseim männiseemikutel (Joonis 40). Kõige paremini kasvatasid maapealset osa männid, maa-alust osa aga arukased, mis näitab nende puuliikide varast arengut ja mis kajastub ka erinevas biomassi allokatsioonis.



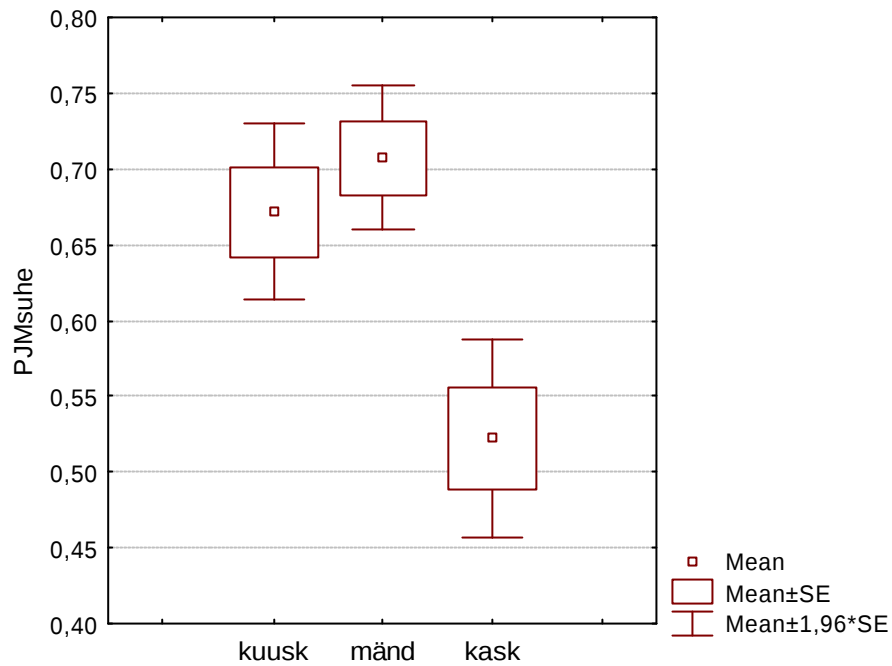
Joonis 40. Kuuse-, männi- ja kaseseemikute juure-, võrse- ja lehemasside osatähtsus seemiku kogumassist põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

Kuuskedel oli peente juurte mass kõrgeim Reigi rähkmullal (Joonis 41). Liikide võrdlemisel alade sees oli peeni juuri kõige rohkem Sirgala ja Iisaku männi- ja vähem kaseseemikutel. Keskmise peente juurte mass oli väikseim Sirgala puistangumaterjalil kasvanud seemikutel (Joonis 41; Lisa 11 Joonis 1B). Peente juurte osatähtsuses juurestiku massist ilmneseid puuliigi sees muldadevahelised erinevused (Lisa 21 Joonis 1). Sirgalas olid kasel nii peente juurte mass kui selle osatähtsus juurestiku massist väiksemad, ka oli kaskedel Sirgalas tendents väiksemaks lehepinnaks (Joonis 38). Võrreldes erinevaid puuliike samal mullal oli Kambja ja Sirgala puhul kaskede peente juurte osatähtsus juurestiku massist väiksem kui okaspuudel (Lisa 11; Lisa 21 Joonis 2). Vaadeldes seemikute keskmist peente juurte osatähtsust juurestiku kogumassist puuliikide ja muldade kaupa, ilmneb, et arukasel oli alla 2 mm juuri vähem võrreldes okaspuudega (Joonis 42; Lisa 11 Joonised 1A, 1B, 1C) Sarnane tendents ilmnese ka metsamuldadega tehtud katsetes (Lisa 10 Joonised 1A, 1B, 1C), tulemused on võrreldavad hoolimata sellest, et metsamuldadega tehtud katses kasutati kaheaastaseid arukase- ja üheaastaseid okaspuude seemikuid. Metsamuldadel oli männil usaldusväärselt suurem peente juurte massi osakaal seemiku massist kui kuusel (Lisa 13 Joonis 1). Endistelt põllumaadelt ja põlevkivikarjääri puistangult kogutud substraadil kasvavate kuuskede ja mändide puhul sellist usaldusväärset erinevust ei leitud (Joonis 42; Lisa 21 Joonis 1). Seega võivad endiste

põllumaade ja põlevkivikarjääride metsastamisel ilmnenud olulised erinevused nii maapealse osa kui ka juurestiku struktuuris võrreldes metsamaal kasvavate kultuuridega.



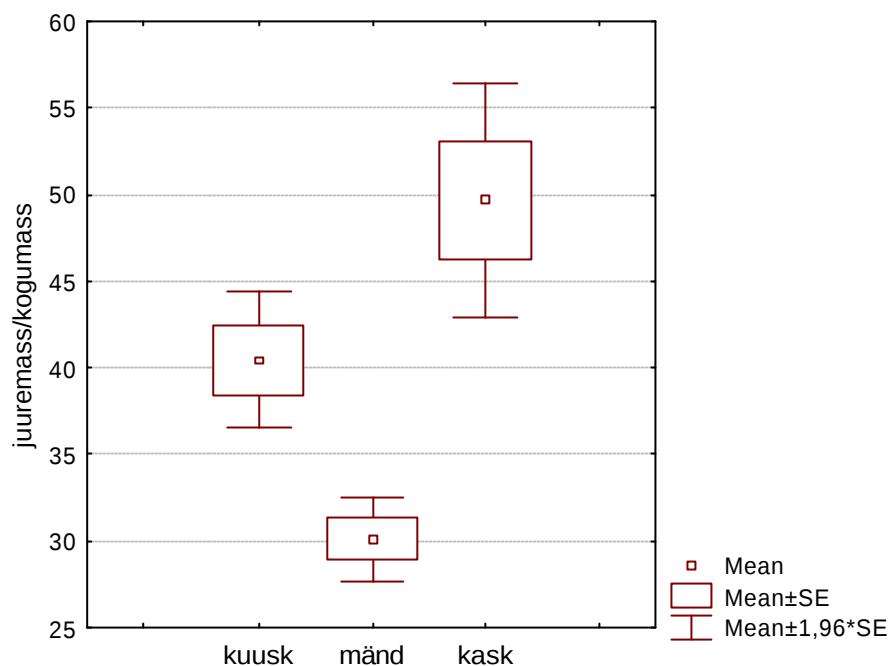
Joonis 41. Kuuse-, männi- ja kase seemikute keskmine peente juurte mass ja selle viga seemiku kohta põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 26.



Joonis 42. Kuuse-, männi- ja kase seemikute peente juurte osatähtsus juurestiku massist (PJMSuhe) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil üle kõigi katsevariantide.

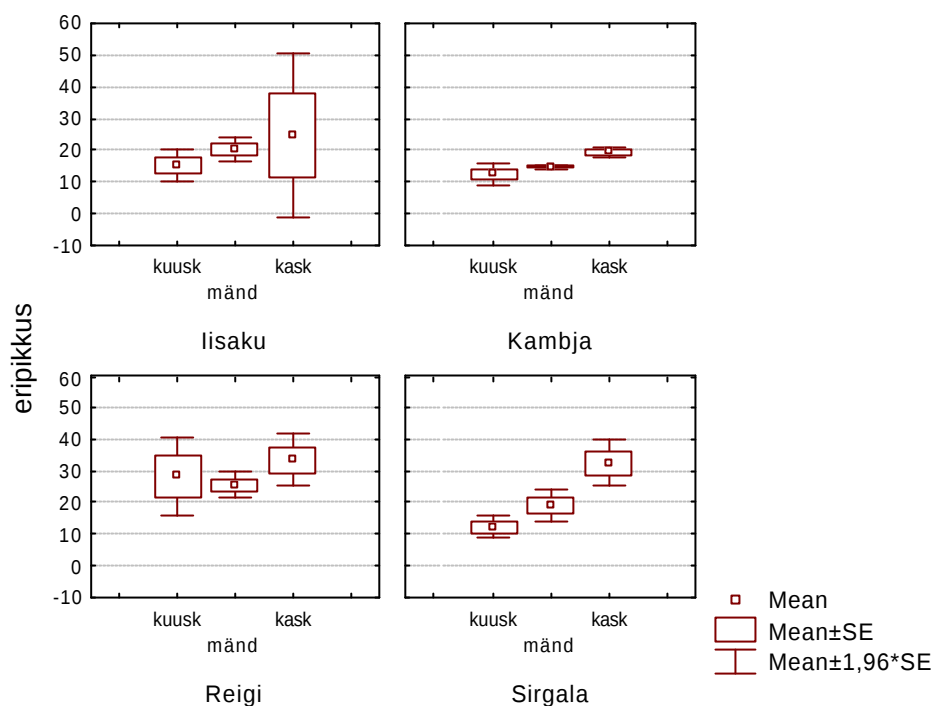
Juurestiku kogumassis ja peente juurte massis katsevariantide vahelised erinevused puudusid, liigi ja mulla mõju ei avaldunud (Lisa 19 Joonis 1). Juurestiku osatähtsus kogumassist oli väikseim männil ja suurim arukasel (Joonised 40, 43).

Tippude arvu seemiku kohta võrreldi kõigil puuliikidel vaid Kambjas, kus tippude arv oli arukasel usaldusväärselt suurem kui okaspuudel (Lisa 20 Joonis 2). Kase seemikute keskmine tippude arv seemiku kohta on ära toodud (Lisas 20 Joonis 1), kus on näha, et Kambjas ja Reigis oli rohkem tippe seemiku kohta kui Iisakus. Tippude arvus alla 2 mm juurte massi- või pikkusühiku kohta puudusid usaldusväärsed erinevused nii alade kui ka puuliikide vahel.

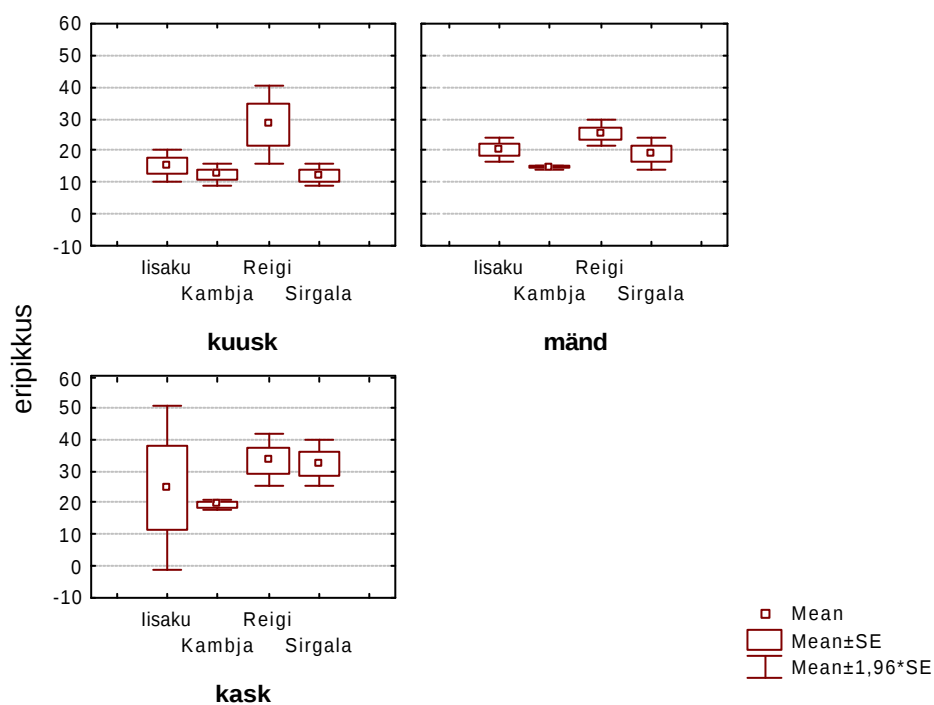


Joonis 43. Kuuse-, männi- ja kase seemikute juurestiku osatähtsus kogumassist põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil üle kõigi katsevariantide.

Kõigis katsevariantides oli kaskede alla 2 mm juurte eripikkus suurem kui okaspuudel (Joonis 44). Kõigi puuliikide puhul olid Kambjas väikseimad ja Reigis suurimad eripikkuse näitajad (Joonis 45). Seega ilmnes jällegi tendents, et kasejuurte mass on mullas paremini liigendatud kuna kasel oli ka juuretippe massiühiku kohta rohkem (Lisa 20 Joonis 2) nagu ka metsamuldadega tehtud katses (Tabel 1).



Joonis 44. Peente juurte eripikkus ($m\ g^{-1}$) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.



Joonis 45. Kuuse-, männi- ja kase seemikute peente juurte eripikkus ($m\ g^{-1}$) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

4.5. Lämmastiku-, fosfori- ja kaaliumitoitumuse analüüs põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil kasvatatud seemikutel

Põllumuldadel oli kasel kõrgem lehelämmastiku ja -fosfori sisaldus võrreldes kuuse ja männiga, mille vahel usaldusväärset erinevust ei leitud (Tabel 4; Lisa 22 Joonised 1, 2). Sirgalast kogutud puistangumaterjalil oli männil kui laia ökoloogilise amplituudiga puuliigil kõrgeim lämmastiku kontsentratsioon okastes, kask ja kuusk olid võrdselt madalama lehelämmastiku kontsentratsiooniga. Samal ajal oli kõrge pH-ga kasvusubstraatidel (Reigi, Sirgala) mändide kasvamaminek oluliselt halvem kui kuusel ja arukasel (Lisa 14 Joonis 2). Osaliselt on see tõenäoliselt tingitud istutusjärgsest šokist. Ka oli 2002. aastal taimede väljalangevus tunduvalt suurem kui 2001. aastal kõrgema temperatuuri tõttu juulis ja augustis (Lisa 14 Joonised 1, 2) Sirgala kaskede fosfori- ja kaaliumisisaldust ei saanud materjali vähesuse tõttu määrata.

Muldadevahelised erinevused olid lehelämmastiku kontsentratsioonide vahel vaid arukase puhul (Tabel 4; Joonis 46). Kaaliumisisalduses ei leitud usaldusväärseid erinevusi muldade vahel. Kambja ja Reigi muldadel oli arukaselehtedes kõrgem kaaliumisisaldus kui männil (Lisa 22 Joonis 3; Tabel 4). Fosfori kontsentratsiooni ja P:N suhete puhul ilmsid usaldusväärsed erinevused (Iisaku vs Reigi) muldade vahel vaid kuusel, siiski moodustasid mullad Tukey keskmiste mitmese võrdlemise testiga homogeense rühma (Joonised 47, 48; Tabel 4). Hoolimata kõrgest pH-st oli Reigi puhul fosforiga varustatus katsevariantidest parim, kuna seal olid nii üldlämmastiku kui laktaatlahustuva fosfori kontsentratsioonid mullas suurimad (Lisa 18 Tabel 2) (Lõhmus jt., 2004).

Põllumuldadel oli arukasel suurim P:N suhe (Lisa 22 Joonis 4; Tabel 4). Kaaliumiga varustatuses ei ilmnunud puuliikide- ega muldadevahelisi usaldusväärseid erinevusi. P:N optimaalseid suhteid Ingestadi järgi (Tabel 3) ei saavutatud ühelgi puhul, fosforiga varustatus lämmastiku suhtes lähenes optimumile arukase puhul Kambja põllumullal. K:N suhted jäid alla optimumi, välja arvatud Sirgala puistangumaterjalil kasvavatel mändidel (Tabelid 3, 4).

Tabel 4. Lehtede mineraaltoitainete sisaldust iseloomustavad keskmised lämmastiku, fosfori ja kaaliumi kontsentratsioonid (%) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Erinevad tähed indeksites näitavad usaldusväärset erinevust keskmiste vahel Tukey testiga ($p < 0,05$).

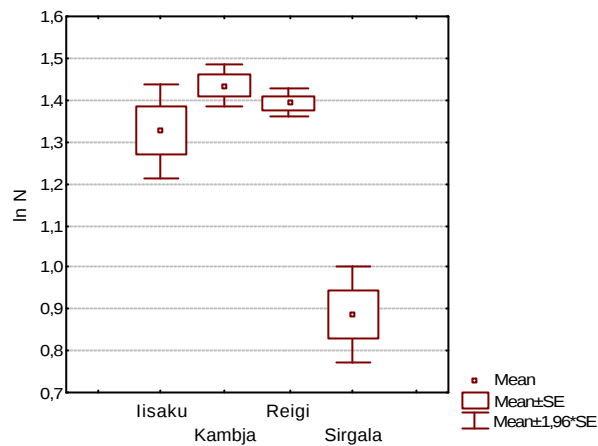
N	mänd	kuusk	kask
Iisaku	1,423 ± 0,212	1,213 ± 0,182	1,769 ± 0,148 ^b
Sirgala	1,249 ± 0,015	0,939 ± 0,074	0,787 ± 0,104 ^b
Kambja	1,099 ± 0,089	1,249 ± 0,204	2,062 ± 0,076 ^b
Reigi	1,108 ± 0,143	1,466 ± 0,064	1,945 ± 0,046 ^a

P	mänd	kuusk	kask
Iisaku	0,084 ± 0,212	0,051 ± 0,182 ^a	0,136 ± 0,148
Sirgala	0,075 ± 0,003	0,073 ± 0,009 ^{bc}	?
Kambja	0,059 ± 0,008	0,098 ± 0,013 ^c	0,256 ± 0,017
Reigi	0,070 ± 0,022	0,143 ± 0,007 ^{ab}	0,188 ± 0,048

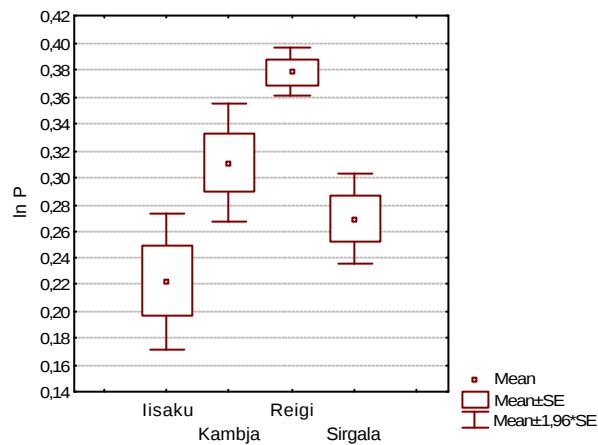
K	mänd	kuusk	kask
Iisaku	0,476 ± 0,096	0,476 ± 0,075	0,555 ± 0,071
Sirgala	0,559 ± 0,035	0,427 ± 0,036	?
Kambja	0,318 ± 0,047	0,506 ± 0,113	0,774 ± 0,030
Reigi	0,410 ± 0,102	0,615 ± 0,036	0,864 ± 0,090

P:N	mänd	kuusk	kask
Iisaku	5,7 ± 0,6	4,1 ± 0,4 ^a	7,6 ± 0,7
Kambja	5,3 ± 0,3	8,0 ± 0,9 ^{ab}	12,5 ± 1,0
Reigi	6,0 ± 1,3	9,8 ± 0,8 ^b	9,6 ± 2,2
Sirgala	6,0 ± 0,2	8,0 ± 1,6 ^{ab}	?

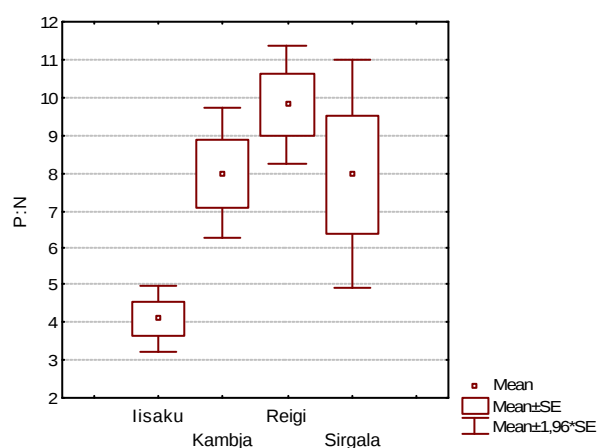
K:N	mänd	kuusk	kask
Iisaku	33,2 ± 4,3	39,2 ± 1,2	31,1 ± 1,9
Kambja	29,6 ± 5,3	39,7 ± 2,4	37,5 ± 0,8
Reigi	35,7 ± 5,3	42,3 ± 4,3	44,5 ± 5,7
Sirgala	44,7 ± 2,4	46,4 ± 6,6	?



Joonis 46. Kaseseemikute lehtede logaritmitud lämmastiku kontsentratsioon (%) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.



Joonis 47. Kaseseemikute lehtede logaritmitud fosfori kontsentratsioon (%) põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.



Joonis 48. Kaseseemikute lehtede P:N suhe põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil. Muldade seletused samad mis Joonisel 27.

Analüüsid N:P suhteid S. Guseweli (2004) järgi, piiras Iisaku kuuskede katsevariandis taimekasvu fosfor rohkem kui lämmastik, sest $N:P > 20$ kogu 95%-lise usaldusvahemiku puhul. Kambja mulla arukaskede katsevariandis limiteeris lämmastik taimekasvu rohkem kui forfor ($N:P < 10$). Muudes katsevariantides oli taimede kasv ühetaoliselt reguleeritud nii lämmastiku kui ka fosfori poolt (Lisa 23 Joonis 1).

Lähtemullad erinesid eelkõige mulla pH ja N, P, K sisalduse poolest (Lisa 18 Tabel 1). Et Sirgalast on kasvusubstraat kogutud põlevkivikarjääri tasandatud puistangust vahetult peale kaevandamist, iseloomustab kuumutuskadu puistangu põlevkiviosakestes sisalduvat orgaanilist ainet. Põlevkivi päritoluga süsinik võib peeneses (< 2 mm) varieeruda kirjanduse andmetel piirides 14,4-44,5 g kg⁻¹ (Reintam *et al.*, 2002). Juurevaba mulla ja risoni keemilise analüüsi tulemused on esitatud Lisas 18 (Tabelid 2, 3). Võrreldes lähteseisuga (Lisa 18 Tabel 1) pole juurevaba muldade happesus oluliselt muutunud (Lisa 18 Tabel 2). Taimede mõju juurevabale mullale võib täheldada vaid Reigi rähkmullal, mille puhul on taimedeta mullas rohkem omastatavat fosforit ja kaaliumi. Risoni ning juurevaba mulla happesuse erinevused (R-M) on esitatud Lisas 18 Tabelis 3.

4.6. Seemikute arengut iseloomustavate parameetrite kooskõla risosfääri mikroobikoosluste aktiivsusega erinevatel põllumuldadel ja puistangumaterjalil

Ootuspäraselt ilmnas kõigi muldade ja puuliikide puhul juurte ja nendega assotsieerunud mikroobikoosluste mõju mulla happesusele. Aktiivne happesus oli kõigi muldade ja liikide puhul risonis suurem kui juurevabas mullas (pH muutus negatiivne), seega mõjutasid juured ja nendega assotsieerunud mikroobikooslused mulda 2002. a. katses hapestavalt. Juurte hapestav toime korreleerus lähtemulla pH-ga, olles seda suurem, mida kõrgem oli mulla pH (Lisa 18 Tabel 1). Siis oli männil kõige suurem hapestav toime (Alama jt., 2004; Lõhmus jt., 2004).

Lisas 16 Joonisel 2 on esitatud mikroobikoosluste metaboolse profiili peakomponentanalüüsi tulemused standardiseeritud ja standardiseerimata andmete puhul. Standardiseeritud andmete puhul on kõigi süsinikuallikate tarbimisintensiivsused Biolog plaatide järgi jagatud plaadi keskmise tarbimisaktiivsusega, mis eemaldab katsevariantidevahelised erinevused mikroobide arvukuses ja võimaldab keskenduda mikroobikoosluste struktuurile. Peamine erinevus mikroobikoosluste funktsionaalses struktuuris oli seotud juurte mõjuga, erinevus risoni ja juurevaba mulla vahel oli

statistiliselt oluline ($p < 0,0001$). Kui andmestikust eemaldata juurte mõju tuli selgelt esile mulla mõju ($p < 0,01$).

Mikroobikoosluste aktiivsuse järgi risonis järjestusid puuliigid järgmiselt: mänd > kuusk > kask.

Erinevused mikroobikoosluste struktuuris ilmneseid kõige paremini tasandatud põlevkivikarjäärist kogutud puistangumullal, kus juurevabas materjalis oli mikroobide kontsentratsioon algselt väga madal ja risosfääriefekt ebasoodsate mullatingimuste kompenseerimiseks suurim (Lõhmus jt., 2004).

Pealmaakaevandamisega rikutud alade rekultiveerimine on Eestis jätkuvalt aktuaalne, sest igal aastal metsastatakse praegusel ajal ligikaudu 180 ha endisi põlevkivikarjääre. Põllumajanduskasutusest välja jäänud maid on ligikaudu 400000 ha (Vares, 2005) ning nendel aladel toimub osaliselt spontaanne looduslik metsauuenemine (peamiselt arukasega), kuidas see mõjutab mulda ja risosfääriprotsesse neil aladel, pole teada. Metsastatud põlevkivikarjääri alade puistute ja muldade arengut on uuritud põlevkivikarjääride rekultiveerimise algusest peale (Kaar, 2002; Reintam *et al.*, 2002), kusjuures siin on mainitud vaid lähiaastate töid, risosfääriuuringuid on esialgu tehtud vaid ühes Sirgala põlevkivikarjääri puistangul kasvavas sanglepikus (Vares *et al.*, 2004). Ilmnes, et põlevkivikarjääri puistangul saavutatakse sanglepakultuurides sama hea produktioon kui sootuks paremates kasvukohtades. Mikroobikoosluste aktiivsus ja mitmekesisus mõõdetuna *Biolog Ecoplate* mikrotiiterplaatidega oli Sirgala põlevkivikarjääri sanglepikus suurim. Positiivselt mõjuvad ilmselt ka ektomükoriisa- ja aktinoriisasümbioosid, mis nõuab veel täiendavat uurimist. Kindlasti tuleks analüüsida mükoriisaparametreid, mis harilikul kuusel on osutunud informatiivseteks kasvukoha viljakuse indikaatoriteks: imijuurte eripind ja eripikkus, kudede tihedus, endodermi eripind, puuliigi karakteristikuna on oluline hinnata korteksi ja steeli suhet imijuure ristlõikepindalas (Ostonen, *et al.*, 1999; Ostonen & Lõhmus, 2003). Võrreldes kuuske, mändi ja kask mineraaltoitumise tagamise strateegia aspektist, panustab mänd enim risoni mikroobikoosluste toetamisele ehk intensiivsele strateegiale, kask aga liigendab paremini peente juurte massi, suurendades nende välispinda, mida võib käsitleda ekstensiivse strateegia ühe variandina. Seega leidis järjekordselt kinnitust kontseptsioon, et puujuured kujundavad aktiivselt ümber oma lähikeskkonda, soodustades mineraaltoitainete, eelkõige fosfori omastamist.

Kokkuvõte ja järeldused

Käesolev töö käsitleb puuliigi ja mulla mõju arukase-, hariliku männi ja hariliku kuuse seemikute arengule ja erinevate puuliikide ning muldade koosmõju risosfääriprotsessidele katsetingimustes. Töö üldosas, esimeses peatükis antakse ülevaade puuliikide ja mulla koosmõjust risosfääriprotsessidega. Käsitletud on risosfääri mõistet ja -protsesse, puuliikide kasvukoha eelistusi, juurte mõju mullale ning kirjeldatud innovatiivset risosfääriprotsesse kajastavat mudelit.

Esimesel katseaastal koguti mullad looduslikest puistutest: Voore jänesekapsakuusikust, Sõmerpalu pohlamännikust ja Kuusnõmme kastikuloo kuuse-männi segapuistust. Sõmerpalu õhukeselt nõrgalt leetunud leedemuld, Voore hele kahkjass muld ja Kuusnõmme gleistunud keskmise sügavusega rähkmuld on tekkinud erinevates geoloogilistes lähtetingimustes, mis tagab vajalikud mullatingimuste gradiendid. Kasutati üheaastaseid okaspuu- ja kaheaastaseid kaseseemikuid. Teisel, 2002. aastal tehtud katses kasutati aga lisaks põllumuldadele – Iisaku küllastumata gleimuld, Kambja hele kahkjass muld ja Reigi õhuke rendsiina – ka Sirgala tasandatud põlevkivikarjääri puistangult kogutud substraati. Seemikute parema võrreldavuse eesmärgil kasutati ühe vanusega (1a) seemikuid.

Töö teine peatükk, materjal ja metoodika, on kirjeldab katse rajamist ja hooldamist nii metsamuldadel kui ka põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangul, ning selgitust, millest lähtuti puistute, lähtemuldade ja metoodika valikul. Teises peatükis on kirjeldatud seemikute arengu analüüsi meetodeid. Käsitlemist leiavad ka mikrobioloogiline ja keemiline analüüs ning kasutatud statistikameetodid. Eesmärgiks oli võrrelda erinevate muldade mõju konkreetsele liigile, analüüsida liikidevahelisi erinevusi ja puuliigi ning mulla koosmõju risosfääriprotsessidele. Seemikute ehituse ja mineraalse toitumuse analüüs baseerub 966 seemiku mõõtmistulemustel. Seemikute kõrgusmõõtmiste arv oli 1397, sest 431 seemikut mõõdeti nii suvel kui sügisel. Seemikute maapealse osa erinevate fraktsioonide massi mõõtmisel kaaluti peaaegu kõigil kuuse- ja männiseemikutel 3 proovi (võrsed, lehed ja surnud, kuid varisemata okkad), kaseseemikutel 2 proovi. Herbariseeriti kokku 135 kaseseemiku lehed ja mõõdeti nende pind. Skaneeriti 84 seemiku <2 mm juured (jaotatuna 3 alamproovi) ja mõõdeti nende pikkused. Esimesel katseaastal loendati juuretippe kuuekümmel taimel (igast juurestikust võeti kolm alamproovi, kokku 44941, teisel aastal 24 taimel (igast juurestikust kolm alamproovi, kokku 27824 tippu).

Männi, kuuse ja arukaseseemikute arengut erinevatel metsamuldadel on käsitletud töö kolmandas, arengut põllumuldadel ja põlevkivikarjääri puistangul aga neljandas peatükis. Mõlemas on pikemalt peatunud seemikute kasvul erinevatel muldadel, puuliikide ja mulla mõjul seemikute maapealse osa biomassi jaotusele, mullatingimuste mõjul kaseseemikute leheparameetritele, biomassi allokatsioonil, N, P, K toitumuse analüüsil ja seemikute arengut iseloomustavate näitajate kooskõlal risosfääri mikroobikoosluste aktiivsusega.

Tulemuste analüüsimisel ilmnes ootuspäraselt, et mida soodsamad on mullatingimused, seda parem oli seemikute kasv. Looduslikes tingimustes vastaks sellele suurem puistu produktsioon. Seemikute maapealse osa ja juurestiku parameetrite analüüsil ilmnemid nii muldade- kui puuliikidevahelised erinevused. Puuliikide ja muldade koosmõju oli usaldusväärne, mille üheks põhjuseks võivad olla ka tuvastatud erinevused risosfääri mikroobikoosluste aktiivsuses ja struktuuris.

Töö põhjal tehtud järeldused:

1. Mikroobikoosluste struktuurile ja aktiivsusele avaldasid olulist mõju nii puuliik, muld (kasvusubstraat) kui nende koosmõju.
2. Mikroobikoosluste aktiivsus ja lämmastiku kontsentratsioon olid kõigil juhtudel suuremad risonis kui juurevabas mullas.
3. Endiste põllumuldade huumushorisondil ja põlevkivikarjääri puistangul kasvatatud kuuse-, männi- ja kaseseemikute risoniproovid erinesid *Biolog Ecoplate* mikrotiiterplaatide süsinikuallikate tarbimisintensiivsusest, kusjuures puuliigid järjestusid: mänd>kuusk>kask.
4. Kuigi kõigil metsamuldadel kasvatatud puuliikide risosfääris oli mikroobikoosluste aktiivsus risosfääris suurem väiksema lehemassi puhul, avaldus männil see tendents nõrgemini kui kuusel ja arukasel. Tõenäoliselt toetati kuusel ja arukasel risosfääri mikroobikooslusi maaapealse osa kasvu arvel rohkem kui männil.
5. Kaselehtede eripind oli positiivses seoses risoni mikroobikoosluste aktiivsusega. Saadud tulemus viitab sellele, et on võimalikud ka teised mehhanismid, kus mitte ainult ei muutu juure- või lehemass, vaid ka nende aktiivsus, sh risoni mikroobikoosluste toetamisel assimilaatidega.
6. Seemikute mineraaltoitumuses avaldusid puuliikide- ja mullakihtidevahelised erinevused ning puuliigi ja mulla koosmõju. Looduslikult viljakamad mullakihid säilitasid oma eelisolukorra ka katsetingimustes.

7. Mõlemal katseaastal olid kõigi uuritud juurestike imijuured ektomükoriisad, enim kasvukuhikuid nii seemiku kui <2 mm juurte kuivmassi ühiku kohta ja suurim peente juurte eripikkus oli arukasel. Saadud tulemus viitab sellele, et nii põllumuldadel kui ka põlevkivikarjääri puistangul on piisavalt ektomükoriisat moodustavaid seeneliike.
8. Juurte ja nendega assotsieerunud mikroobikoosluste hapestav toime risonis suurenes kasvusubstraadi pH suurenedes, risoni pH oli 0,2 kuni 1,8 ühikut madalam kui juurevabas mullas.
9. Erinevused mikroobikoosluste funktsionaalses struktuuris ilmnesid kõige paremini tasandatud põlevkivikarjäärist kogutud puistangumullal, kus juurevabas mullas on mikroobide kontsentratsioon algselt väga madal ja risosfääri mõju ebasoodsate mullatingimuste kompenseerimiseks suurim. Sisuliselt luuakse juurte lähiümbrusse paremate omadustega muld mõjutades aktiivselt mullatekkeprotsesse.

Summary

The current study aims to increase the understanding of the mechanisms how the main tree species of Estonia affect rhizosphere processes. The first chapter of the master thesis gives an overview of the mutual influence of tree species and soil conditions in forest stands. It introduces the concept of rhizosphere, biotope preferences of tree species, the impact of roots on soil, and describes an innovative model reflecting rhizosphere processes.

Seedlings of Norway spruce (*Picea abies*), Scots pine (*Pinus sylvestris*) and silver birch (*Betula pendula*) were grown in pot experiments on soils that were collected from natural forests in the year 2001. The growth substrates were collected from 0-10 cm of the A-horizon in Stagnic Podzoluvisol and Rendzic Leptosol and from the O-horizon and the illuvial horizon in Podzol. In 2002 we used surface soils (0-20 cm) that were collected from Iisaku, Kambja and Reigi sites, on abandoned agricultural areas open-cast oil-shale mining spoil from Sirgala. One-year-old coniferous seedlings and two-year-old deciduous seedlings were used in the first year; in the second year all seedlings were of the same age (1 yr).

The second chapter “Materials and Methods” is divided into five parts. The first part describes the establishment and tending of the experiment and explains the choice of the stands and soils. The analysis of seedlings’ development, microbiological and chemical analysis, and the statistical methods are described.

The main aim was to analyse the co-effect of tree species and soil on the development and rhizosphere processes of Norway spruce, Scots pine and silver birch seedlings in experimental conditions.

We measured 966 seedlings to compare the influence of different soils on the tree species and to analyse differences between the responses of the tree species. Height, mass of the seedling compartments: leaves, stem and branches, <2mm and =2 mm roots were measured. 1397 height measurements were made, as 431 seedlings were measured twice, both in summer and autumn. In measuring the mass of the different fractions of the above-ground part of seedlings, 3 samples (leaves, shoots and dead but unfallen needles) were weighed per spruce and pine seedlings, and 2 samples per birch seedling. The leaves of 135 birch seedlings were herbarised and the surface of leaves was measured. The roots of 84 seedling were scanned, the length was measured and the specific length calculated. Also, root tips were counted on 84 seedlings (3 samples per root system, 727654 root tips altogether).

Development of pine, spruce and silver birch seedlings on forest soils in a greenhouse experiment is discussed in the third chapter; the development on surface soils and in oil-shale mining spoil is discussed in the fourth chapter. Both chapters discuss seedling growth in different soils, the influence of tree species and soil on the biomass and fractional distribution of the above-ground part of seedlings, the influence of soil conditions on leaf parameters of birch seedlings, biomass allocation into roots and the concordance between parameters characterising seedling development and the functional structure and activity of microbial communities in the rhizosphere.

As expected, the analysis of results showed that the more favourable the soil conditions, the better the seedling growth. This would correspond to a greater stand production in natural conditions. The analysis of the above-ground part of seedlings and of root parameters indicated that there are differences between both soils and tree species.

The above-ground part of seedlings and root parameters had an important co-influence with the activity of rhizosphere microbial communities of the rhizon. Significant influence was exerted by both soil and tree species as well as the interaction between them.

Different parameters related to the development and growth of the above-ground parts of pine, spruce and birch seedlings (height, total mass of the above-ground part of seedlings, leaf mass, birch leaf surface and leaf specific area) reacted to soil conditions in different ways.

The bigger the average leaf mass of birch and spruce seedlings, the smaller was the activity of microbial communities per unit of raw mass of the soil-root interface. The results indicate an extensive development of the birch and spruce root system – for spruce, the proportion of roots in the total mass was the greatest, and for birch, the number of root tips per seedling and per fine root mass unit.

The specific leaf area of birch was in good accordance with the activity of microbial communities in the soil-root interface. The result obtained suggests that other mechanisms are also possible, in which case it is not only the mass of leaves and roots that increases, but also their activity, including support of microbial communities of the soil-root interface by assimilates.

The results indicate that there are differences between tree species in providing mineral nutrition. It also suggests that roots of different tree species influence their immediate environments in different ways. Hence, tree species differ in their overall strategy to counteract unfavourable soil conditions and improve functioning.

Kirjandus

1. **Aastaraamat METS.** 2002. Eesti Metsakaitse- ja Metsauuenduskeskus. Tartu 2000. 141 lk.
2. **Alama, S., Truu, M., Kanal, A., Lõhmus, K.** 2004. Puuliigi ja mulla koosmõju kuuse, männi ja kaseseemikute arengule ja risosfääriprotsessidele. In: Publicationes Instituti Geographici Universitatis Tartuensis 89: 366-380.
3. **Bowen, G. D., Rovira, A. D.** 1991. The rhizosphere. The hidden half of the hidden half. In: The Hidden Half. Edited by: Waisel, Y., Eshel, A, Kafkafi, U. Marcel-Dekker, New York. p. 641-669.
4. **Cairney, J. W. G. & Meharg, A. A.** 2002. Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs: Implications for decomposition of organic matter in soils and degradation of organic pollutants in rhizosphere. In: Canadian Journal of Botany 80, 803-809.
5. **Chen, C. R., Condreon, L. M., Davis, M. R. & Sherlock, R. R.** 2002. Phosphorus dynamics in the rhizosphere of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and radiata pine (*Pinus radiata* D. Don.). In: Soil Biology and Biochemistry 34, 487-489.
6. **Clegg, S., Gobran, G. R.** 1997. Rhizospheric P and K in forest soil manipulated with ammonium sulfate and water. In: Canadian Journal of Soil Science 77: 525-533.
7. **Clemensson-Lindell, A., Persson, H.** 1992. Long-term effects of liming on the fine-root standing crop of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in relation to chemical changes in the soil. In: Scandinavian Journal of Forest Research 8, 384-394.
8. **Curl E. A., Truelove B. T.** 1986. The rhizosphere. Springer-Verlag, Berlin, 288 p.
9. **Frey, T., Frey, J.** 1993. Foliar chemical composition of Norway spruce with and without defoliation. In: Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems. Ecosystems Research Report 21: 123-129.
10. **Garbaye, J.** 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. In: New Phytologist 128: 197-210.
11. **Gardiner, A. S.** 1968. The reputation of birch for soil improvement. In: Forestry Commission Research and Development Paper 67, 9 p.
12. **Gobran, G. R., Clegg, S.** 1996. A conceptual model for nutrient availability in the mineral soil-root system. In: Canadian Journal of Soil Science 76: 125-131.
13. **Gobran, G. R., Clegg, S., Courchesne, F.** 1997. Rhizospheric processes influencing the biogeochemistry of forest ecosystem. In: Biogeochemistry 6: 1-14.

14. **Grayston, S. J., Wang, S., Campbell, C. D., Edwards, A. C.** 1998. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. In: Soil Biology and Biochemistry 30: 369-378.
15. **Grayston, S. G., Campbell C. D.** 1996. Functional biodiversity of microbial communities in the rhizospheres of hybrid larch (*Larix eurolepis*) and Sitka spruce (*Picea sitchensis*). In: Tree Physiology 16 (11-12): 1031-1038.
16. **Grayston, S.** 2000. Rhizodeposition and its impact on microbial community structure and function in trees. In: Phytion (Horn) 40, 27-36.
17. **Güsewell, S.** 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance.
18. **Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F. S., Ekblad, A., Högberg, M. N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, Read, D. J.** 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. In: Nature, 17 June, 411: 789-792.
19. **Hyvärinen, A.** 1990. Deposition on forest soils – effect of tree canopy on throughfall. Acidification in Finland. Edited by: Kauppi P., Anttila P. & Kenttämies K. Springer – Verlag, Berlin. p. 199-213.
20. **Ingestad, T.** 1987. New concepts on soil fertility and plant nutrition as illustrated by research on forest trees and stands. In: Geoderma 40: 237-252.
21. **Kaar, E.** 2002. Coniferous trees on exhausted oil shale opencast mines. In: Forestry Studies XXXVI, 120-125.
22. **Kurvits, V.** 1999. Puurinde produktsiooni määramine ja jaotus keskealises pöhlamännikus. Metsanduslikud Uurimused XXXI, Tartu, lk 84-89.
23. **Köstler, J. N., Brückner, E., Bibelriether, H.** 1968. Die Wurzeln der Waldbäume. Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin. p. 107-123.
24. **Linder, S., Axelsson, B.** 1982. Changes in carbon uptake and allocation patterns as a result of irrigation and fertilization in a young *Pinus sylvestris* stand. In: Waring, R. H. (ed.). Carbon Uptake and Allocation in Subalpine Ecosystems as a Key to Management.
25. **Lõhmus, E.** 1984. Eesti metsakasvukohatüübid. Tln. 88 lk.
26. **Lõhmus, K., Ivask, M.** 1995. Decomposition and nutrient dynamics of fine roots of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) at different sites. In: Plant and Soil 168-169: 89-94.
27. **Lõhmus, K., Ivask, M. & Ostonen, I.** 1995. Decomposition of fine roots of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in different soils. In:

The role of roots mycorrhizas and rhizosphere microbes in carbon cycling in forest soil. The Finnish Forest Research Institute. Research Papers (Helmisaari, H.-S., Smolander, A. & Lehto, T., eds) 537: 83-87.

28. **Lõhmus, K., Lasn, R. & Oja, T.** 1991. The influence of climatic and soil physical conditions on growth and morphology of Norway spruce roots. In: Plant Poots and their Environment. Developments in Agricultural and Managed-Forest Ecology (McMichael, B. L. & Persson, H., eds.) 24: 233-239, Elsevier, Amsterdam.

29. **Lõhmus, K., Mander, Ü., Tullus, H. & Keedus, K.** 1996. Productivity, buffering capacity and resources of grey alder forests in Estonia. In: Short rotation willow coppice for renewable energy and improved environment. Proceedings of a joint Swedish-Estonian seminar on energy forestry and vegetation filters, Tartu, p. 95-105.

30. **Lõhmus, K., Truu, M., Ostonen, I., Truu, J., Kanal, A., Ivask, M., Alama, S., Vares, A., Uri, V., Külla, T., Kurvits, V.** 2004. Puuliigi ja mulla koosmõju risosfääriprotsessidele. Muld ökosüsteemis, seire ja kaitse. lk 118-142.

31. **Lõhmus, K., Truu, M., Truu, J., Ostonen, I., Vares, A., Uri, V., Alama, S., Kanal, A.** 200X. Alders create a favorable environment for microbes at their soil-root interface in abandoned agricultural areas and opencast oil shale mining spoil. In: Plant and Soil (PLSO1563).

32. **Lynch, J. M.** 1990. The Rhizosphere. 458 p.

33. **Mander, Ü., Kuusemets, V., Lõhmus, K. & Mäuring, T.** 1997. Efficiency and dimensioning of riparian buffer zones in agricultural catchments. In: Ecological Engineering 8, 299-324.

34. **Marschner, H.** 2002. Mineral Nutrition of Higher Plants. 889 p.

35. **Mikola, P.** 1985. The effect of tree species on the biological properties of forest soil. In: National Swedish Environmental Protection Board, Rapport 3017, 27 p.

36. **Miles, J., Young, W. F.** 1980. The effects on heathland and moorland soils in Scotland and northern England following colonization by birch (*Betula* spp.). In: Bulletin d'Ecologie (France) 11: 233-242.

37. **Nye, P. H.** 1981. Changes in pH across the rhizosphere induced by roots. In: Plant and Soil 61: 7-26.

38. **Nye P. H., Tinker, P. B.** 1977. Solute movement on the soil-root system. Blackwell, Oxford, 342 p.

39. **Ostonen, I., Lõhmus, K. & Lasn, R.** 1999. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). In: Plant and Soil 208: 283-292.
40. **Ostonen, I., Lõhmus K.** 2003. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions. In: Plant and Soil 257: 435-442.
41. **Ostonen, I., Lõhmus, K., Alama, S., Truu, J., Kaar, E., Vares, A., Uri, V., Kurvits, V.** 2005. Morphological adaptations of short roots in Scots pine, Silver birch and black alder stands in recultivated opencast oil shale mining and semi-coke areas. In: Woody Root Processes – Impact of Different Tree species. COST E38 conference, Tartu, p. 46.
42. **Preston-Mafham, J., Boddy, L., Randerson, P. F.** 2002. Analysis of microbial community functional diversity using sole-carbon-source utilisation profiles – a critique. In: FEMS Microbiology Ecology 42: 1-14.
43. **Priha, O.** 1999. Microbial activities in soils under Scots pine, Norway spruce and silver birch. In: Finnish Forest research Institute, Research papers 731.
44. **Priha, O., Smolander, A.** 1997. Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at originally similar field afforestation sites. In: Biology and Fertility of Soils 24: 45-51.
45. **Reintam, L., Kaar, E. & Rooma, I.** 2002. Development of soil organic matter under pine on quarry detritus of open-cast oil-shale mining. In: Forest Ecology and Management 176: 191-198.
46. **Saetre, P.** 1998. Decomposition, microbial community structure and earthworm effects along a birch-spruce soil gradient. In: Ecology 79 (3): 834-846.
47. **Smith, W. H.** 1976. Character and significance of forest tree root exudates. In: Ecology 57: 324-331.
48. **Truu, J., Truu, M., Lõhmus, K., Ivask, M., Kanal, A.** 2001. Structure and activity of microbial communities in soil-root interface and bulk soil in coniferous and deciduous stands. In: Roots: The dynamic Interface between Plants and the Earth. The 6th ISRR Symposium (Abe, J., ed.), November 11-15, Nagoya, Japan, p. 402-403.
49. **Ulrich, B.** 1987. Stability, elasticity, and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance. In: Shultze E. D. & Zölfer H. (eds.). In: Ecological Studies 61, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 11-49.

50. **Vares, A., Lõhmus, K., Truu, M., Truu, J., Tullus, H., Kanal, A.** 2004. Productivity of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) plantations established on reclaimed oil shale mining detritus and mineral soils in relation to rhizosphere conditions. In: *Oil Shale* 21: 43-58.
51. **Vares, A.** 2005. The growth and development of young deciduous stands in different site conditions. PhD thesis, Tartu 2005, 159 p.
52. **Vogt, K. A., Persson, H.** 1991. Measuring growth and development of roots. In: *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*. Eds. J. P. Lassoie, Th M. Hinckley. p. 477-501. CRC Press Boca Ratos FL.
53. **Wang, X., Zabowski, D.** 1998. Nutrient composition of Douglas-fir rhizosphere and bulk soil solutions. In: *Plant and Soil* 200: 13-20.
54. **Westover, K. M., Kennedy, A. C., Kelley, S. E.** 1997. Patterns of rhizosphere microbial community structure associated with co-occurring plant species. In: *Journal of Ecology* 85, 863-873.

Käsikirjad:

ETF grandi nr 3977 lõpparuanne „Risofääriprotsesside mõju mineraaltoitainete kättesaadavusele erinevatel muldadel kasvavates okas- ja lehtpuumetsades” 2000. Koostanud K. Lõhmus. Käsikiri Eesti Teadusfondis.

ETF grandi nr 4895 lõpparuanne „Puuliigi mõju risofääriprotsessidele erinevates mullatingimustes kasvavatel okaspuu- ja lehtpuuseemikutel“ 2003. Koostanud K. Lõhmus. Käsikiri Eesti Teadusfondis.

LISAD

Tabel 1. Uurimisalade metsatüübid ja muldade iseloomustus (Alama jt., 2004).

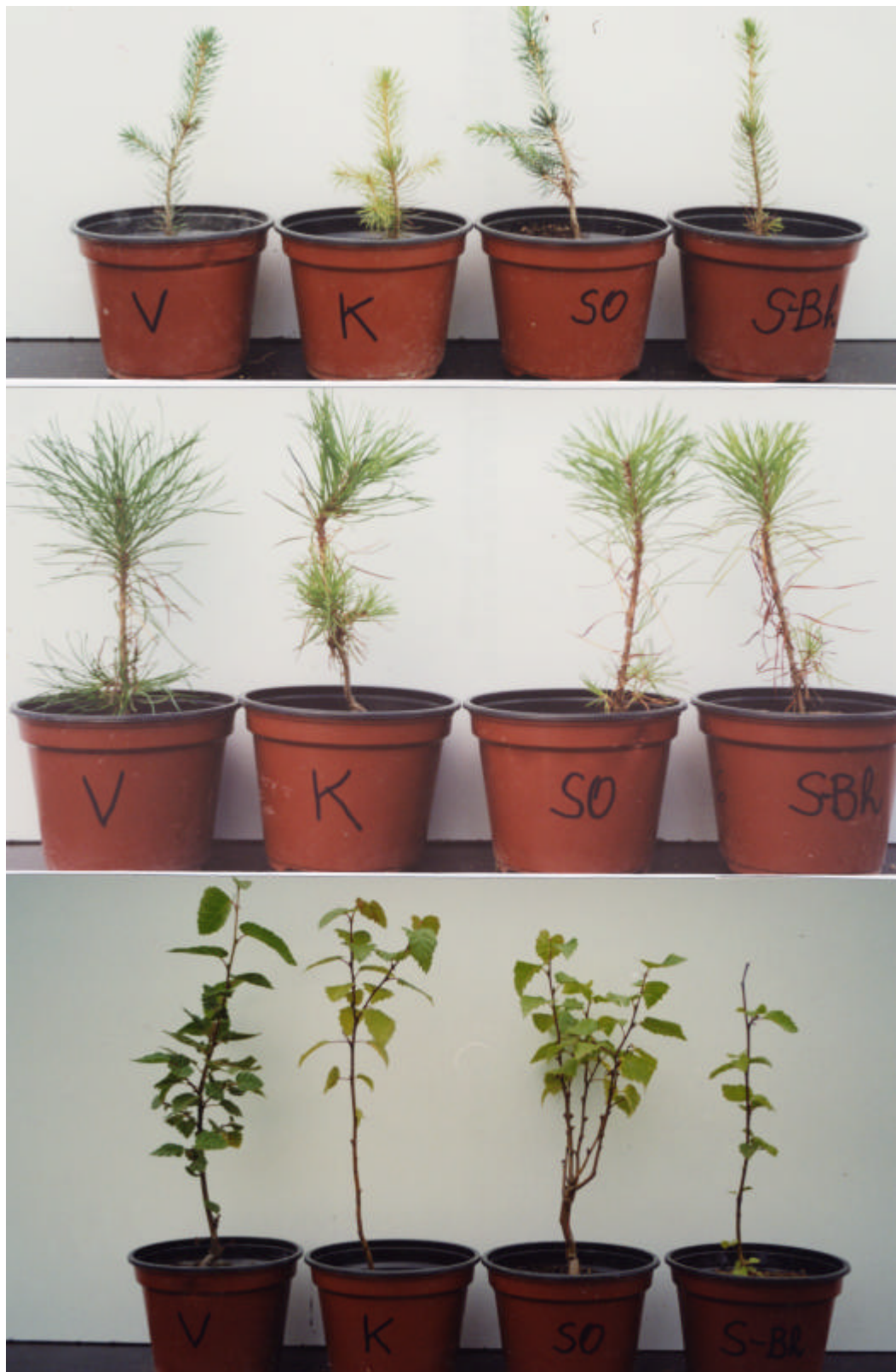
	Sõmerpalu				Voore	Kuusnõmme
Metsatüüp	Pohlamännik				Jänesekapsakuusik	Kastikuloo kuuse-männi segapuistu
Mulla tüüp EESTI WRB	Nõrgalt leetunud leedemuld Haplic Podzol				Hele kahkjās muld Stagnic Luvisol	Keskmise sügavusega gleistunud rähkmuld Calcari-gleyic Leptosol
Horisont	O ₁	O ₂	O ₃	Bh	A (0-10 cm)	A (0-10 cm)
pH (H ₂ O)	4,1	3,9	3,7	3,3	4,5	7,2
Kõdu tüsedus (cm)	0-1	1-2	2-3	-	0-1	0-1
Kõdu tuhasus (%)	4	8	51	-	34	-
Kõdutüüp	kuiv-moor		-		metsamull	kaltsimull
C:N	38,8	37,9 (O ₂ +O ₃)		36	15,3	15,2



Foto1. Risosfäärikatsed paigutati kärgjalt muldade kaupa.



Fotod 1, 2, 3, 4. Erinevate seemikute võrdlus metsamuldadel.
 SO – Sõmerpalu kõdu; SBh – Sõmerpalu sisseuhtehorisont; K – Kuusnõmme A-horisont 0-10 cm; V – Voore A-horisont 0-10 cm.



Fotod 1, 2, 3. Erinevatel metsamuldadel kasvanud seemikute võrdlus.

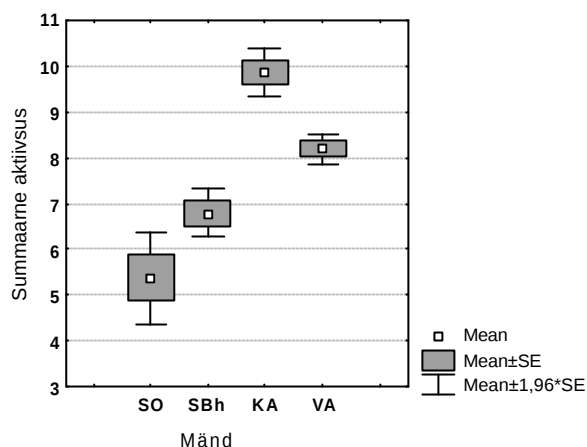
V – Voore A-horisont 0-10 cm; K – Kuusnõmme A-horisont 0-10 cm; SO – Sõmerpalu kõdu; SBh – Sõmerpalu sisseuhtehorisont.



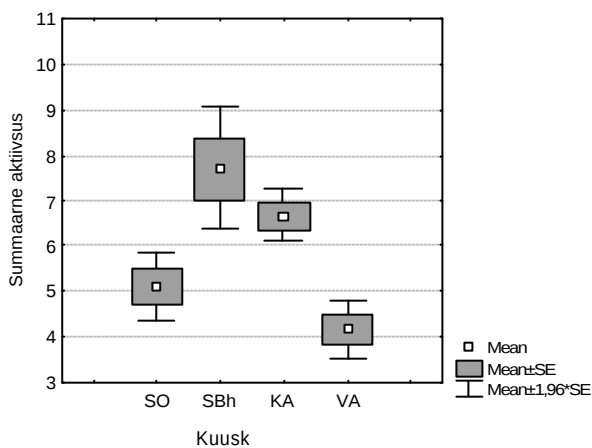
Fotod 1, 2, 3. Kuuse-, männi- ja kase seemikute peente juurte lähivaade.



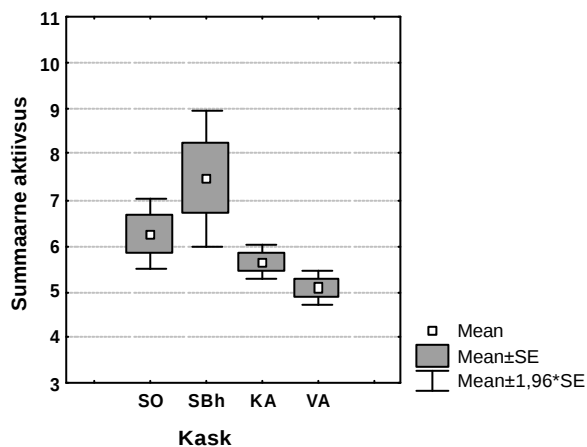
Fotod 1, 2, 3. Kuuse-, männi- ja kase seemikute võrdlus.



Joonis 1A. Mändide summaarsed süsinikuallikate tarbimisaktiivsused 2001.

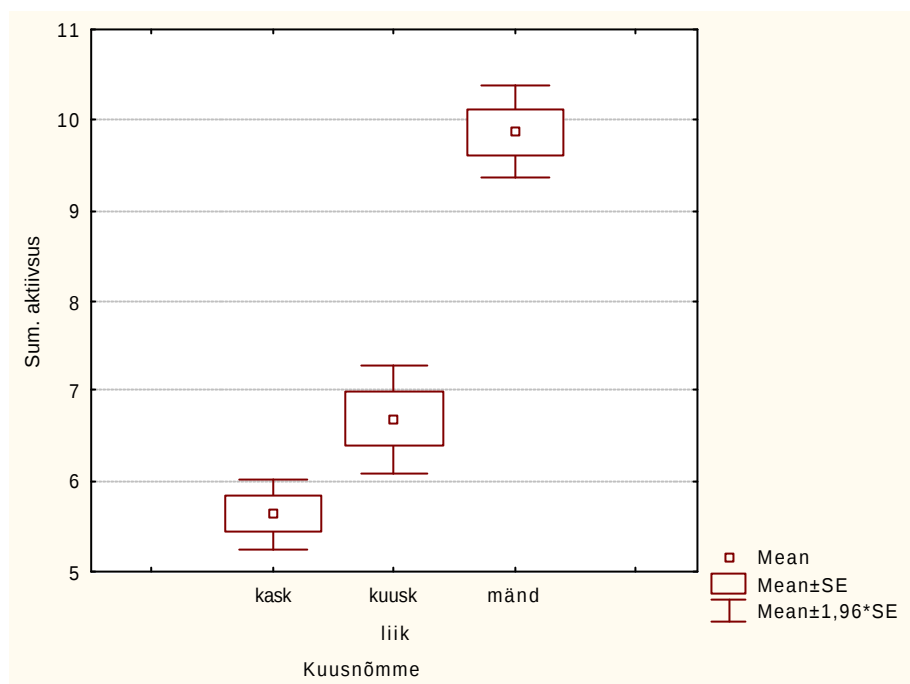


Joonis 1B. Kuuskede summaarsed süsinikuallikate tarbimisaktiivsused 2001.

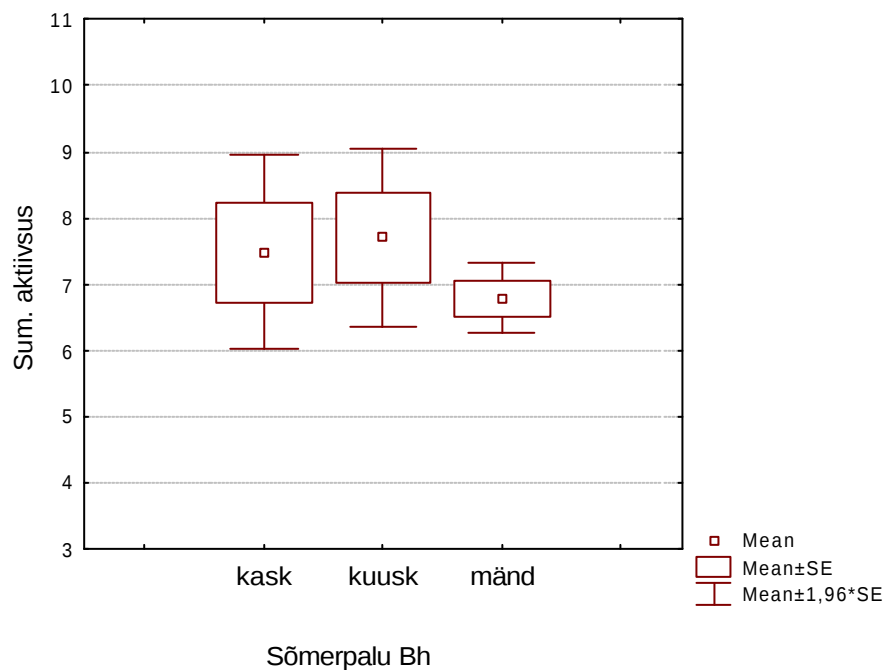


Joonis 1C. Kaskede summaarsed süsinikuallikate tarbimisaktiivsused 2001.

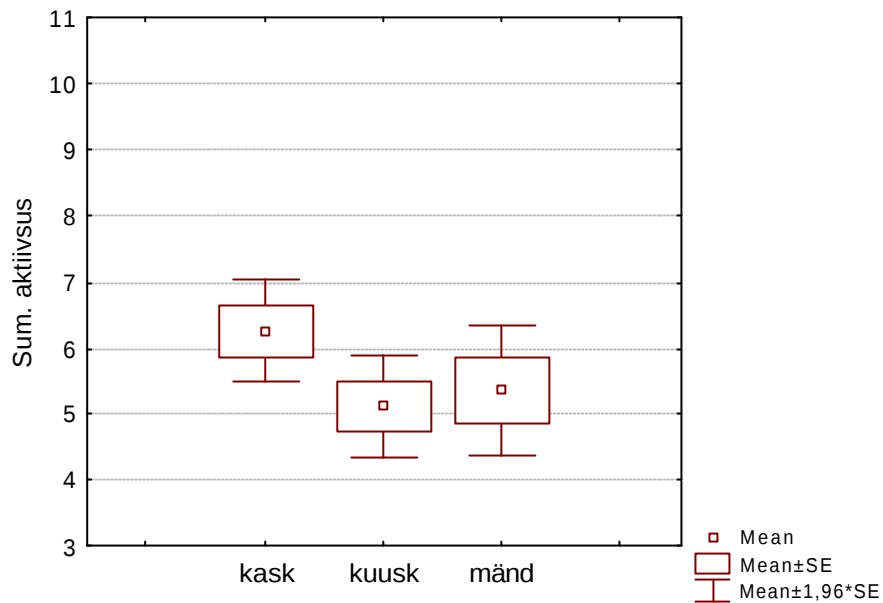
Joonised 1A, 1B, 1C. Summaarsed 31 süsinikuallika tarbimisaktiivsused Biolog Ecoplate järgi puuliikide kaupa risoni toormassi ühiku kohta 2001. aastal (Alama jt., 2004).



Joonis 1A. Summarsed süsinikuallikate tarbimisaktiivsused Kuusnõmme A-horisondis 2001.

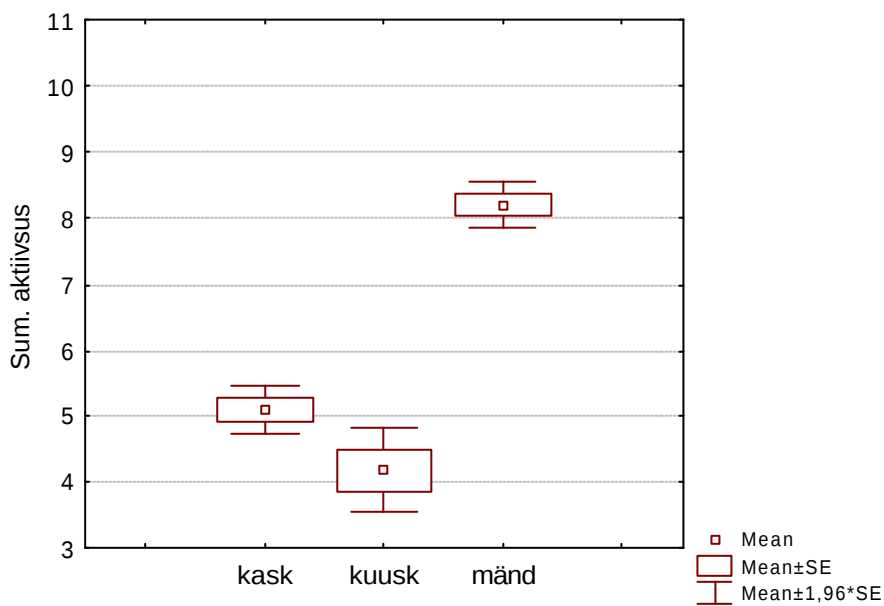


Joonis 1B. Summarsed süsinikuallikate tarbimisaktiivsused Sõmerpalu Bh-horisondis 2001.



Sõmerpalu O

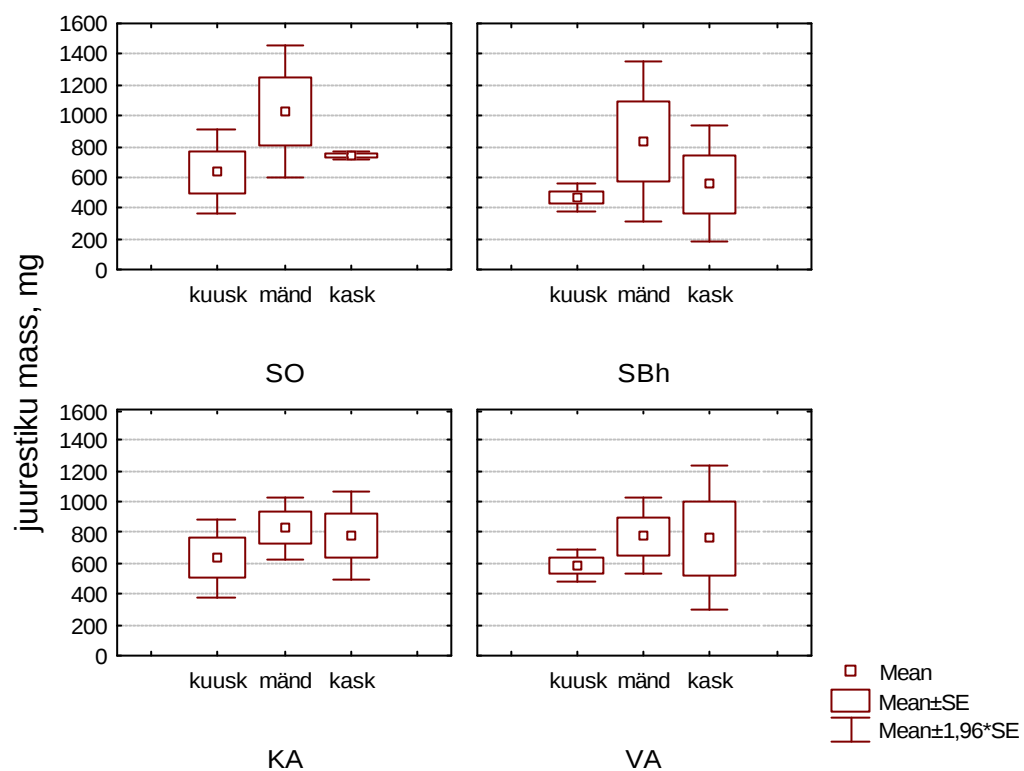
Joonis 1C. Summarsed süsinikuallikate tarbimisaktiivsused Sõmerpalu O-horisondis 2001.



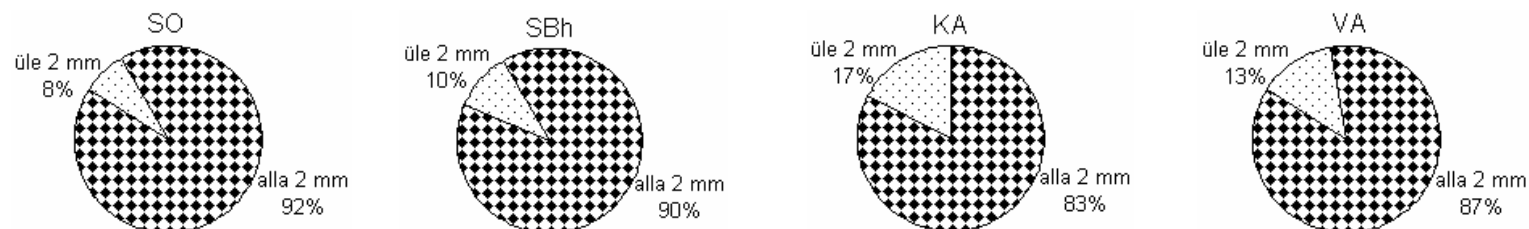
Voore A 0-10

Joonis 1D. Summarsed süsinikuallikate tarbimisaktiivsused Voore A-horisondis 2001.

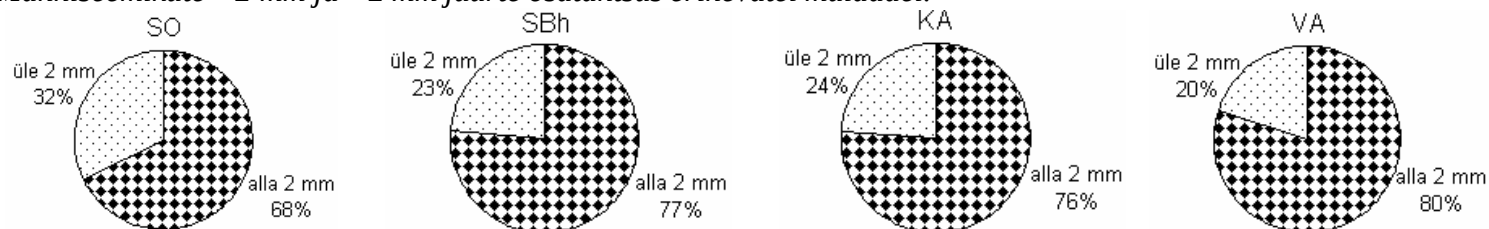
Joonised 1A, 1B, 1C, 1D. Summarsed 31 süsinikuallikate tarbimisaktiivsused Biolog EcoPlate järgi muldade kaupa risoni toormassi ühiku kohta 2001. aastal (M. Truu ja J. Truu andmetel).



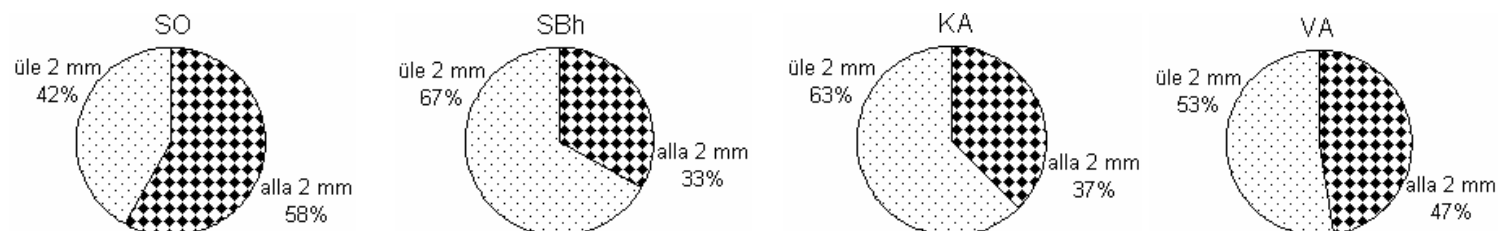
Joonis 1. Juurestiku mass 2001. a. oktoobris metsamuldadel (kaseseemikute lehed olid varisenud). Muldade tähistused samad mis Joonisel 1.



Joonis 1A. Männiseemikute <2 mm ja =2 mm juurte osatähtsus erinevatel muldadel.

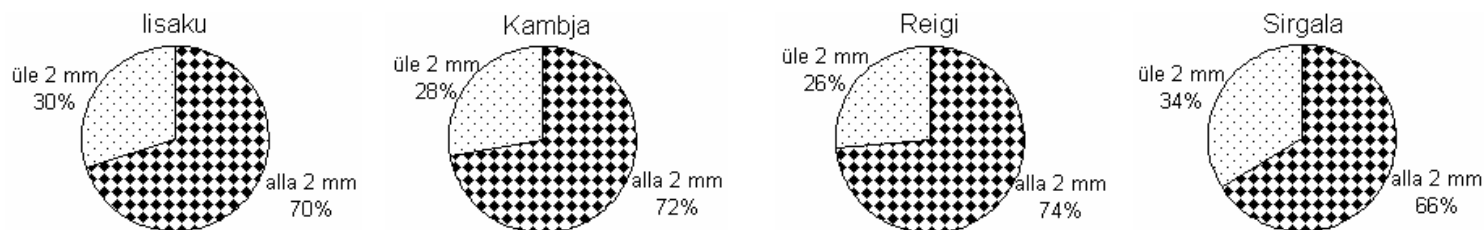


Joonis 1B. Kuuseseemikute <2 mm ja =2 mm juurte osatähtsus erinevatel muldadel.

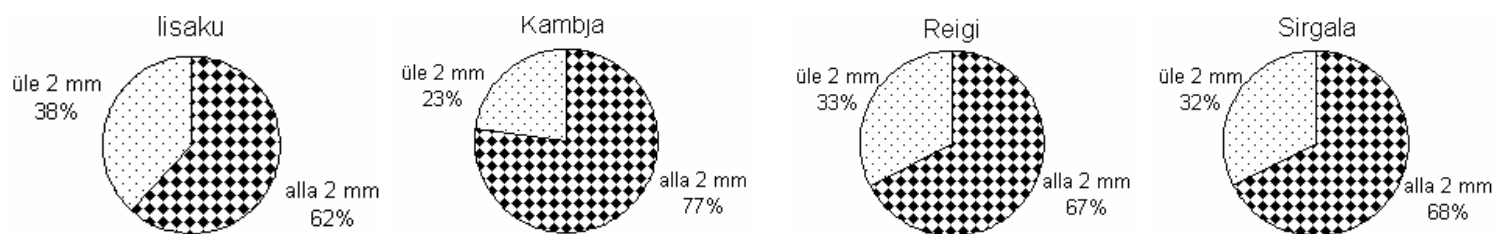


Joonis 1C. Kaseemikute <2 mm ja =2 mm juurte osatähtsus erinevatel muldadel.

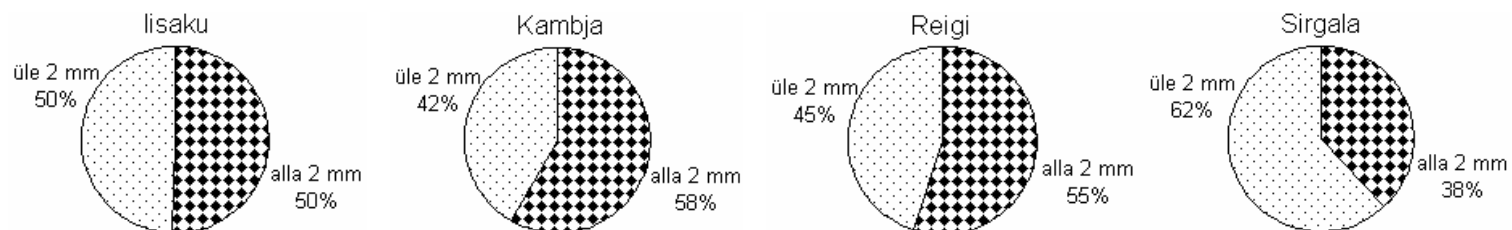
Joonised 1A, 1B, 1C. Seemikute juurestiku massijaotused puuliikide ja muldade kaupa metsamuldadel (Alama jt., 2004).



Joonis 1A. Männiseemikute <2 mm ja =2 mm juurte osatähtsus erinevatel muldadel.

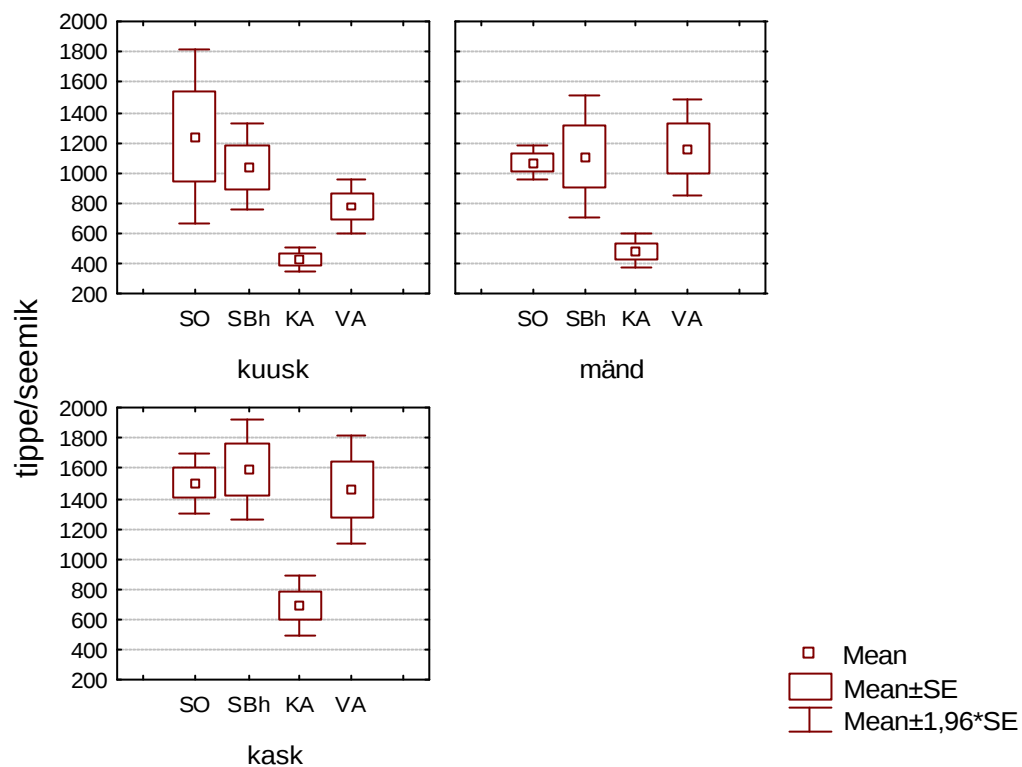


Joonis 1B. Kuuseseemikute <2 mm ja =2 mm juurte osatähtsus erinevatel muldadel.

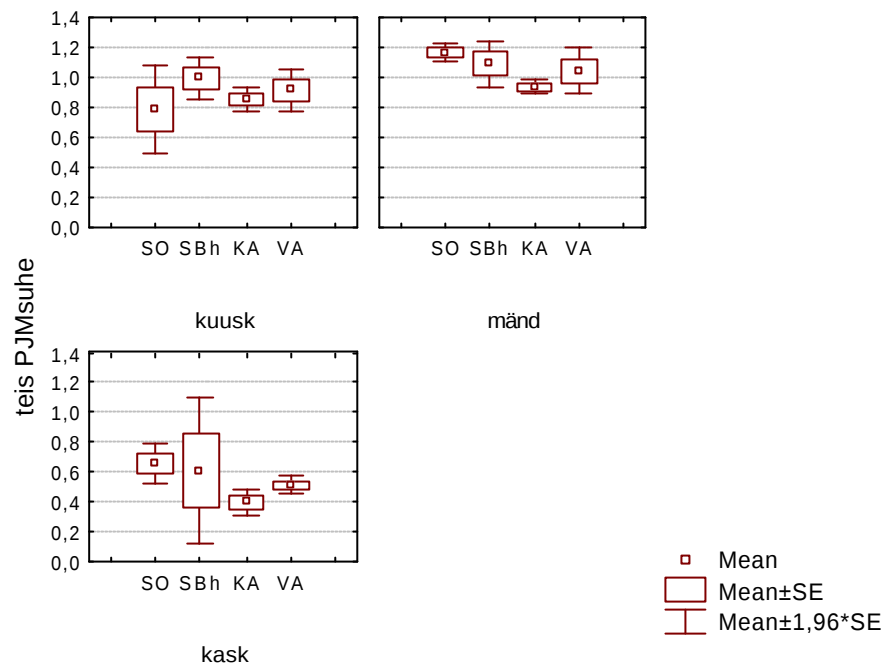


Joonis 1C. Kase-seemikute <2 mm ja =2 mm juurte osatähtsus erinevatel muldadel.

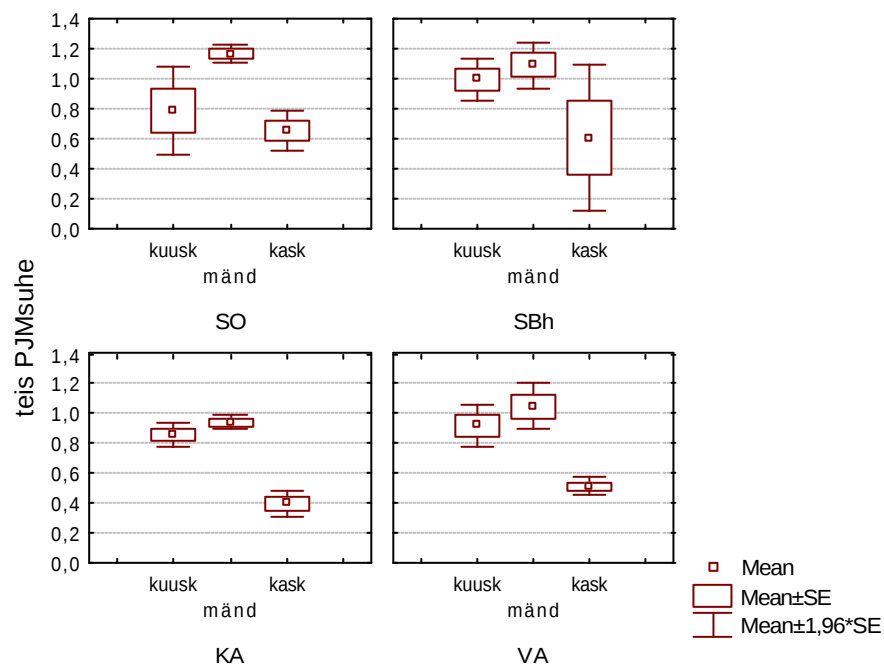
Joonised 1A,1B,1C. Seemikute juurestiku massijaotused puuliikide ja muldade kaupa põllumuldadel (Iisaku, Reigi, Kambja) ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil (Sirgala).



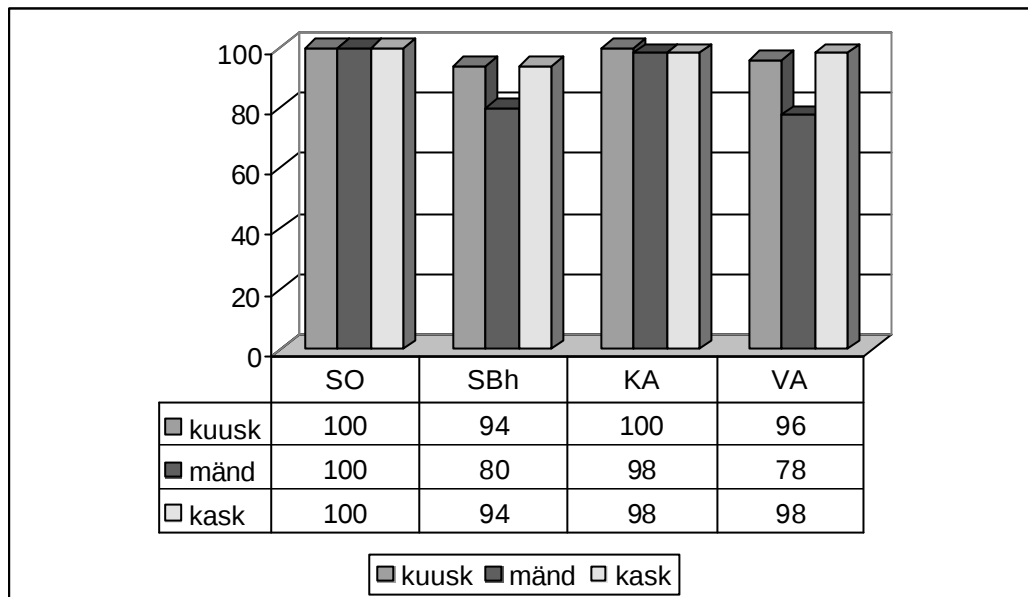
Joonis 1. Keskmine tippude arv seemiku kohta metsamuldadel.



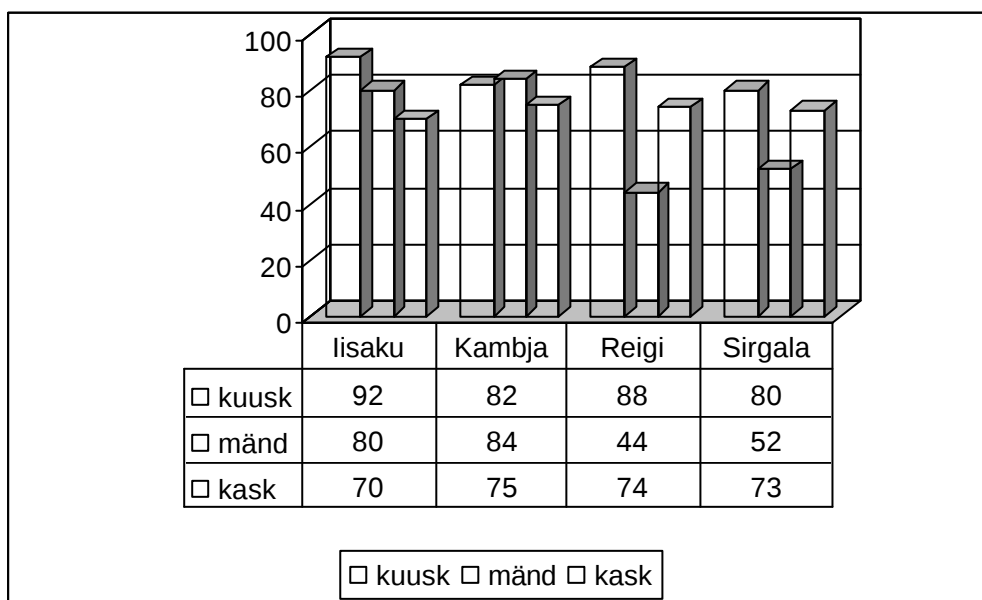
Joonis 1. Kuuse-, männi- ja kase seemikute peente juurte osatähtsus juurestiku massist (PJMsuhe) metsamuldade kaupa.



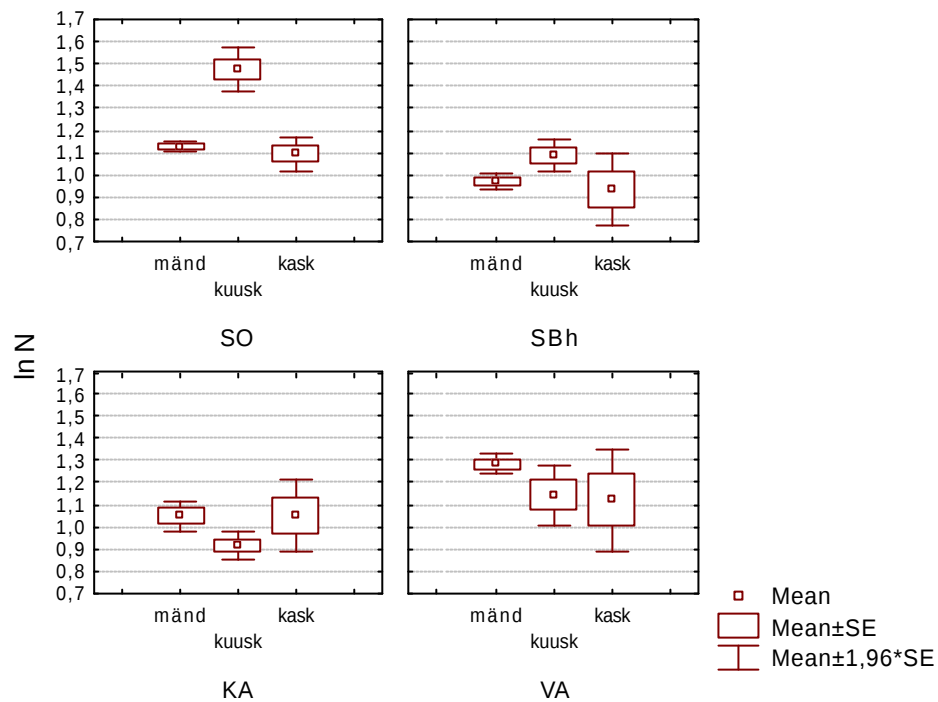
Joonis 2. Arkussi inusteisendusega normaliseeritud peente juurte osatähtsus juurestiku massist (teis PJMsuhe) metsamuldadel puuliikide kaupa.



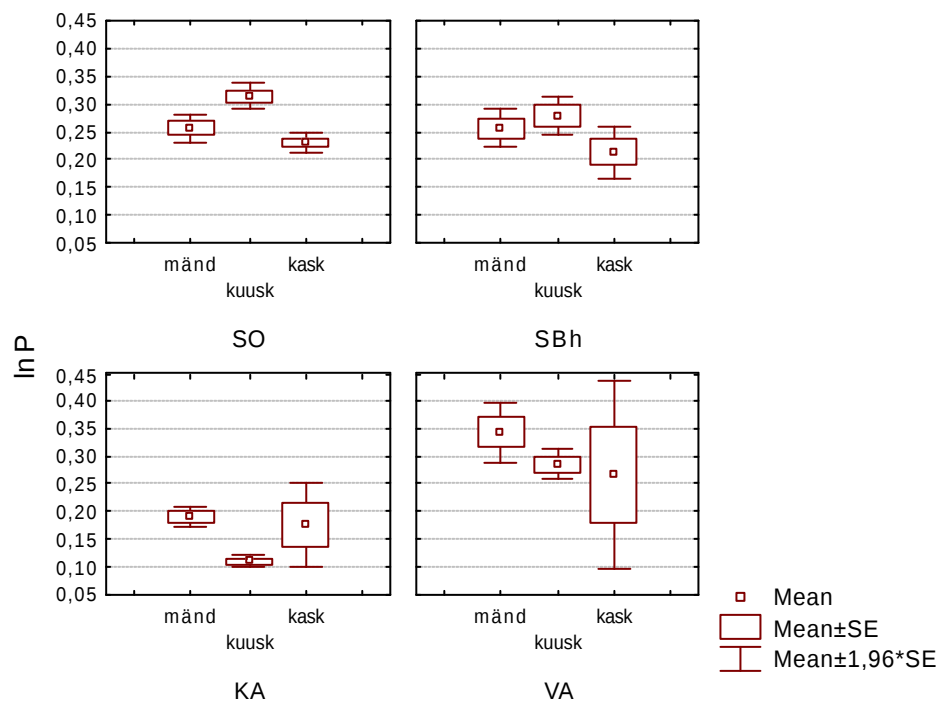
Joonis 1. Istutatud taimede kasvamamineku protsent metsamuldadel.



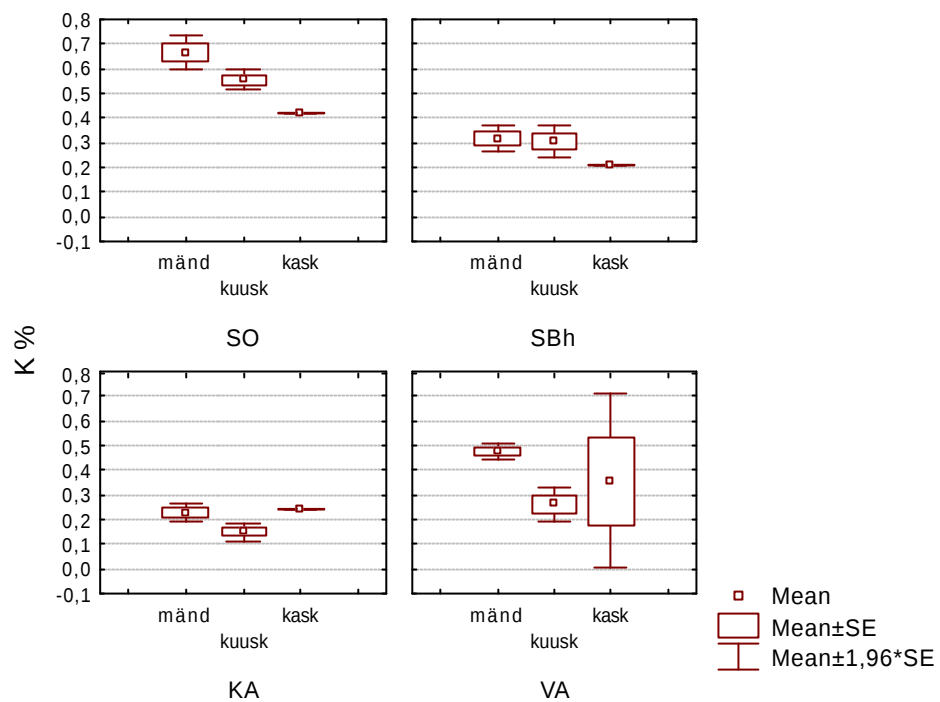
Joonis 2. Istutatud taimede kasvamamineku protsent põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangumaterjalil (Sirgala).



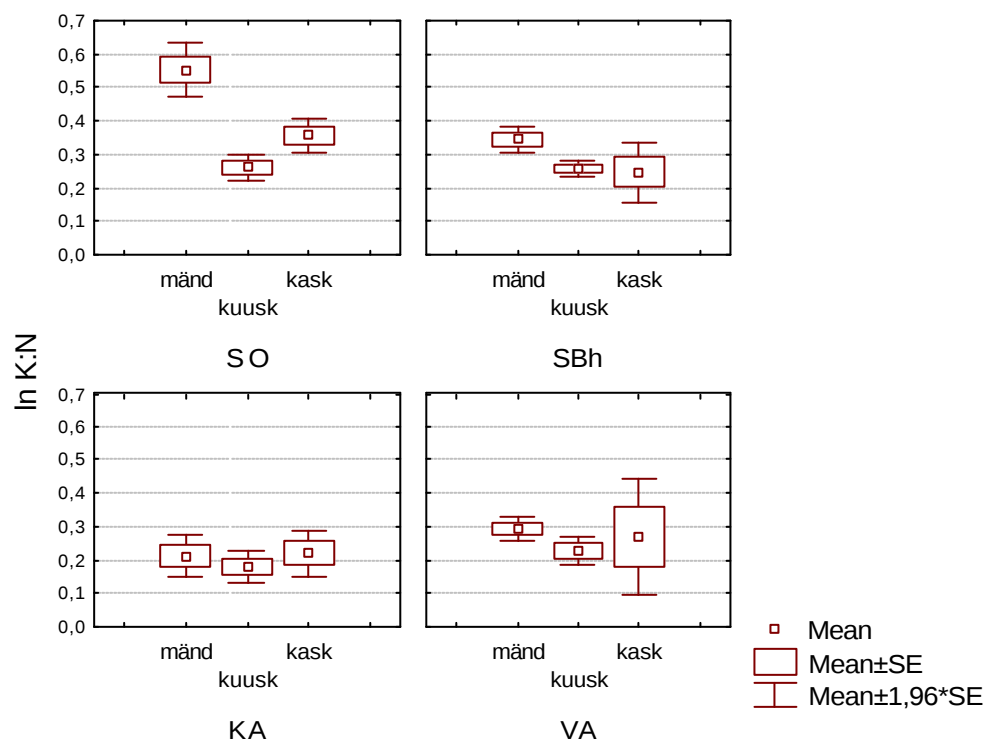
Joonis 1. Männi-, kuuse- ja kaseemikute okaste logaritmitud lämmastiksisalduse (%) võrdlus metsamuldadel.



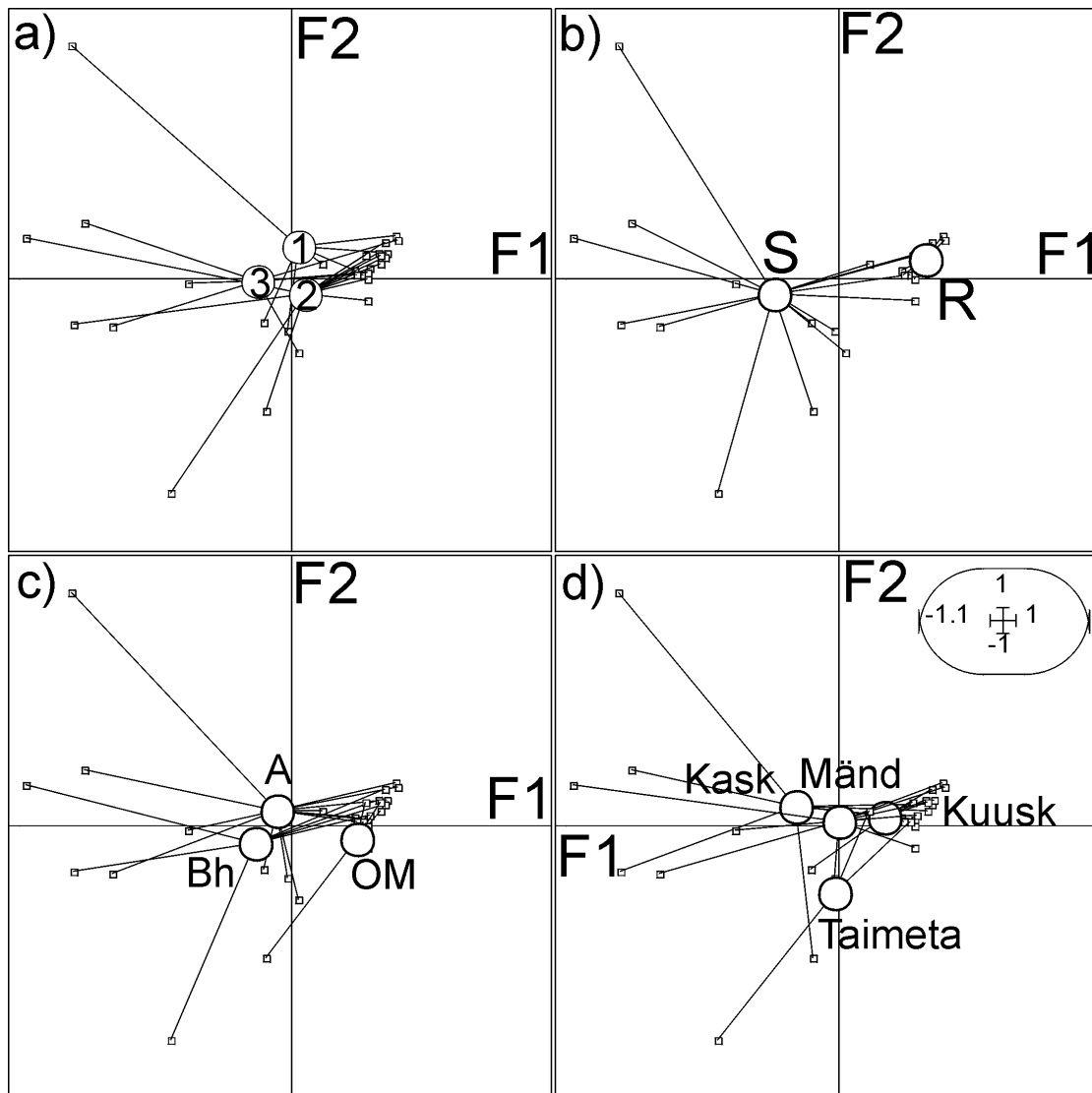
Joonis 2. Männi-, kuuse- ja kaseemikute okaste logaritmitud fosforisisalduse (%) võrdlus metsamuldadel.



Joonis 3. Männi-, kuuse- ja kase-seemikute kaaliumisisalduse (%) võrdlus metsamuldadel.

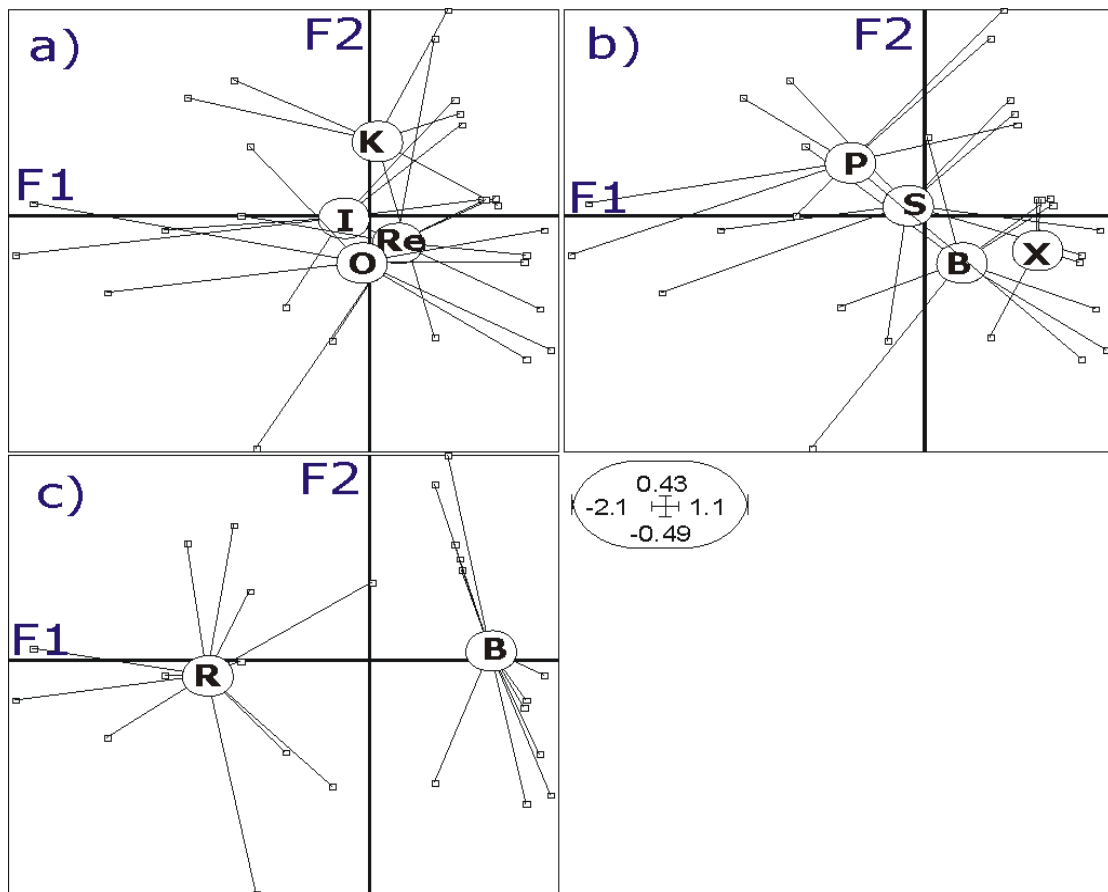


Joonis 4. Männi-, kuuse- ja kase-seemikute logaritmitud K:N suhte võrdlus metsamuldadel.



Joonis 1. Metsamuldadega tehtud potikatsede proovide mikroobikoosluste paiknemine peakomponentanalüüsi esimese kahe telje (F1 ja F2) suhtes. Kaks esimest telge kirjeldavad 66,1% andmestiku varieeruvusest (Lõhmus jt., 2004).

- a) proovivõttualade tsentroidid (1 – Kuusnõmme, 2 – Sõmerpalu, 3 – Voore)
- b) risoni ja juurevaba mulla mikroobikoosluste tsentroidid (R – rison, S – juurevaba mull)
- c) mulla horisont (A – huumushorisont, OM – metsakõdu, Bh – sisseuhtehorisont)
- d) taimeliikide tsentroidid (arukask, harilik kuusk, harilik mänd)

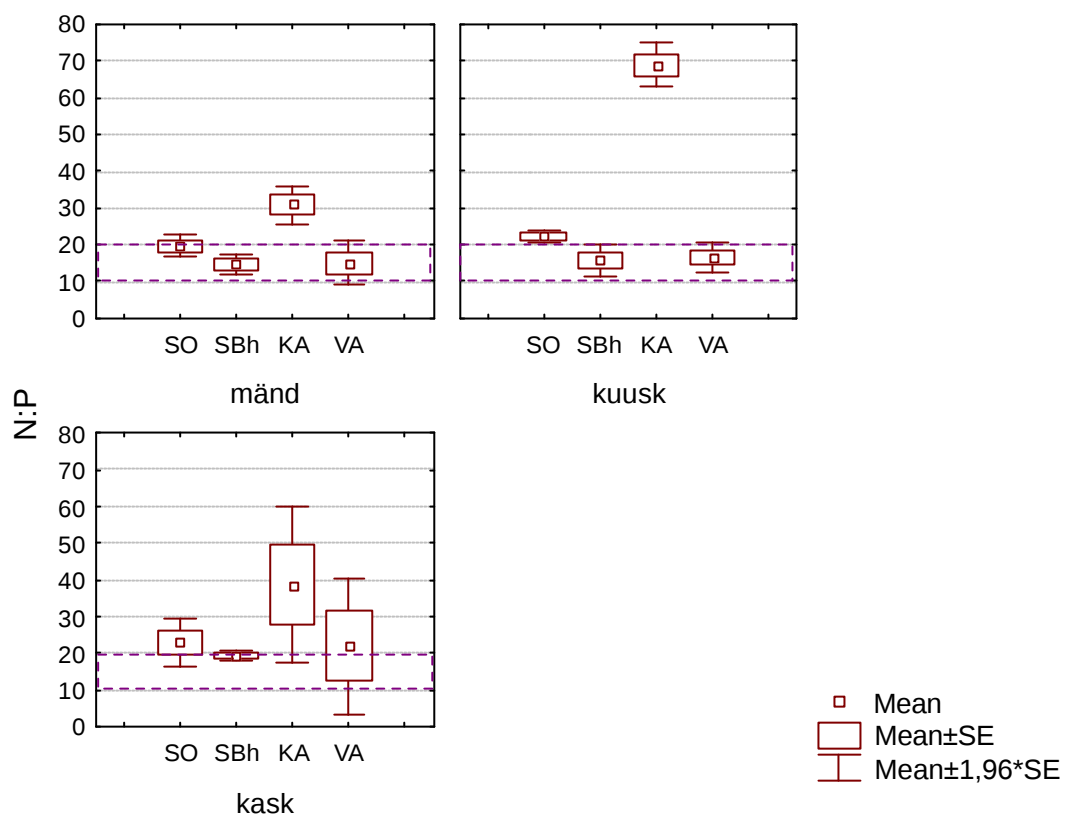


Joonis 2. Endiste põllumaade huumushorisoni ja põlevkivikarjääri puistanguga tehtud nõukatse proovide mikroobikoosluste paiknemine peakomponentanalüüsi esimese kahe telje (F1 ja F2) suhtes. Kasutatud on standardiseerimata Biolog mikroplaatide andmeid. Kaks esimest telge kirjeldavad 76,2% ja 4,1% andmestiku varieeruvusest (Lõhmus jt., 2004).

- a) proovivõtualade tsentroidid (endised põllumullad I – Iisaku, K – Kambja, Reigi – Re, O – Sirgala põlevkivikarjääri puistang)
- b) taimeliikide tsentroidid (B – kask, S – kuusk, P – mänd; X – taimeta)
- c) risoni ja juurevaba mulla mikroobikoosluste tsentroidid (R – rison, B – juurevaba muld)

Peamine erinevus andmestikus on seotud juurte mõjuga ning see erinevus on statistiliselt oluline ($P < 0,0001$). Kui andmestikust eemaldati selle teguri mõju, siis tuli selgelt esile puuliigi mõju ($P < 0,01$).

LISA 17



Joonis 1. Männi-, kuuse- ja kase seemikute N:P suhte võrdlus metsamuldadel. Punktiiridega on tähistatud väärtused 10 ($N:P < 10$ – suurem lämmastiku limiteermine) ja 20 ($N:P > 20$ – rohkem limiteerib fosfor). S. Güsewelli (2004) järgi.

Tabel 1. Endistelt põllumaadelt ja põlevkivikarjääri puistangult kogutud lähtemuldade keemilised näitajad 0-20 cm kihis (Lõhmus jt., 2004).

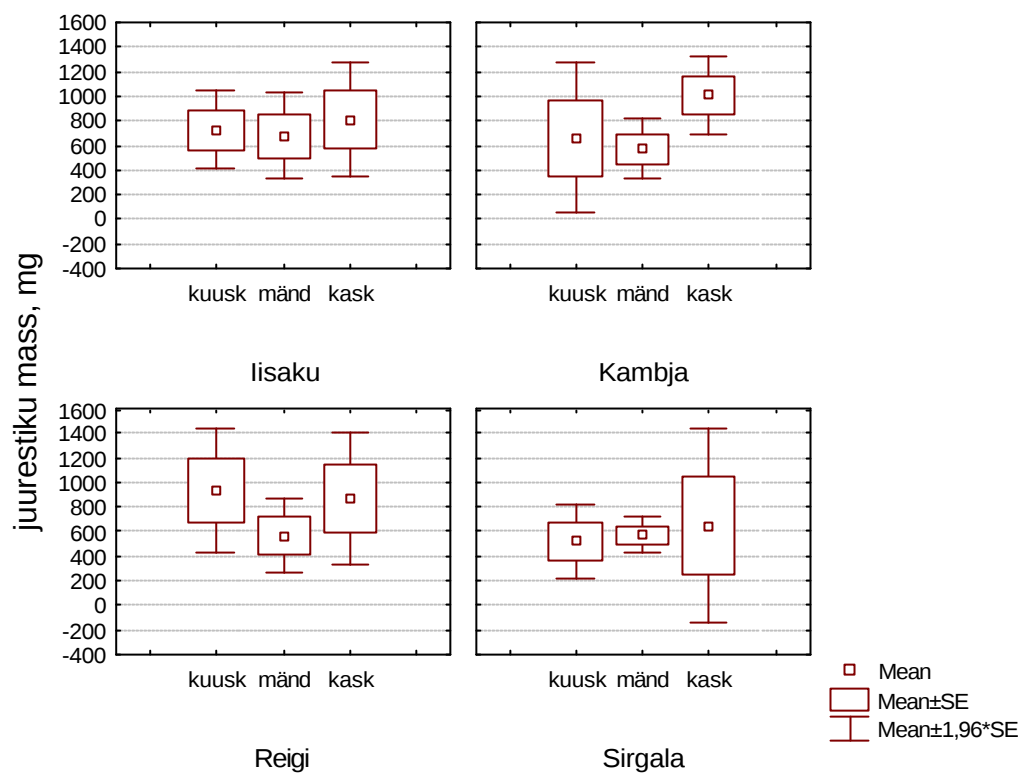
	Eesti mullatüüp	WRB	N %	pH (KCl)	NO ₃ -N	NH ₄ -N	P	K	Org. aine
				mg kg ⁻¹					
Iisaku	Küllastumata gleimuld	Dystric Gleysol	0,14	4,6	11,33	20,62	11	115	3,17
Kambja	Hele kahkjas muld	Stagnic Luvisol	0,09	5,2	7,29	20,1	39	31,63	2,04
Reigi	Õhuke rähkne rendsiina	Rendzic Leptosol	0,26	7,1	16,51	10,43	59	80,31	4,54
Sirgala	Põlevkivikarjääri puistang	Oil shale mining spoil	0,03	8,1	15,08	20,22	59	191	2,05

Tabel 2. Juurevaba substraadi keemilised näitajad kasvuhoonekatses endiste põllumaade huumushorisondil ja põlevkivikarjääri puistangul maksimaalse lehemassi ajal kogutud proovides 2002. aastal (Lõhmus jt., 2004).

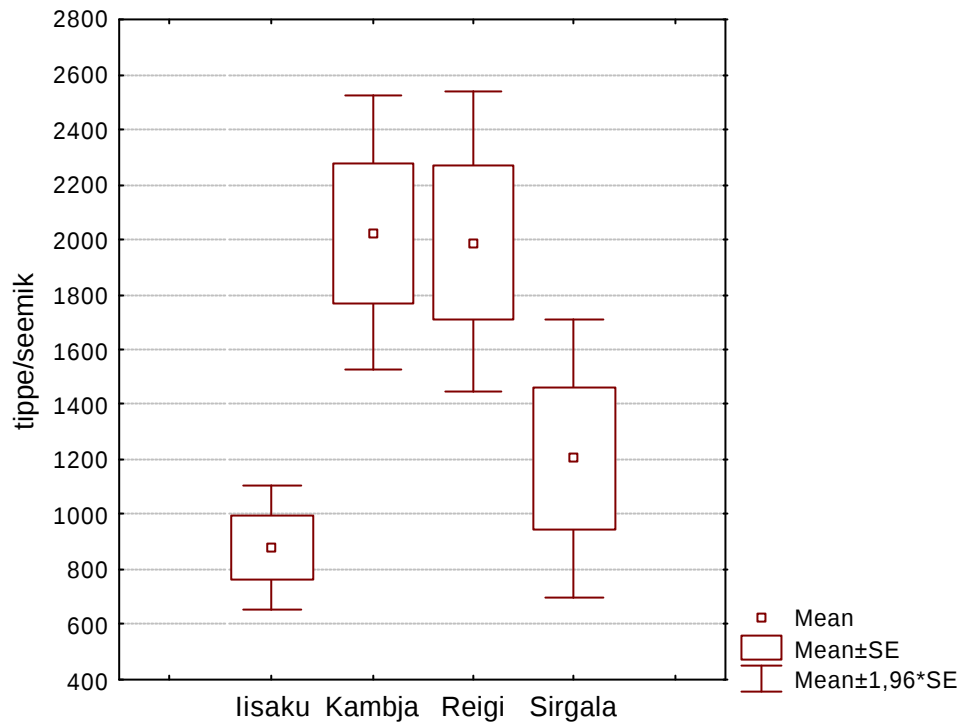
Proov	N %	pH(KCl)	pH(H ₂ O)	P (mg/kg)	K (mg/kg)	OA %
Iisaku kuusk	0,120	4,71	5,87	8,0	56,14	2,81
mänd	0,125	4,62	5,87	8,6	68,25	2,78
arukask	0,107	4,67	5,94	9,0	56,03	2,47
taimeta	0,117	4,66	5,95	8,9	74,28	2,96
Kambja kuusk	0,097	5,04	6,30	38,7	37,76	2,24
mänd	0,097	5,08	6,33	39,3	43,81	2,20
arukask	0,092	5,18	6,46	37,3	37,69	2,08
taimeta	0,090	5,21	6,41	35,0	37,70	2,02
Reigi kuusk	0,234	7,12	7,55	63,3	62,17	4,28
mänd	0,247	7,17	7,66	68,5	74,16	4,56
arukask	0,252	7,14	7,64	66,9	74,09	4,78
taimeta	0,265	7,15	7,68	93,3	97,70	4,87
Sirgala kuusk	0,029	7,86	8,25	71,9	235,80	1,88
mänd	0,027	7,98	8,35	55,1	222,71	2,35
arukask	0,027	8,04	8,35	75,4	261,30	1,58
taimeta	0,027	8,00	8,37	73,5	222,61	1,47

Tabel 3. Kasvuhoonekatses endiste põllumaade huumushorisondil ja põlevkivikarjääri puistangul kasvatatud seemikute risoni keemilised näitajad maksimaalse lehemassi ajal kogutud proovides ning risoni ja juurevaba substraadi happesuse erinevused (R-M) (Lõhmus jt., 2004).

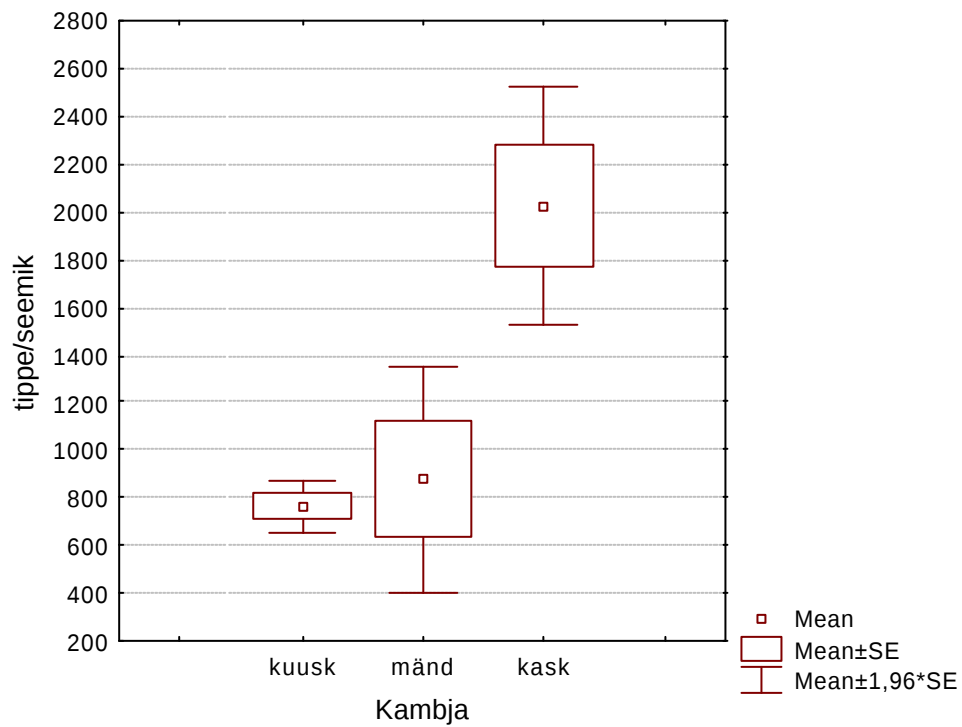
Proov	N %	pH (KCl)	pH (H ₂ O)	Tuhk%	R-M (pH (KCl))	R-M (pH (H ₂ O))
Iisaku kuusk	0,259	5,32	5,67	85,99	0,61	-0,2
mänd	0,328	4,75	5,11	81,22	0,13	-0,76
arukask	0,326	4,65	5,13	78,90	-0,02	-0,81
Kambja kuusk	0,257	5,15	5,54	87,21	0,11	-0,76
mänd	0,386	4,65	5,06	68,22	-0,43	-1,27
arukask	0,294	4,86	5,62	86,72	-0,32	-0,84
Reigi kuusk	0,581	6,01	6,22	70,23	-1,11	-1,33
mänd	0,733	5,91	6,08	53,62	-1,26	-1,58
arukask	0,530	6,25	6,35	78,38	-0,89	-1,29
Sirgala kuusk	0,279	6,96	6,80	78,83	-0,90	-1,45
mänd	0,383	6,64	6,56	67,22	-1,34	-1,79
arukask	0,099	7,09	6,90	90,95	-0,95	-1,45



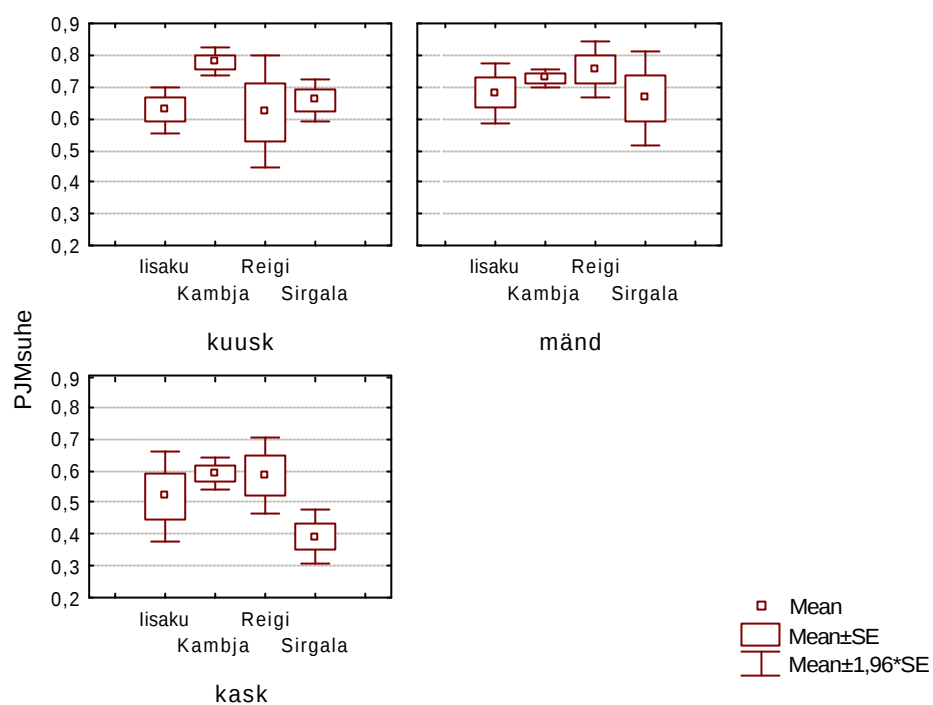
Joonis 1. Juurestiku mass (mg) 2002. a. novembris (kaseseemikute lehed olid varisenud) põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala).



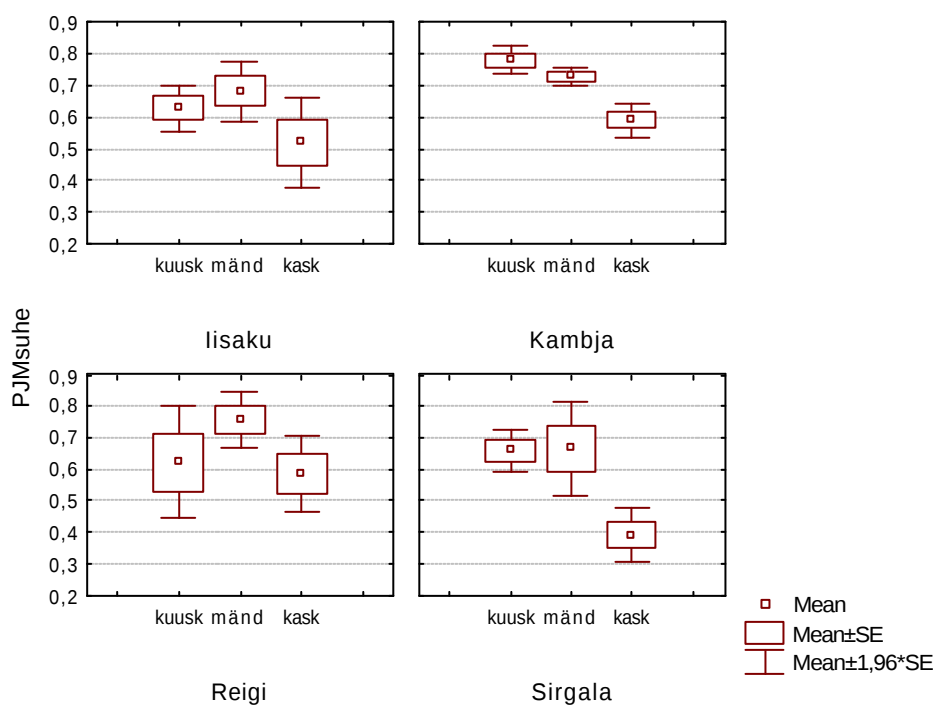
Joonis 1. Kaseseemikute keskmine tippude arv seemiku kohta 2002. aastal.



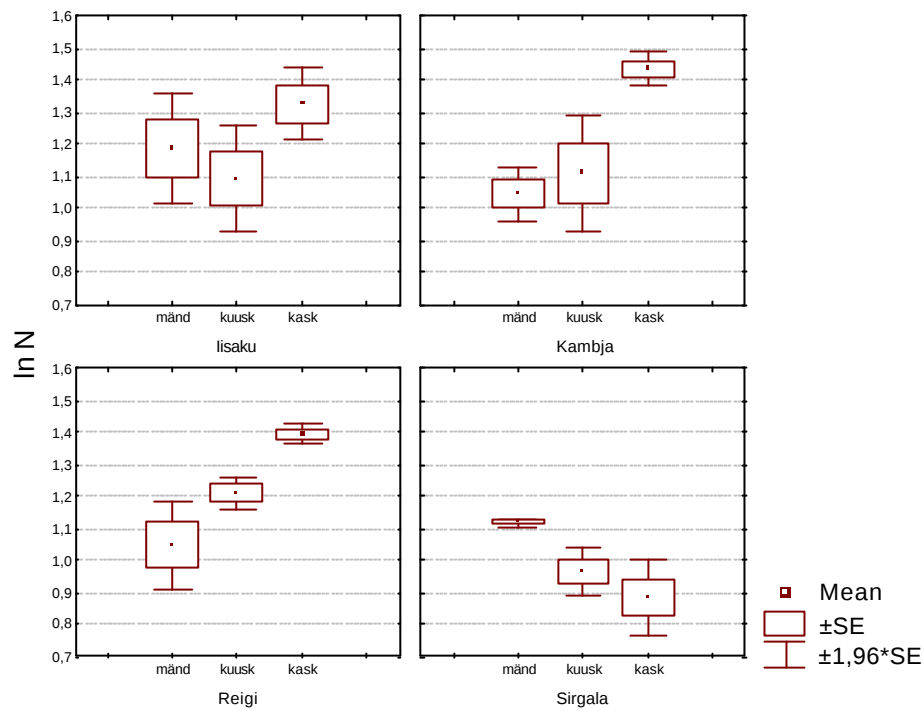
Joonis 2. Kambja erinevate seemikute keskmine tippude arv seemiku kohta 2002. aastal.



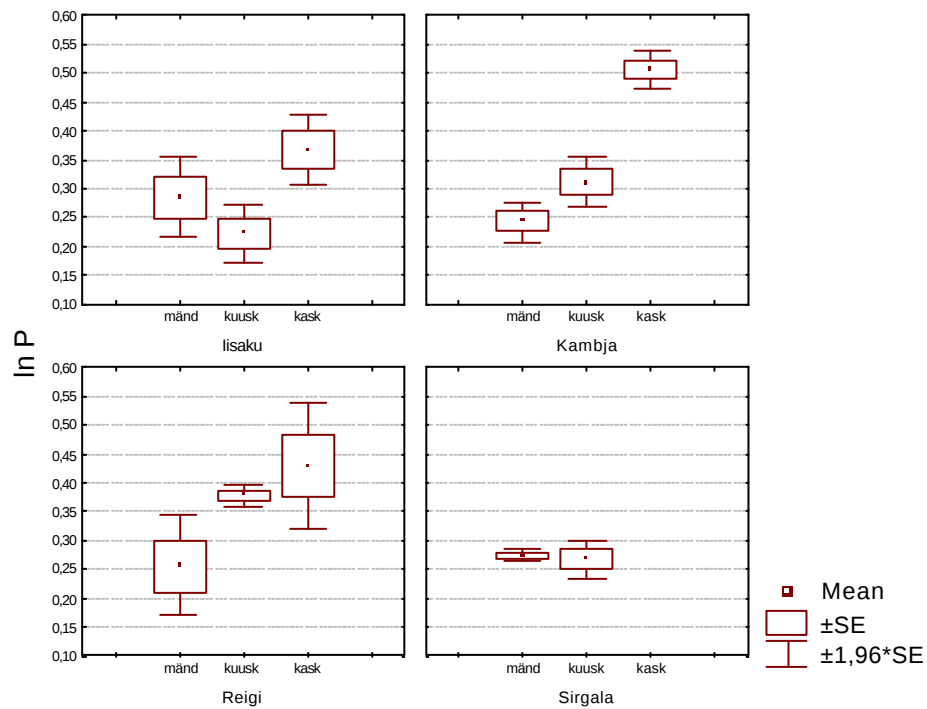
Joonis 1. Kuuse-, männi- ja kase seemikute peente juurte osatähtsus juurestiku massist (PJMsuhe) põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala).



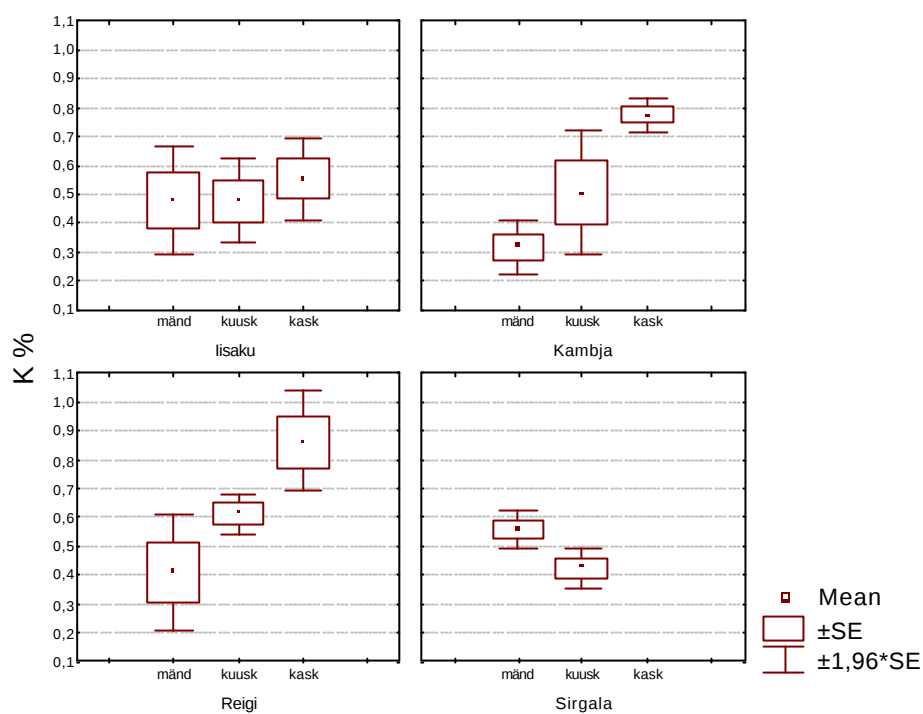
Joonis 2. Peente juurte osatähtsus juurestiku massist (PJMsuhe) põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala).



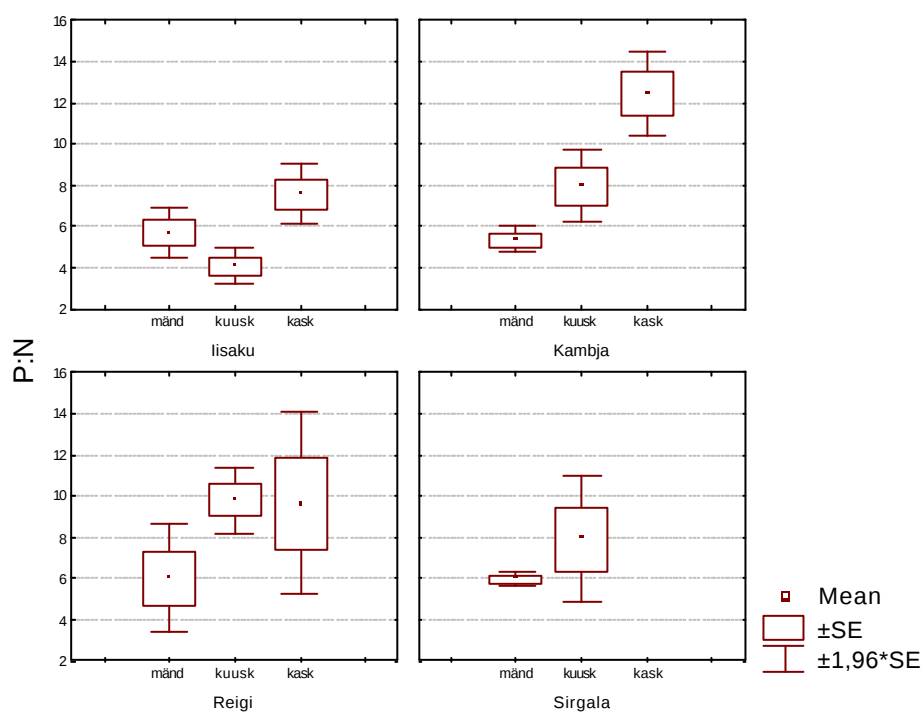
Joonis 1. Männi-, kuuse- ja kaseemikute logaritmitud lehtede lämmastiksisaldus (%) põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala).



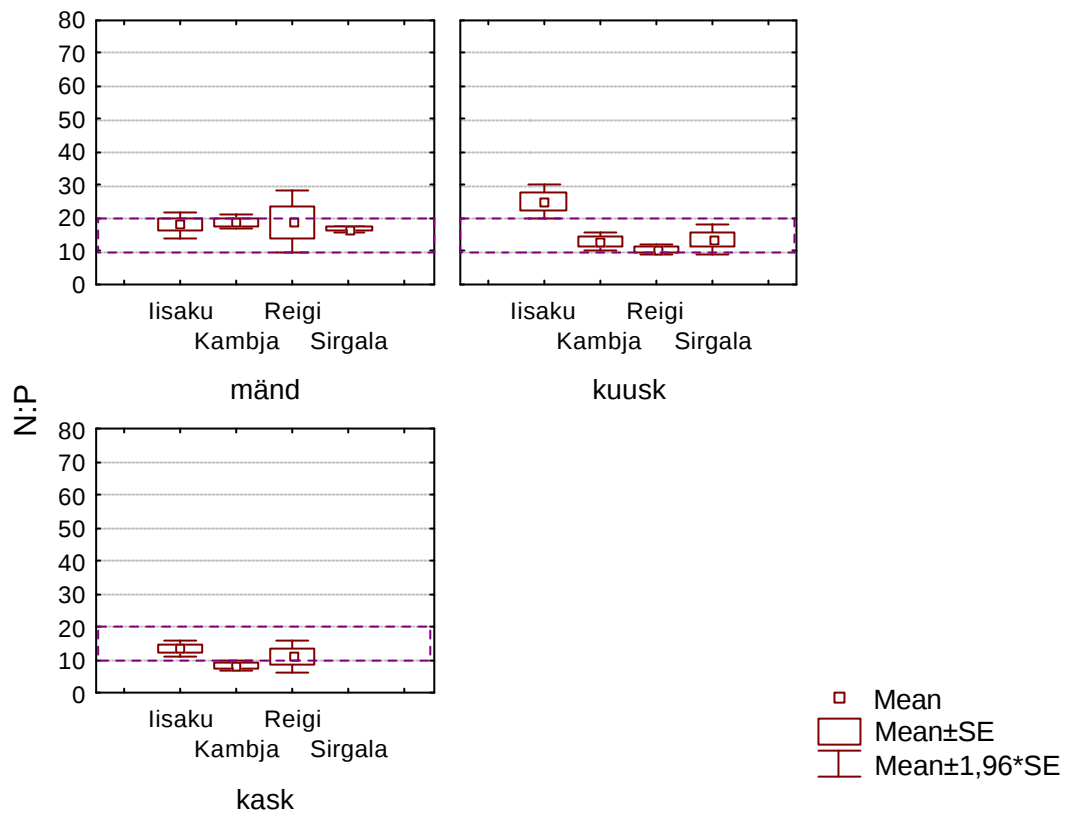
Joonis 2. Männi-, kuuse- ja kaseemikute logaritmitud lehtede fosforisisaldus (%) põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala).



Joonis 3. Männi-, kuuse- ja kaseseemikute lehtede kaaliumisisaldus (%) põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala).



Joonis 4. Männi-, kuuse- ja kaseseemikute P:N suhe põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala).



Joonis 1. Männi-, kuuse- ja kase seemikute N:P suhe põllumuldadel (Iisaku, Kambja, Reigi) ja põlevkivikarjääri puistangul (Sirgala). Punktiiridega on tähistatud väärtused 10 ($N:P < 10$ – suurem lämmastiku limiteermine) ja 20 ($N:P > 20$ – rohkem limiteerib fosfor). Güsewelli (2004) järgi.