

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Roland Lehemets

**Taastava põllumajanduse praktikate mõju
mullaelustiku mitmekesisusele**

Magistritöö (30EAP)
Bioloogia ja ökoinnovatsioon

Juhendajad:
Tanel Vahter
Maarja Öpik
Martti Vasar

Tartu 2025

Taastava põllumajanduse praktikate mõju mullaelustiku mitmekesisusele

Intensiivsete põllumajanduse praktikate toel suurenenud põllumajandustoodang on tulnud keskkonna arvelt. Selle tagajärjel on tekkinud globaalne probleem muldade degradeerumisega ning mullaelustiku vaesumisega, mis ohustab mitmeid mulla poolt pakutavaid ökosüsteemiteenuseid. Keskkonnateadlikkuse suurenemisega on kasvanud huvi jätkusuutlikumate põllumajanduspraktikate, nagu taastav põllumajandus, vastu. Käesolevas töös uuriti taastava põllumajanduse praktikate mõju mullaelustiku liigirikkusele ja mitmekesisusele põldkatse raames. Tulemustest selgus, et jätkusuutlikumate praktikate mõjud ei olnud universaalsed kõikidele organismirühmadele. Eelkõige mõjusid jätkusuutlikumad praktikad, nagu mitmekesiste külvikordade kasutamine ja maheviljeluse printsiipide rakendamine, positiivselt mulla seentele.

Märksõnad: mullaelustik, taastav põllumajandus, agroökoloogia, mullaseened, mullaloomad, elurikkus. CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

Effects of regenerative agriculture practices on soil biota

The increase in agricultural production driven by intensive farming practices has come at the expense of the environment. This has led to a global issue of soil degradation and a decline in soil biodiversity, which threatens several essential ecosystem services provided by soils. As environmental awareness grows, so does interest in more sustainable agricultural practices, such as regenerative agriculture. This study examined the impact of regenerative agricultural practices on the species richness and diversity of soil biota within a field experiment. The results revealed that the effects of sustainable practices were not universally beneficial across all organism groups. However, certain practices, particularly the use of diverse crop rotations and the application of organic farming principles had a notably positive impact on soil fungi.

Keywords: soil biota, regenerative agriculture, agroecology, soil fungi, soil fauna, biodiversity. CERCS code: B270 Plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus.....	3
1. Mullaelustiku funktsioonid ja ökosüsteemiteenused.....	4
1.2 Põllumajanduse mõju muldadele.....	7
1.3 Põllumajanduse mõju erinevatele mullaelustiku rühmadele.....	8
1.3.1 Seened.....	8
1.3.2 Fauna.....	10
1.4 Taastava põllumajanduse kontseptsioon.....	14
2. Materjal ja meetodika.....	15
2.1. Katseala.....	15
2.2 Mullaproovide kogumine.....	16
2.3 Molekulaarsed meetodid.....	16
2.4 Bioinformaatiline andmetöötlus.....	17
2.5 Andmeanalüüs.....	18
3. Tulemused.....	19
3.1 Seened.....	19
3.2 Fauna.....	28
3.3 Kooslused.....	32
4. Arutelu.....	33
Kokkuvõte.....	36
Summary.....	37
Kasutatud Kirjandus.....	38
Lisad.....	48

Sissejuhatus

Põllumajandusliku taimekasvatuse väärtus on alates 1970. aastast umbes kolmekordistunud (2.6 triljonit dollarit 2016. aastal), kuid samal ajal on tootlikkus ja mulla orgaanilise aine sisaldus langenud ligi veerandil maismaa pinnast. Lisaks on viimaste kümnendite jooksul inimtegevuse tagajärjel veerand maailma mullast tugevalt degradeerunud ning pool mõõdukalt degradeerunud (Srivastava et al., 2019). See tähendab, et taimekasvatuse väärtuse kasv ei ole saavutatud jätkusuutlikult (IPBES, 2019).

Kõigist seni kirjeldatud loomaliikidest elab 25% mullas (Decaëns et al., 2006). Anthony jt hinnangul elab kõikidest (k.a kirjeldamata) liikidest ligi kaks kolmandikku mullas (Anthony et al., 2023). Muldadel on seetõttu palju funktsioone nagu elupaiga pakkumine organismidele, biomassi tootmine, vee hoidmine ja filtreerimine, toitainete hoiustamine, filtreerimine ja muundamine, tooraine allikaks ning süsinikupangaks olemine (Adhikari & Hartemink, 2016).

Muldade bioloogilise mitmekesisuse peamisteks ohuteguriteks peetakse maakasutuse muutuseid, põllumajanduse intensiivistumist ning sellest tingitud muldade orgaanilise aine kadu (Gardi et al., 2013). Mitmed uuringud on näidanud, et inimtegevus, näiteks põllumajanduse intensiivistamine ja maakasutuse muutus, vähendab mulla mikroobide ja loomastiku hulka ning mullaorganismide üldist mitmekesisust mullas (De Vries et al., 2013; Ponge et al., 2013; Postma-Blaauw et al., 2010).

Kõik see on tekitanud üha suuremat muret, et mullaelustiku vähenenud bioloogiline mitmekesisus võib kahjustada ökosüsteemide funktsioonide toimimist, näiteks taimede toitainete omastamist ja ressursside ringlust maapealsete ja maa-aluste koosluste vahel (De Vries et al., 2013; Van Der Heijden et al., 2008; Wall et al., 2010).

1. Mullaelustiku funktsioonid ja ökosüsteemiteenused

Mullaelustik täidab ökosüsteemides mitmeid olulisi rolle, nagu surnud orgaanilise materjali lagundamine, toitainete hoiustamine ja vabastamine taimedele omastataval kujul, toitainete ning vee kättesaadavuse parandamine taimedele, patogeenide populatsioonide ohjamine ning mulla struktuuri reguleerimine (Barrios, 2007).

Muldades on seotud suur kogus süsinikku, hinnanguliselt 3.3 korda rohkem kui atmosfääris ja 4.5 korda rohkem elusorganismides (Lal, 2004). Ligikaudu 58% mulla orgaanilisest ainest moodustab mulla orgaaniline süsinik (edaspidi MOS). Kuigi mõned artiklid on hinnanud, et enamikel juhtudel oleks täpsem arvestada, et MOS moodustab 50% mulla orgaanilisest ainest (edaspidi MOA; Pribyl, 2010). Mullas leiduv orgaaniline süsinik on peamiselt taimset päritolu. Kaks peamist viisi kuidas fotosünteesi käigus seotud süsinik mulda jõuab on taimsete jäänuste (maapealsete ja -aluste) lagundamisel ning juureeritiste ehk eksudaatide kaudu. Kuni 40% taime poolt seotud süsinikust võib kuluda eksudaatidele, mistõttu on see oluline mulla süsinikuallikas (Bais et al., 2006). Mõned uuringud on leidnud, et maa-alused taimejäänused ja eksudaadid panustavad mulla orgaanilise aine koosseisu isegi rohkem kui maapealne varis (Clemmensen et al., 2013; Kätterer et al., 2011; Rasse et al., 2005). Mikroorganismid on mullas samuti olulised orgaanilise aine tarbijad ja hoiustajad. Hinnanguliselt seovad globaalselt mulla mikroorganismid enda biomassis 26 Pg süsinikku, olles sellega olulised süsinikuvaru hoidjad (Xu et al., 2013).

Lagundamine ja aineringed

Taimed koosnevad peamiselt orgaanilise ühendite klassidest nagu tselluloos, hemitselluloos, tärklised, valgud, lipiidid ja polüfenoolid, kuid nende proportsioonid varieeruvad taimeliikide ja -vanuse vahel ning see mõjutab ka lagunemise kiirust (Kononova, n.d.). Mulla makrofauna töötleb surnud orgaanilise aine väiksemateks osakesteks. See hõlbustab edasist lagundamist mullas elavate bakterite ja seente poolt. Seened ja bakterid käivitavad mineraliseerumise protsessi, mille käigus orgaanilisest materjalist vabanevad anorgaanilised toitained, mis on vajalikud taimede kasvuks. Samuti osalevad selles protsessis teised mullaelustiku liikmed nagu ümarussid, kes toituvad seentest ja bakteritest ning on ise toiduks kõrgematele troofilistele tasemetele (Hunt et al., 1987).

MOA täidab mullas mitmeid funktsioone. Füüsiliselt aitab kõrgem MOA sisaldus suurendada mulla struktuuri stabiilsust, mis omakorda parandab vee imbumist, mulla veemahutavust ja õhutatust ning vähendab pinnavoolu (Franzluebbbers, 2002). Keemiliselt avaldab orgaaniline aine positiivset mõju mulla katioonide neelamismahutavusele (CEC), mis parandab mulla võimet säilitada ja hoida taimedele olulisi toitained, nagu kaltsium, magneesium ja kaalium (Ramos et al., 2018; Stevenson, 1994). Samuti suurendab MOA mulla pH puhverduvõimet, stabiliseerides mullakeskkonda ja vähendades äkilisi pH kõikumisi (Curtin & Trolove, 2013). Lisaks soodustab MOA mulla mineraalosa lagunemist, muutes toitained taimedele kättesaadavamaks ning toetades seeläbi taimede kasvu (Banfield et al., 1999). Bioloogiliselt on MOA mullaorganismidele toiduallikaks, toetades seeläbi mullaelustiku elurikkuse suurenemist (Coleman et al., 2017; Gardi et al., 2013). Mitmekesine ja aktiivne mullaelustik võib omakorda aidata tõrjuda haiguseid ja kahjureid (Gu et al., 2020; Pieterse et al., 2014). MOA sisaldus iseloomustab seega pikaajalist tasakaalu orgaanilise aine sisendi ja selle lagundamise vahel mikroorganismide poolt. Põllumajandus on selle tasakaalu paigast viinud, suurendades orgaanilise aine lagundamise kiirust (Magdoff & Weil, 2004).

Mulla lämmastikuringes on kesksel kohal bakterid, kes suudavad läbi viia protsesse, nagu lämmastiku sidumine, ammonifikatsioon, nitrifikatsioon ja denitrifikatsioon (Canfield et al., 2010). Lämmastik moodustab suurima osa atmosfääri koostisest, kuid see lämmastik on N_2 kujul, mis ei ole bioloogiliselt aktiivne. Selleks, et taimed saaksid õhulämmastikku kasutada tuleb see esmalt bioloogiliselt siduda. Looduses toimub see peamiselt läbi bioloogilise lämmastiku fikseerimise. Bioloogilist lämmastiku fikseerimist suudavad läbi viia vähesed bakterid (nt *Rhizobium* spp.), kes muudavad atmosfäärse lämmastiku ammoniaagiks, mis on taimedele omastatav (Herridge et al., 2008). Ka nitrifikatsioon, denitrifikatsioon ja ammonifikatsioon on bioloogilised protsessid, mille käigus muundavad mikroorganismid mullas leiduvad lämmastikuvormid bioloogiliselt kättesaadavateks, aga ka lenduvateks ja leostuvateks ühenditeks (Stevens et al., 1998). Looduses kaob lämmastik mullakeskkonnast peamiselt läbi denitrifikatsiooni, leostumise (eriti NO_3^-) ning lendumise, kui NH_4^+ muutub gaasiliseks NH_3 -ks (Galloway et al., 2008).

Mullastruktuur

Mullastruktuur kirjeldab mulla tahkete osakeste ja nende vaheliste pooride paiknemist.

Mullaelustikul on oluline roll mulla struktuuri vormimisel ja hoidmisel. Mullaelustik aitab kaasa mulla agregaatide tekkimisele ja stabiliseerimisele - nt AM-seente hüüfid on olulised

makroagregaatide (>250 µm) stabiliseerijad (J. M. Tisdall & J. Oades, 1982) ning bakterite toodetud polüsahhariidid ja orgaanilis-mineraalsed kompleksid aitavad stabiliseerida mikroagregate (<250 µm) (J. Tisdall, 1994).

Kuna paljud mullas elavad organismid on võrdlemisi vähe liikuvad on suurematel organismidel nagu vihmaussid ja lüljalgsed samuti oluline roll mulla struktuuri ja funktsiooni säilitamisel. Need loomad viivad läbi bioturbatsiooni, tuues värsket orgaanilist ainet mulda ning kobestades ja segades värsket orgaanika mullaga läbi (Wilkinson et al., 2009). Mikroobide tegevus võib ka halvendada mulla struktuuri, kuna orgaaniline aine, mis mullaosakesi koos hoiab on lagundajate jaoks potentsiaalne energiaallikas. Kui mikroobidel on orgaanilisele ainele ligipääs siis nad selle ka lagundavad. Seetõttu võib häiringute, nagu mullaharimine, tagajärjel väheneda mulla struktuursus ja orgaanilise süsiniku sisaldus (Conant et al., 2007).

Mullaelustiku mitmekesisus

Mulla funktsioonid väljenduvad mitmete ökosüsteemiteenuste nagu biomassi tootmine, biogeokeemiliste tsüklite toimimine ning kliima ja vee liikumise reguleerimine pakkumises (Adhikari & Hartemink, 2016; Blouin et al., 2013; Chen et al., 2019). Muldade võime neid teenuseid pakkuda sõltub suuresti mulla elurikkusest (Bardgett & Van Der Putten, 2014; Pulleman et al., 2012). Muldade elurikkust peetakse tihti mulla jätkusuutlikkuse nurgakiviks (McBratney et al., 2014). Mullaelustikul on vastupanuvõime häiringutele ning võimet häiringutest taastuda peetakse elurikkuse üheks olulisemaks omaduseks. Arvatakse, et kõrgema elurikkusega muldadel on parem vastupanu- ja säilimisvõime muutustele. Muutused mullaelustiku elurikkuses võivad põhjustada oluliste ökosüsteemiteenuste nagu süsiniku sidumine, vee filtreerimine ja kahjurite alalhoidmine, häirumist, vähendades seeläbi ka ökosüsteemi vastupanuvõimet (Delgado-Baquerizo et al., 2020; Le Provost et al., 2023).

Oluliste funktsionaalsete rühmade kadumine võib aeglustada orgaanilise aine lagundamise kiirust, toitainete ringlust ning halvendada mullastruktuuri, põhjustades seeläbi näiteks suuremat sõltuvust põllumajanduslikest väetistest (Janušauskaite et al., 2013; Paes da Costa et al., 2024). Põllukultuurid, mis on kasvatatud taimetoitainetest vaesunud muldadel, on ühtlasi haavatavamad haiguste ja kahjurite suhtes (Barrios et al., 1998; Lenzemo et al., 2005). Mullas levivad kahjurid ja haigused põhjustavad igal aastal suuri saagikahjustusi. Mitmekesisuses mullas on ka mitmekesine toiduvõrgustik, mis hoiab kahjurid ja haigused

kontrolli all tänu konkurentsile, kisklusele ning parasitismile (Brussaard et al., 2007; Susilo et al., 2004). Mullaökosüsteemi stabiilsus on seega tihedalt seotud erinevatesse funktsionaalsetesse rühmadesse kuuluvate organismide ohtrusega (Barrios, 2007; Wagg et al., 2014).

1.2 Põllumajanduse mõju muldadele

Põllumajandusel on globaalselt oluline mõju maakasutuse kujundamisel ja inimtekkeliste kasvuhoonegaaside (KHG) emissioonide allikana. Põllumajandus hõlmab erinevate allikate põhjal umbes kolmandiku maismaa pinnast (FAO, 2023). Põllumajandusest tulenes 2018. aastal hinnanguliselt 9.3 miljardit tonni CO₂ ekvivalenti KHG-emissioone (FAO, 2020). Samuti on põllumajandusest tingitud maakasutuse muutus toodud üheks olulisemaks elurikkuse kao põhjuseks (IPBES, 2019).

Ligikaudu 24% Euroopa liidu (EL) muldadest on mõjutatud veerosioonist (Panagos et al., 2015) ning hinnanguliselt võib see aastaks 2050 tõusta veel 13-25% võrra (Panagos et al., 2021). Muldade erosioonil on märkimisväärne mõju toitainete ja süsiniku ringele ning põllumajanduse tootlikusele (Borrelli et al., 2017). Suurte tootmissisenditega intensiivse põllumajanduse peamiseks nõrkuseks on toodud madal ressursside kasutamise efektiivsus, mistõttu on sel väga kõrged majanduslikud- ja keskkonnakulud (Swift & Anderson, 1994). Euroopas omastatakse kultuurtaimede poolt umbes 60% kasutatavast lämmastikväetisest ning suur osa ülejäänust kaob ümbritsevasse keskkonda (Leip et al., 2011). Liigset lämmastik- ja fosforväetiste kasutamist põllumajanduses peetakse peamiseks veekogude eutrofeerumise põhjuseks (Withers et al., 2014). Üldiselt iseloomustab intensiivseid põllumajandussüsteeme degradeerunud muld, mis väljendub madalas mulla orgaanilise aine sisalduses, ekstreemsetes kuivamis-läbivettimise tsüklites ja kõrgetes jääktoitainete sisalduses. Tavalisteks intensiivpõllumajanduse praktikateks on rohke pestitsiidide ja mineraalväetiste kasutamine, väheste kultuuridega viljavaheldus ja intensiivne mullaharimine (Bedolla-Rivera et al., 2023).

Agroökosüsteemides toimuvad regulaarsed häiringud. See hõlmab nii maapealsete kui ka maa-aluste liikide füüsilist häirimist, samuti biomassi eemaldamist, toitainete lisamist ning pestitsiidide ja herbitsiidide kasutamist (Neher, 1999). Mulla tervis seevastu kajastab selle võimet toetada taimede kasvu, säilitada ökosüsteemide mitmekesisust, reguleerida toitainete ringlust ning pakkuda muid ökosüsteemiteenuseid. Terved mullad omavad selliseid omadusi

nagu piisav toitainete kättesaadavus, mitmekesine mullaelustik, hea struktuursus ja veehoiuvõime ning vastupidavus keskkonnahäiringutele (Lehmann et al., 2020), mistõttu on terved mullad olulised ka toiduturvalisuse seisukohalt.

1.3 Põllumajanduse mõju erinevatele mullaelustiku rühmadele

1.3.1 Seened

Mullaseeni võib toitumise alusel kategoriseerida saprotroofideks, mükoriisseteks ning patogeenseteks (Hoorman, 2011). Mullaseened täidavad kesket rolli maismaaökosüsteemide toimimises. Nad osalevad olulistes protsessides nagu toitainete ringed, orgaanilise aine lagundamine ning taimede kasvu toetamine (Treseder & Lennon, 2015; van Der Heijden et al., 2015).

Mullaseente elurikkuse puhul on täheldatud, et mullaharimisviisid ei mõjuta üldiselt seente mitmekesisust mullas (Li et al., 2020). Väetiste kasutamisel on leitud, et orgaanilised väetised võivad mullaseente mitmekesisusele mõjuda positiivselt (Vahter et al., 2022), samas kui mineraalväetised võivad mitmekesisust vähendada (Fu & He, 2024; J. Zhou et al., 2016). Vahekultuuride kasutamisel on üldiselt leitud positiivne mõju mulla seeneelustikule (Schmidt et al., 2019).

Krohmsened

Krohmsened (arbuskulaar-mükoriissed seened; AM-seened) on evolutsiooniliselt varaseimad mükoriisat moodustavad seened ning moodustavad mükoriisa ligikaudu 80% soontaimede sugukondadega (Smith & Read, 2010; Wang & Qiu, 2006). AM-seened parandavad taimede toitainete ja vee omastamist kuna võimaldavad taimedel tänu hüüfivõrgustikule omandada toitaineid suuremast mulla ruumalast ning ka toitaineid mida taim ise omastada ei suudaks. Vastutasuks saab seen taimelt fotosünteesiprodukte (suhkrud, lipiidid) (Smith & Read, 2010; Wahab et al., 2023). AM-seentel on oluline roll agroökosüsteemides kuna soodustavad taimede kasvu ja parandavad nende stressitaluvust (Latef et al., 2016; Pozo et al., 2015; Sikes et al., 2010). Samuti vähendab AM-sümbioos erinevate taimpatogeenide poolt põhjustatud biotilist stressi, olles eriti tõhus

seenpatogeenide vastu (Borowicz, 2001). AM-seened parandavad mulla struktuuri, süsiniku sidumist ja toitainete ringlust (Leifheit et al., 2014; Treseder & Lennon, 2015; van Der Heijden et al., 2015). AM-seentega seostatakse tihti ainet glomaliin, mis on lagundamisele vastupidav ja võib püsida mullas kuni 42 aastat, panustades seeläbi oluliselt mulla orgaanilise süsiniku varudesse (Rillig et al., 2001). Mõned autorid on AM-seente osaluse glomaliini tootmisel seadnud kahtluse alla (Gillespie et al., 2011; Irving et al., 2021).

Varasemalt on Eestis leitud, et mullaharimisviis ei mõjutanud AM-seente liigirikkust ega Shannoni mitmekesisust (Vahter et al., 2024). Oluliseks on aga peetud pestitsiidide kasutamist, kus kõrgemate kasutussageduste juures on täheldatud madalamat AM-seente mitmekesisust (Vahter et al., 2022). Samuti on leitud, et pikad taimkatteta perioodid ning kõrge väetiskoormus võivad vähendada AM-seente biomassi, mitmekesisust ja juurekolonisatsiooni (Tsiafouli et al., 2015). Kasvatatavate kultuuride mitmekesisuse tõstmine on samas AM-seentele positiivse mõjuga (Jansa et al., 2006).

Patogeensed seened

Patogeensed seened võivad põhjustada globaalselt olulisi saagikuse langusi peamistes põllukultuurides ning seeläbi ohustada toiduturvalisust (P. K. Anderson et al., 2004; Fones et al., 2020; Strange & Scott, 2005). Patogeensete seente puhanguid soodustab kasvatatavate monokultuuride madal geneetiline mitmekesisus (McDonald & Linde, 2002; Strange & Scott, 2005).

Patogeensete seente võimekus nakatada teist liiki peremeestaime väheneb peremeestaime fülogeneetilise kaugusega (Gilbert & Webb, 2007). Samuti suurendavad mõned risosfääriorganismid taimede vastupanuvõimet patogeenidele (Berendsen et al., 2012; Pieterse et al., 2014). Mitmekesisemal mullaelustikul on suurem võimekus pärssida taimehaiguste levikut (Samaddar et al., 2021; van Elsas et al., 2002).

Varasemates uuringutes on leitud, et mullaharimisviis ei mõjuta oluliselt patogeensete seente liigirikkust ega mitmekesisust (Vahter et al., 2022). Samas leiavad mõned autorid, et vähendatud mullaharimine võib soodustada mõnede patogeenide ohtrust, kaitstes neid keskkonnamõjude eest (Bockus & Shroyer, 1998; Schroeder & Paulitz, 2006). Üllataval kombel on Eestis läbi viidud uuringus leitud, et pestitsiidide kasutamine patogeenide elurikkust mullas ei mõjuta (Vahter et al., 2022), samas kui ristõieliste (Vukicevich et al.,

2016) ja liblikõieliste (Ning et al., 2021) kultuuride kasvatamine võib patogeensete seente mitmekesisust vähendada.

Saprotroofsed seened

Saprotroofsed seened on suurim mullaseente rühm. Nad lagundavad kompleksseid orgaanilisi aineid ning nende hüüfid parandavad mullaagregaatide stabiilsust, kaitstes sellega mulla orgaanilise aine lagunemist (Abiven et al., 2007). Kuigi mõned bakterid suudavad lagundada ligniini, toimub see limiteeritumalt ja aeglaselt kui seente puhul mis omavad selleks sobilikke ensüüme (Sigoillot et al., 2012). Komplekssete orgaaniliste substraatide seenlagundamine on hea näide nišši komplementaarsusest. Enamikke substraate suudavad paljud seened lagundada kuid ensüümide tootmine ja lagundamisvõime varieerub liikide puhul lähtuvalt keskkonnatingimustest (Deacon, 1985; Schimel et al., 1999) ning interaktsioonidest teiste seentega (Deacon, 1985; Robinson et al., 1993; Sundman & Näse, 1972)

Varem on Eestis läbi viidud uuringus leitud, et mullaharimisviisidel ei ole olulist mõju saprotroofsete seente liigirikkusele ega mitmekesisusele, samas kui üldjuhul on nende elurikkus suurem orgaaniliste väetiste kasutamisel (Vahter et al., 2022). Vahekultuuridega külvikorra rikastamisel on leitud suurem saprotroofide mitmekesisus mullas (Hallama et al., 2022)

1.3.2 Fauna

Kuigi seened ja bakterid on peamised lagundajad mullas on mullafaunal märkimisväärne mõju toitainete voogudele. See toimub otseselt läbi väljaheidete ja nende organismide surma puhul, kus kergesti lagundatavad ja toitainete rikkad koed on saadaval kiireks mineraliseerimiseks (Christensen, 1987; Hunt et al., 1987). Mulla faunal on ka kaudne mõju aineringetele kus seentest ja bakteritest toitudes aitavad nad vabastada nendes immobiliseeritud toitaineid (J. Anderson et al., 1985; Hanlon & Anderson, 1979; Setälä & Huhta, 1990). Samuti on leitud, et mitmed mullaloomad toodavad iseseisvalt ensüüme (nt. tsellulaasi), mis suudavad lagundada orgaanilist ainet ilma sümbiontsete organismideta (Scrivener et al., 1989; Shelomi et al., 2020).

Euroopas on leitud, et mullaharimisviisi mõju mullaorganismidele sõltub nende keha suurusest, kaevumisvõimest, adaptatsioonidest elada teatud sügavusel, elupaiga vajadustest ja toidu eelistustest. Samuti on täheldatud, et mullaharimisviisi mõju sõltub teatud organismirühmade puhul (nt hooghännalised, vihmauslased) mullatekstuurst (van Capelle et al., 2012).

Ümarussid

Ümarussid on kõige arvukamad loomad maakeral (Bongers & Ferris, 1999; Van Den Hoogen et al., 2019). Mullas elavaid ümarusse võib funktsionaalselt jagada viide laia toitumisgruppi (Wasilewska, 1971): bakterivoorid, fungivoorid, taimeparasiidid, omnivoorid ja kiskjad. Ümarussid vajavad piisavalt niisket mulda kuna sõltuvad veekiledest, et mullas liikuda. Nende arvukus, aktiivsus ja kooslus on tugevasti seotud mulla mikroelupaikade bioloogiliste, keemiliste ja füüsikaliste omadustega. Need omadused on tugevalt mõjutatud mullaharimisviisist (van Capelle et al., 2012).

Pikaajalistest katsetest Euroopas on leitud, et minimeeritud harimine mõjutas ümarusside kooslusi tugevamalt kui orgaanilise aine lisamine, suurendades ümarusside taksonoomilist rikkust, mitmekesisust ja ühtlust. Minimeeritud harimine soodustas seente-põhiseid ümarusside kooslusi, mis vihjab stabiilsemale toiduvõrgustikule ja paremale toitainete hoiuvõimele. Samuti suurendas minimeeritud harimine taimeparasiitsete ümarusside ohtrust (Bongiorno et al., 2019). Shannoni ja simpsoni mitmekesisuse indeksid näitasid, et vähendatud mullahäiringutega töötused olid kõrgemate väärtustega kui küntud töötused ning seda kõigil uuritud sügavustel. Mitmed uuringud on leidnud, et otsekülvil on positiivne mõju bakterivoorsete ümarusside mitmekesisusele ja ohtrusele, mida Treonis jt enda uuringus ei leidnud (Treonis et al., 2018). Intensiivsemate mullahäiringute puhul on täheldatud ümarusside mitmekesisuse vähenemist võrreldes otsekülviga (Popescu et al., 2022).

Hooghännalised

Hooghännalised on peamiselt seentoidulised, kuid võivad toituda ka vetikatest, bakteritest ning lagunenuid taimsest materjalist (Berg et al., 2004; Castaño-Meneses et al., 2004; Ponge, 2000). Hetkel on hooghännalisi maailmas teada üle 9 500 liigi (Bellinger et al., 1996–2024). Hooghännalised on agroökosüsteemides oluline saakrühm generalistidest lüljalgsetele ning võivad seeläbi olla oluliseks alternatiivseks toiduallikaks kahjurite (nt lehetäid) looduslikele vaenlastele (Bilde et al., 2000). Hooghännalised osalevad orgaanilise aine lagundamises

protsessides, kiirendavad toitainete vabastamist ning katalüseerivad mikroobiaalset aktiivsust kuna toituvad bakteritest ja seentest (Kaneda & Kaneko, 2008; Petersen, 2000).

Euroopas on leitud, et intensiivsem maakasutus vähendab hooghännaliste liigirikkust (Tsiafouli et al., 2015), kuid on leitud, et hooghännaliste mitmekesisus ja ohtrus hoopis suurenevad intensiivsema mullaharimisviisiga (van Capelle et al., 2012). Hooghännaliste liigirikkus ja mitmekesisus suurenes kui mullaharimisintensiivsus vähenes, kuid pestitsiidide kasutamise intensiivsuse kasvuga hoopis kasvas liigirikkus ja mitmekesisus (Chassain et al., 2023).

Lestad (Acari)

Mullas elavad lestad toituvad surnud orgaanilisest materjalist või mikrofloorast (Lakshmi et al., 2020; Wickings & Grandy, 2011). Mullas leidub ka röövtoidulisi lesti, kes toituvad peamiselt ümarussidest, hooghännalistest ja valgeliimuklastest ning on olulised nende populatsioonide ohjamisel (Koehler, 1999; Petersen & Luxton, 1982). Samuti leidub lestage liike, kes on majanduslikult olulised taimekahjureid (Leeuwen et al., 2010). Euroopas on leitud, et vähem intensiivse mullaharimisviisi puhul lestage tihedus mullas langeb (van Capelle et al., 2012), kuid on leitud ka, et intensiivsema maakasutuse puhul väheneb sarvlestage liigirikkus (Tsiafouli et al., 2015). Positiivseid seoseid lestage mitmekesisusele on leitud vähendatud mullahäiringute ja mitmekesiste külvikordade puhul (Popescu & others, 2022).

Vihmauslased

Vihmauslasi kutsutakse ökosüsteemi insenerideks kuna nad täidavad mitmeid olulisi rolle mulla ökosüsteemis. Nad uuristavad käike läbi mulla, mis aitavad taimejuurtel paremini kasvada. Samuti parandavad need vee ja õhu liikumist mullas. Vihmauslased suurendavad ka mulla agregatsiooni. Neid peetakse üheks parimaks indikaatorliigiks mullaseisundi hindamisel (van Capelle et al., 2012).

Hiljuti tehtud uuringust (Fonte et al., 2023) selgus, et vihmaussid aitavad globaalsele toidutoodangule teraviljade (mais, riis, nisu, oder) puhul kaasa 6,5% ning kaunviljade puhul 2,5% ulatuses. See on võrdeline 140 miljoni tonnise toodanguga aastas. Erinevus teraviljade ja kaunviljade tootlikkuse sõltuvuses vihmaussidest on arvatavasti põhjustatud kaunviljade väiksemast vajadusest vihmausside abil mullast vabastatud orgaaniline lämmastiku järgi.

Euroopas on leitud, et vihmausside liigirikkest mõjutab negatiivselt maakasutuse intensiivsus (Tsiafouli et al., 2015). Orgaanilised väetised samas tõstavad oluliselt vihmausside arvukust (Baldivieso-Freitas et al., 2018). Vihmauslaste ohtrus, biomass ja liigirikkus on üldjuhul suurem madalama mullaharimise intensiivsuse juures (van Capelle et al., 2012). Selle põhjuseks peetakse koosmõju vähenenud vigastustest, mikrokliimatilistest muutustest, väiksemast ohustatusest maa-pealsest kisklusest ning suurema orgaanilise aine saadavusest.

Vihmauslaste ohtrus intensiivsel harimisel on suurim liivastel muldadel. Minimeeritud harimise ja otsekülvi puhul on suurim ohtrus raskematel muldadel. Üldiselt oli mullatekstuuri suurim mõju vihmauslaste ohtrusele otsekülvi puhul, mis suurenes liivastelt muldadel raskema lõimisega muldade suunas (van Capelle et al., 2012). Harimisintensiivsusel on ka mõju vihmauslaste funktsionaalsele mitmekesisusele. Aneiliste ja endogeiliste vihmaussiliikide ohtrus on suurim otsekülvi puhul, kuid epigeiliste liikide ohtrus ei ole mullaharimisviisist märkimisväärselt mõjutatud (van Capelle et al., 2012).

Valgeliimuklased

Valgeliimuklastel on mõju mullastruktuurile. Nad toetavad orgaanilise aine lagundamist, akumulatsioonivad toitained oma väljaheidetes ja võrdsustavad toitainete horisontaalset jaotumist mullas (Dawod & FitzPatrick, 1993; Didden, 1993; Van Vliet et al., 1993). Samuti aitavad valgeliimuklased läbi oma väljaheidete kaasa mulla mikroagregaatide tekkele (Phillips & FitzPatrick, 1999). Valgeliimuklaste mõju mulla struktuuri kujunemisele sarnaneb vihmauslastele, aga väiksemal skaalal (Van Vliet et al., 1993), kuid Topoliantz jt leidsid, et valgeliimuklastel on tegelikult suurem mõju mullastruktuurile kui vihmaussidel (Topoliantz et al., 2000).

Van Capelle (2012) on leidnud, et suurim valgeliimuklaste ohtrus on minimeeritud harimise puhul ja madalaim otsekülvi puhul. Künnipõhise harimise puhul kasvas valgeliimuklaste arvukus kuni 20 cm sügavuseni. Minimeeritud harimise puhul langes valgeliimuklaste ohtrus mullakihi sügavusega (van Capelle et al., 2012). Samuti on leitud, et valgeliimuklased on vähem aktiivsed sügavama mullaharimisviisi puhul (Topoliantz et al., 2000).

1.4 Taastava põllumajanduse kontseptsioon

Intensiivses põllumajanduses on looduslikud ökosüsteemi funktsioonid ja teenused nagu mullastruktuuri reguleerimine, taimede toitainetega varustamine ning kahjurite ja haiguste kontroll asendatud inimeste poolsete sisenditega (Swift & Anderson, 1994). Selleks, et põllumajandust muuta taas jätkusuutlikuks ning looduse hüvesid paremini ära kasutada on järjest enam kasutusele võetud jätkusuutlike põllumajanduse praktikaid (Holland, 2004; Médiène et al., 2011). Üheks neist on taastav põllumajandus, mille eesmärk on läbi mulla elurikkuse soodustamise taastada taimede kasvu aluseks olevad looduslikud protsessid (Philip Robertson et al., 2014). Taastava põllumajanduse põhiprintsiipideks on i) mullahäiringu vähendamine; ii) mulla pideva taimkatte all hoidmine; iii) kasvatatavate kultuuride mitmekesistamine; iv) loomade integreerimine taimekasvatusse.

Mullahäiringute vähendamine võib vähendada toitainete leostumist, suurendada mulla veehoiuvõimet, süsiniku sidumist ning elurikkust (Alvarez, 2005; Dalal et al., 2011; Jayaraman et al., 2021). Taimkatte püsivuse suurendamine vahekultuuride abil võib parandada mulla kvaliteeti, toitainete ringlust, kahjuritõrjet ning põllukultuuride tootlikkust (Lundgren & Fergen, 2011; Ryan et al., 2011; Schipanski & Drinkwater, 2011; Tonitto et al., 2006). Kasvatatavate kultuuride mitmekesistamine üldiselt suurendab bioloogilist mitmekesisust, tolmeldamist, kahjuritõrjet, toitainete ringlust, mulla viljakust, vee reguleerimist ning põllukultuuride tootlikkust (Beillouin et al., 2021; Tamburini et al., 2020).

Kuigi taastava põllumajanduse praktikate positiivset mõju on mõnedele mullaelustiku osadele demonstreeritud, on seda Eestis siiski veel väga vähe uuritud. Seetõttu püstitasin magistritöös peamise uurimisküsimusena:

Kuidas mullaelustiku jaoks positiivseks peetud taastava põllumajanduse praktikad mõjutavad mullaseente ja -fauna mitmekesisust?

Sellega seoses uurisin järgmisi taastava põllumajanduse aspekte: i) mullaharimise intensiivsuse vähendamine; ii) mitmekesiste külvikordade kasutamine; iii) maheviljeluse printsiipide rakendamine.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Katseala

Katse leidis aset Rapla maakonnas Maaelu teadmuskeskuse (METK) Kuusiku katsealal pikajalise agrotehnika (2020-2023) ja külvikordade võrdluskatse raames. Katsealal on domineerivad leostunud ja rähksed mullad.

Katses uuriti kolme taastava põllumajanduse aspekti mõjusid: viljelusviis (tavaviljelus, maheviljelus väetisega ja väetamata maheviljelus), viljavahelduse tüüp (teravilja monokultuuri, teravilja-ristiku ja teravilja-herne koos vahekultuuridega viljavaheldused; edaspidi viljavaheldus) ja mullaharimisviis sügisel (pindmine ja künnipõhine; edaspidi mullaharimisviis).

Viljavaheldusi (Tabel 1) oli katses kolm: Teraviljade viljavaheldus (Teravilja), teraviljade-punase ristiku viljavaheldus (Tv-Ristik) ja teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega (Tv-vahekultuur).

Tabel 1. Katses esinenud viljavaheldused. * tähistab talvist taimkatet

Viljavaheldus	2020	2021	2022	2023
Teravilja-Mono	Kaer	Suvioder	*Talinisu	Suvinisu
Teravilja-Ristiku	Kaer ristiku allakülviga	*Punane ristik	*Talinisu	Suvinisu
Teravilja-Vahekultuur	Kaer	Hernes	*Talinisu-vahekultuur* (põldrõigas ja valge sinep)	Suvinisu-vahekultuur* (õlirõigas ja valge sinep)

Viljelusviisid on esindatud kolme tasemega: tavaviljelus (Tava), väetamata maheviljelus (Mahe) ja maheviljelus maheväetisega (Mahe-väetis). Tavaviljeluses tehti teraviljadele tavaliselt hooaja jooksul kaks pritsimist: esimesel korral herbitsiidiga ja teisel korral fungitsiidiga. Aastal 2023 pritsiti teravilju ainult herbitsiidiga, kuna mai ja juuni olid sademetevaesed ning fungitsiidi kasutamine ei olnud vajalik. Tavaviljeluses lisati väetist ja mikroväetisi vastavalt vajadusele (1-3 korda hooaja jooksul). Maheviljeluses väetisega lisati

mahevätist aastal 2020 kõikidele aladele ning aastal 2021 anti pealekülviga mahevätist ainult ristikule. Aastal 2022 mahevätist mulda ei lisatud, kuid 2023. aasta kevadel lisati mahevätist enne suvinisu külvi.

Mullaharimisviis on katses esindatud kahe tasemega: pindmine ja sügav. Mõlemad mullaharimisviisid olid katse vältel sarnased ja peamiselt künnipõhised. Pindmine mullaharimisviis erines ainult kahel korral: 2021. aasta kevadel, kui jäeti pindmise mullaharimisviisi puhul ära esimene kultiveerimise töö ning aastal 2022 ei tehtud sügisküнди. Katsefaktoritest moodustub 18 kombinatsiooni, mis olid neljas korduses ehk kokku oli katses 72 katsealal.

2.2 Mullaproovide kogumine

Mullaproovid koguti 18.-24. oktoober 2023. Igalt 50 m² suuruselt katsealalt koguti mullapuuriga 9 osaproovi (20 cm sügavuseni). Osaproovid koondati ühte minigrip-kotti ja homogeniseeriti, et tagada mulla ühtlus analüüsi jaoks. Homogeniseeritud segust võeti mulla DNA eraldamiseks proovid kolmes korduses. Iga proov koosnes supilusikatäiest mullast, mis asetati teekotti. Teekotid paigutati uude minigrip-kotti, millele lisati kolm supilusikatäit silikageeli. Silikageeli kasutati mullaproovide kontrollitud kuivatamiseks, vältimaks niiskuse säilimist, mis võiks mõjutada analüüsitulemusi. Proovide kogumise varustus steriliseeriti iga mullaproovi järel või kasutati ühekordseid vahendeid.

2.3 Molekulaarsed meetodid

DNA eraldati 5 grammist mullast ning selleks kasutati DNeasy PowerMax Soil Kit (10) eralduskomplekti (Qiagen, Germany). Mullaseente sekventsede amplifitseerimiseks teostati polümeraasi ahelreaktsioon (PCR) praimeritega ITS7 (5'-GTGARTCATCGAATCTTTG-3'):ITS7_o (5'-GTGAATCATCRAATYTTTG-3') (Ihrmark et al., 2012; Kohout et al., 2014) ja ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') (White et al., 1990). ITS7_o (modifitseeritud ITS7) kasutati AM-seente sugukondade paremaks amplifitseerimiseks. Esimene PCR viidi läbi amplikoni spetsiifiliste praimeritega koos illumina Nextera XT sekveneerimise adapteritega (Illumina matriitsahela praimer adapter: (5'-TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAG-3'); Illumina mahajääva ahela praimer adapter:(5'-GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAG-3').

Esimese PCR reaktsioonisegu sisaldas 12.5 µl KAPA HiFi Hotstart PCR segu; 1.0 µl mõlemast 10 µM praimerist; 6 µl DNA lahust ning seejärel lisati MilliQ vett kuni segu maht oli 25 µl. PCR programm oli järgnev: DNA denatureerimine 95°C juures 3 minutit, Sellele järgnes 40 tsüklit (95°C juures 30 sekundit, 55°C juures 30 sekundit, 72°C juures 30 sekundit) ning lõpuks 72°C juures 5 minutit. Teine PCR viidi läbi Nextera XT indeks adapteritega, mis võimaldavad anda igale proovile unikaalse koodi. Selle abil saab peale sekveneerimist tuvastada millisest proovist amplikon pärineb. PCR reaktsioonisegu sisaldas 15 µl KAPA HiFi Hotstart PCR segu; 5 µl of Nextera XT indeks 1 Praimer (N7xxx) ja 5 µl of Nextera XT indeks 2 Praimer (E5xxx); 5 µl DNA lahust (10 ng µl⁻¹) seejärel lisati MilliQ vett kuni segu maht oli 30 µl. Teine PCR programm oli järgnev: DNA denatureerimine 95°C juures 3 minutit, 7 tsüklit (95°C juures 30 sekundit, 55°C juures 30 sekundit, 72°C juures 30 sekundit) ning 72°C juures 5 minutit. Peale PCR-i proovid puhastati kasutades Agencourt AMPure XP puhastuskiti. Seejärel toimus sekveneerimine Illumina Miseq platvormil, kasutades 2 x 300 bp *paired-end* sekveneermismeetodit.

Üldeukarüootide (18S rRNA geen) sekvenside amplifitseerimiseks teostati samad toimingud, mis mullaseente puhul, kuid erines esimese PCR-i tsüklite arv (40->35) ning kasutati üldeukarüootidele omaseid primereid SSU_F574 (5'-GCGGTAATTCAGCTCCAA-3') ja SSU_R952 (5'-TTGGCAAATGCTTTCGC-3') (Hadziavdic et al., 2014).

PCR, puhastus ja sekveneerimisteenus Illumina MiSeq tehnoloogia abil viidi läbi biotehnoloogia ettevõttes Asper Biogene (Tartu, Eesti)

2.4 Bioinformaatiline andmetöötlus

Bioinformaatiline andmetöötlus teostati programmis gDAT (Vasar et al., 2021). Illumina 2 x 300 ap (aluspaari) pikkused paarisjärjestused olid demultipleksitud 72 prooviks. Mullaseente andmestik koosneb 2x6 071 744 paarisjärjestusest ja üldeukarüootide andmestik koosneb 2 x 4 900 856 paarisjärjestusest. Demultipleksitud järjestustel kontrolliti õigete praimerjärjestuste olemasolu, lubades mõlemasse praimeripaari vähemalt ühest nukleotiidi viga. Kontrollitud järjestuspaaride keskmine nukleotiidi kvaliteet kogu järjestuspikkuse peale peab olema vähemalt 30. Alles jäänud järjestuspaarid kombineeriti kokku FLASH programmiga (v1.2.10, (Magoč & Salzberg, 2011)) kasutades algsätteid (kattuvuse pikkuse vähemalt 10 ap ja identisust vähemalt 75%). Potentsiaalsed kimäärjärjestused tuvastati ning eemaldati analüüsist

kasutades programmi vsearch (v2.14.2, (Rognes et al., 2016)) koos algsätetega. Mullaseente kimääride tuvastamiseks kasutati UNITE andmebaasi (v10,(Abarenkov et al., 2024)) ja üldeukarüootide puhul kasutati *de novo* meetodit. Allesjäänud kimäärivabadele järjestustele määrati taksonoomiline vaste, kasutades BLAST+ (v2.5.0, (Camacho et al., 2009)) otsingut. Järjestused klasterdati (OTU - taksonoomiline üksus) vsearch programmi (v2.14.2, (Rognes et al., 2016)), kasutades 97% identsust. Mullaseente üheliikmelised klastrid ja üldeukarüootide alla 10-liikmelised klastrid eemaldati analüüsist. Mullaseened määrati vastu UNITE andmebaasi (v10, (Abarenkov et al., 2024)) ja üldeukarüootid määrati vastu GenBank andmebaasi (Sayers et al., 2024). Iga klasteri puhul kasutati määrangu sisendjärjestuseks enimesinevat klasterliiget. Mõlema määrangu puhul kasutati BLAST+ filtrina 80% joonduse pikkust. Mullaseened määrati 97% identsuse puhul liigi tasemeni ja 95% identsuse puhul perekonna tasemeni. Edasises andmeanalüüsis kasutatakse Mullaseente andmestiku puhul OTU-de asemel SH-sid (liigihüpoteese, (Kõljalg et al., 2013)). Mullaseente liigihüpoteesidele kinnitati külge FungalTraits andmebaasi abil funktsionaalsed rühmad (Põlme et al., 2020). Üldeukarüootid määrati 100 parima BLAST+ tulemuse alusel vähemalt 51% enamesinenud ühise esivanema (LCA - lowest common ancestor) taksonoomilise määratluse kaudu.

2.5 Andmeanalüüs

Andmeanalüüs viidi läbi programmi R abil (R Core Team, 2023) liigirikkuse ja mitmekesisuse sõltuvuse selgitamiseks põllumajanduspraktikatest ning mullakeemiast. Selleks kasutati lineaarseid segamudeli (LMM) funktsiooni lmer paketist lme4 (Bates et al., 2015), juhuslikuks faktoriks valiti katselapi asukoht väljal (Lisa 1), sest rühmitatud katse ülesehituses võivad proovid omavahel olla tugevas korrelatsioonis. Liigirikkus ja mitmekesisus arvutati, kasutades ekstrapoleeritud asümptootilist liigirikkust (edaspidi liigirikkust) ja Shannoni mitmekesisust (edaspidi mitmekesisus), kasutades paketi iNEXT (Chao et al., 2014). Mudelite eeldusi kontrolliti visuaalselt. Koosluste erinevuste visuaaliseerimiseks kasutati mitte-meetrilist mitmemõõtmelist skaleerimist (NMDS) kasutades funktsiooni metaMDS (pakett vegan (Oksanen et al., 2024)). NMDS mudel loeti sobivaks kui mudeli koormus (ingl. stress) oli väiksem kui 0,2. Koosluste võrdlemiseks erinevate töötluste vahel kasutati PERMANOVA koos 999 permutatsiooniga funktsiooni adonis2 (pakett vegan (Oksanen et al., 2024)).

3. Tulemused

Mullaseente ning -fauna liigirikkus ja mitmekesisus pikaajalise agrotehnika ja külvikordade võrdluskatse muldades. Seente liigirikkuse jaoks olid olulisemad faktorid viljelusviis ja viljavaheldus. Fauna puhul ei osutunud oluliseks viljelusviis, kuid olulisteks faktoriteks kujunesid viljavaheldus ning mullaharimisviis (Tabel 2).

Tabel 2. Kokkuvõttev tabel statistiliselt olulistest mõjudest mullaelustiku rühmadele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Erinevat värvi kolmnurgad viitavad olulistele erinevustele ning näitavad mõju suunda.

Faktor		Viljelusviis			Viljavaheldus			Mullaharimisviis	
Tase		Väetiseta mahe	Väetisega mahe	Tava	Teravilja	Tv-ristik	Tv-vahekultuur	Sügav	Pindmine
Rühm	Mullaseened	▲	▲	▼		▼	▲		
	AM-seened	▲	▲	▼	▲		▼	▼	▲
	Patogeensed seened					▼	▲		
	Saprootroofsed seened					▼	▲		
	kl <i>Chromadorea</i>				▼	▲	▼		

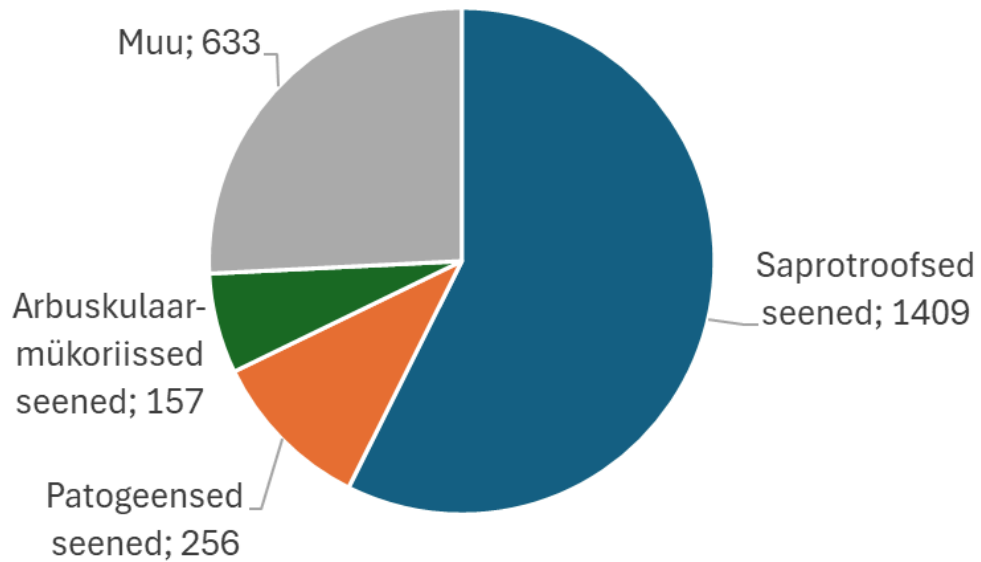
Faktor		Viljelusviis			Viljavaheldus			Mullaharimisviis	
Tase		Väetiseta mahe	Väetisega mahe	Tava	Teravilja	Tv-ristik	Tv-vahekultuur	Sügav	Pindmine
Rühm	Mullaseened				▲	▼	▲		
	AM-seened	▲	▲	▼		▲	▼	▼	▲
	Patogeensed seened	▼	▼	▲	▲	▼	▲		
	Saprootroofsed seened								
	kl <i>Chromadorea</i>							▲	▼
	kl <i>Enoplea</i>				▼		▲		

3.1 Seened

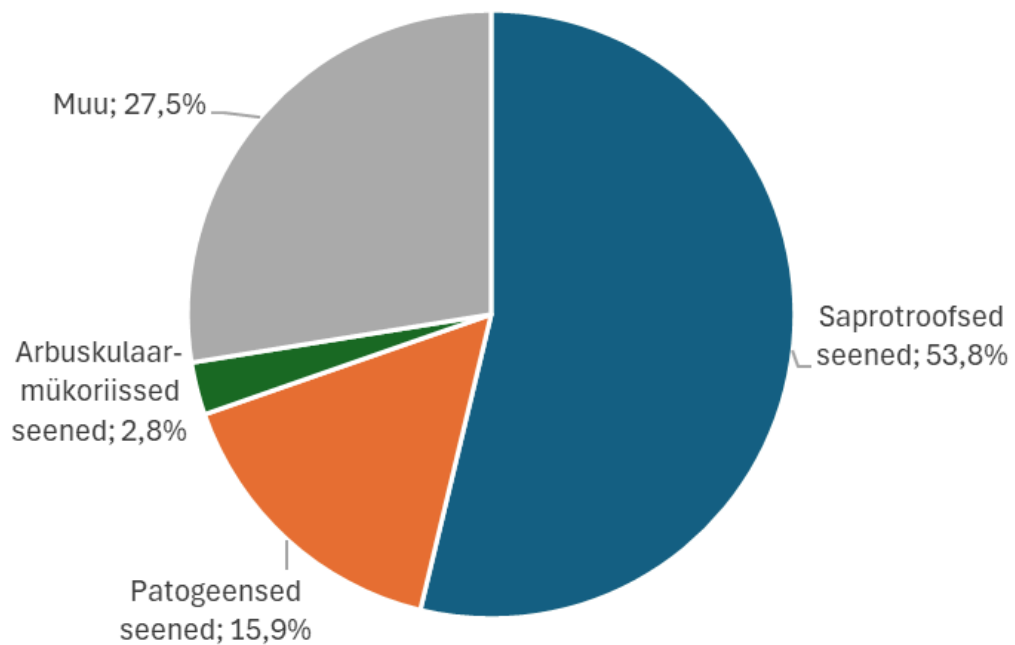
Bioinformaatilise andmetöötluse järel leiti 72-st mullaproovist kokku 2 521 536 seene sekventsi, mis jaotusid 2455 liigihüpooteesiks (LH). Keskmiselt esines ühes proovis 465 liigihüpooteesi.

Seened klassifitseeriti troofilisuse alusel kolme rühma: AM-seened, taimpatogeensed seened ning saprootroofsed seened. Saprootroofsed seened moodustasid kõikidest sekventsist 53,8% (joonis 1). Samuti olid saprootroofsed seened kõige arvukamalt esindatud liigihüpooteeside poolest – 1409 liigihüpooteesi, mis moodustas 57,3% kõikidest liigihüpooteesidest. Neile järgnesid patogeensed seened 256 LH-ga ning arbuskulaar-mükoriissed seened 157 LH-ga.

Vähem esinenud troofilised rühmad (loomparasiidid, endofüüdid, lihheniseerunud seened jm) paigutati rühma „Muu“ (joonis 2).



Joonis 1. Seente liigihüpeteside jaotumine troofilisuse põhjal.

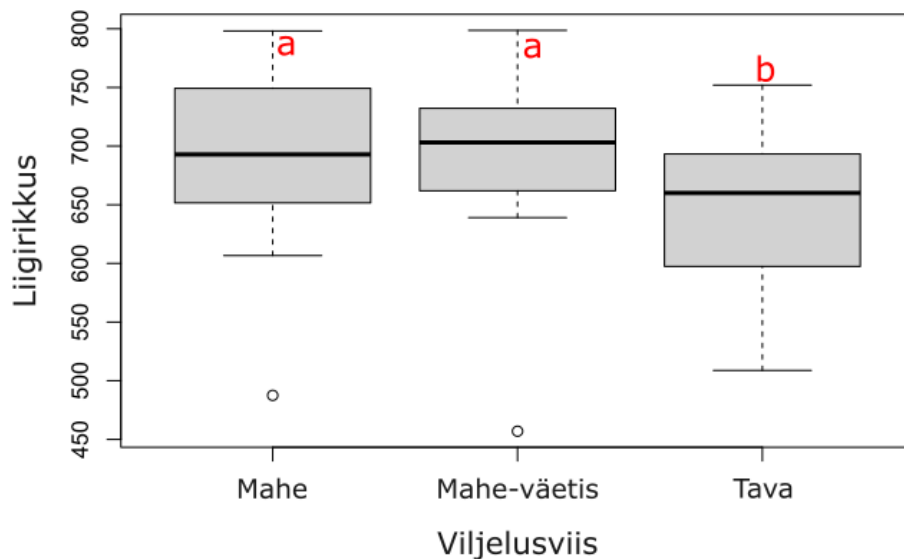


Joonis 2. Seente sekventsideside jaotumine troofilisuse põhjal.

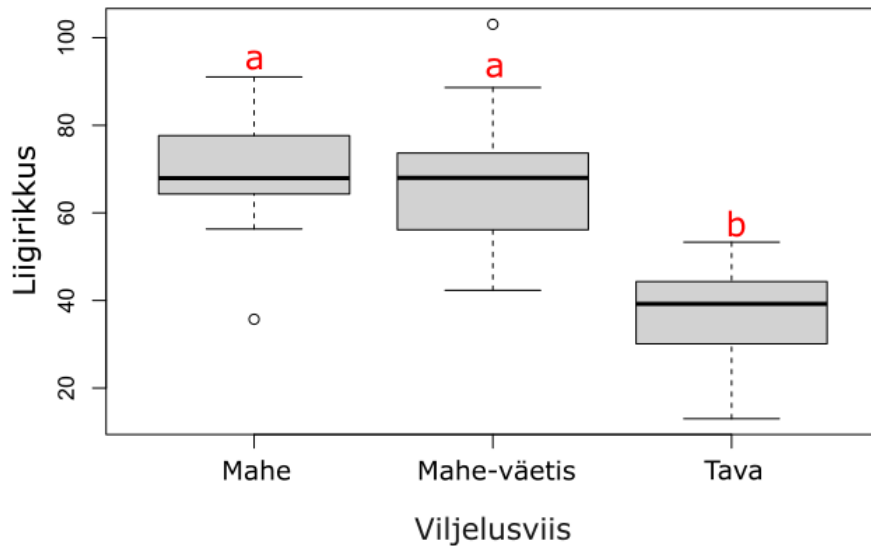
Viljelusviis

Mullaseente (joonis 3) ja arbuskulaarsete mükoriisaseente (AM-seente; joonis 4) liigirikkus oli suurem maheviljeluses ja maheviljeluses väetisega võrreldes tavaviljelusega.

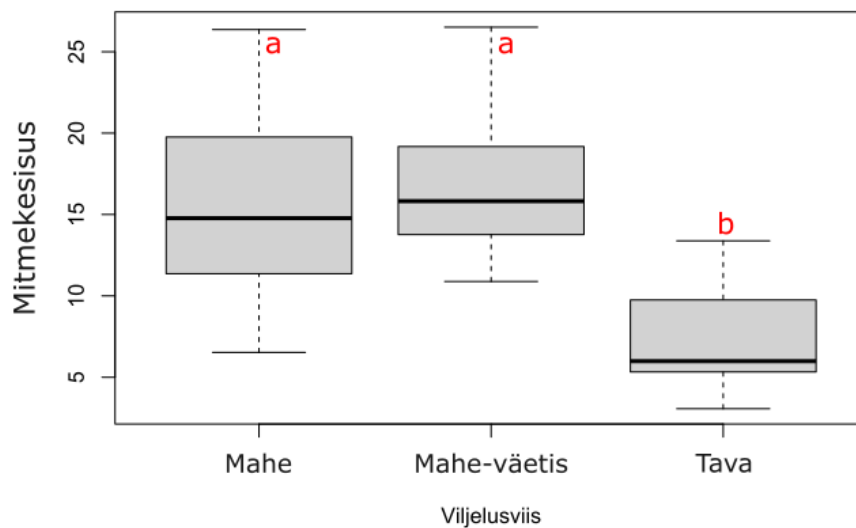
Sarnaselt liigirikkusele oli AM-seente Shannoni mitmekesisus samuti kõrgem maheviljeluses ja maheviljeluses väetisega, võrreldes tavaviljelusega (joonis 5). Patogeensete seente puhul ei mõjutanud viljelusviis nende liigirikust oluliselt, kuid sellel oli statistiliselt oluline mõju mitmekesisusele (joonis 6) – vastupidiselt AM-seentele oli patogeensete seente mitmekesisus kõrgem just tavaviljeluses ja madalam väetisega ja väetiseta maheviljeluses.



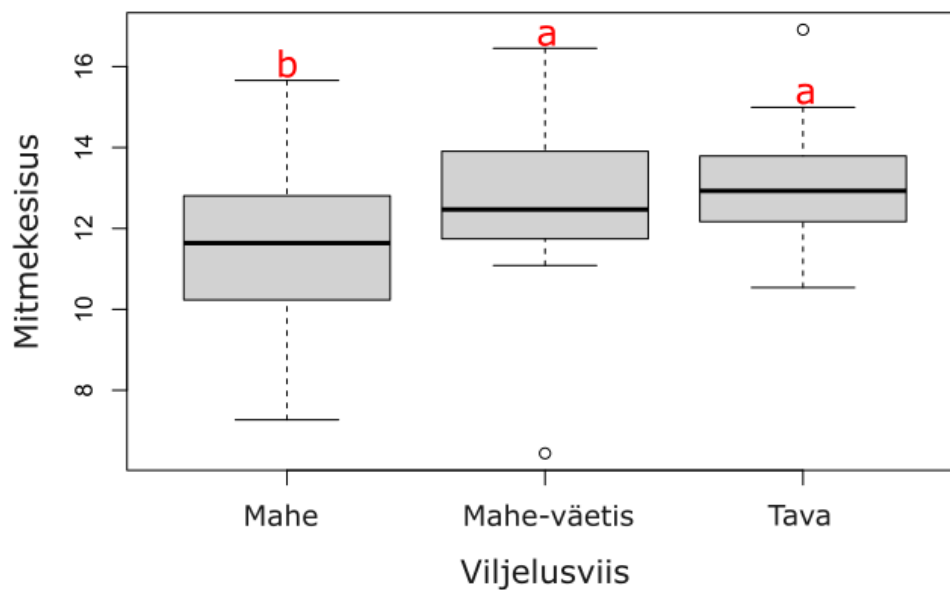
Joonis 3. Mullaseente liigirikkus erinevatel viljelusviisidel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljelusviis: Mahe - maheviljelus, Mahe-väetis - maheviljelus väetisega, Tava - tavaviljelus.



Joonis 4. Arbuskulaar-mükoriisete seente liigirikkus erinevatel viljelusviisidel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljelusviis: Mahe - väetamata maheviljelus, Mahe-väetis - maheviljelus väetisega, Tava - tavaviljelus.



Joonis 5. Arbuskulaar-mükoriisete seente Shannoni mitmekesisus viljelusviisi põhjal. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljelusviis: Mahe - väetamata maheviljelus, Mahe-väetis - maheviljelus väetisega, Tava - tavaviljelus.



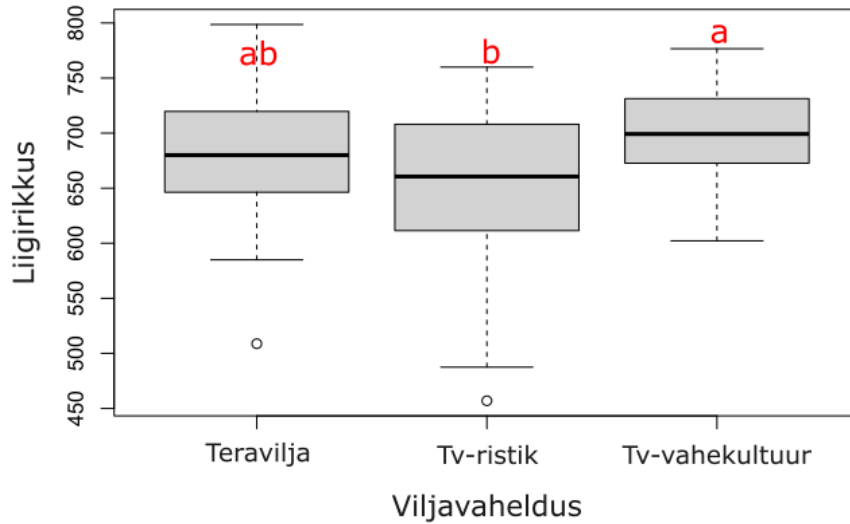
Joonis 6. Patogeensete seente Shannoni mitmekesisus erinevatel viljelusviisidel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljelusviis: Mahe - maheviljelus, Mahe-väetis - maheviljelus väetisega, Tava - tavaviljelus.

Viljavaheldus

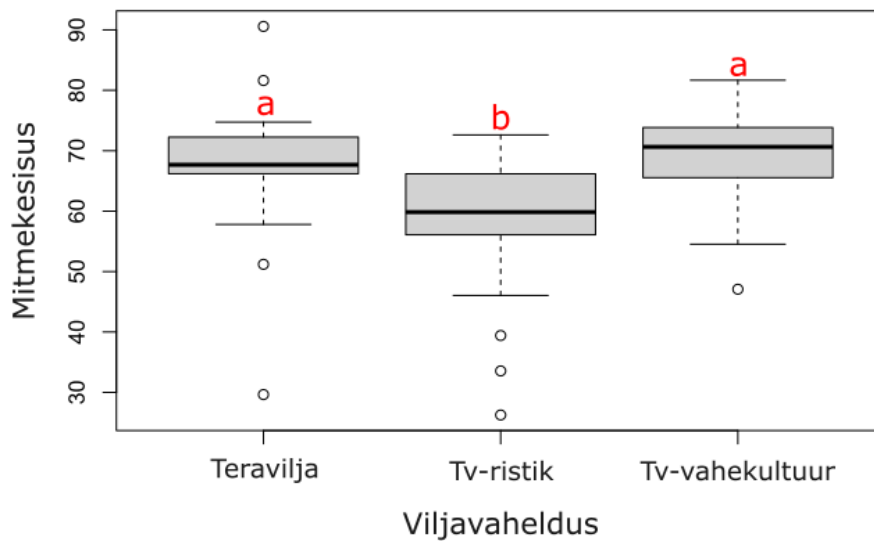
AM-seente liigirikkus oli oluliselt kõrgem teraviljade viljavahelduses võrreldes vahekultuuride kasutamisega (joonis 9). Samas ei erinenud teravilja-ristiku viljavaheldus oluliselt teistest tööstlustest. Mulla- (joonis 7), patogeensete (joonis 12) ja saprotroofsete (joonis 11) seente puhul oli liigirikkus kõrgem vahekultuuridega viljavahelduses ning madalam, kui viljavahelduses oli kasutusel ristik.

Viljavahelduses, kus kasutati teraviljade või vahekultuuridega viljavaheldust, oli mullaseente (joonis 8) ja patogeensete seente (joonis 13) mitmekesisus kõrgem ning madalam kui viljavahelduses oli sees ristik.

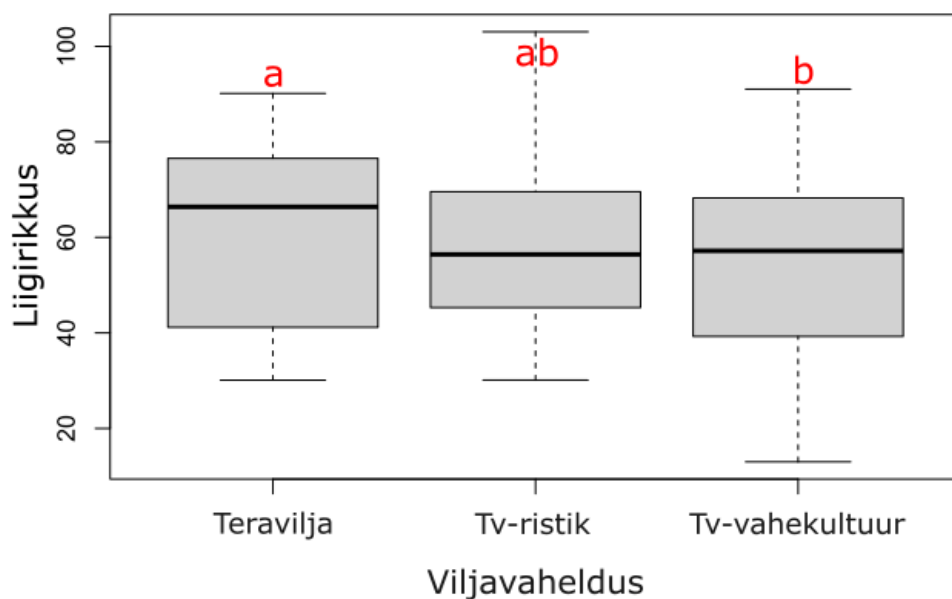
AM-seente puhul oli madalam mitmekesisus vahekultuuridega viljavahelduses ning kõrgem mitmekesisus kui viljavahelduses oli kasutusel ristik (joonis 10).



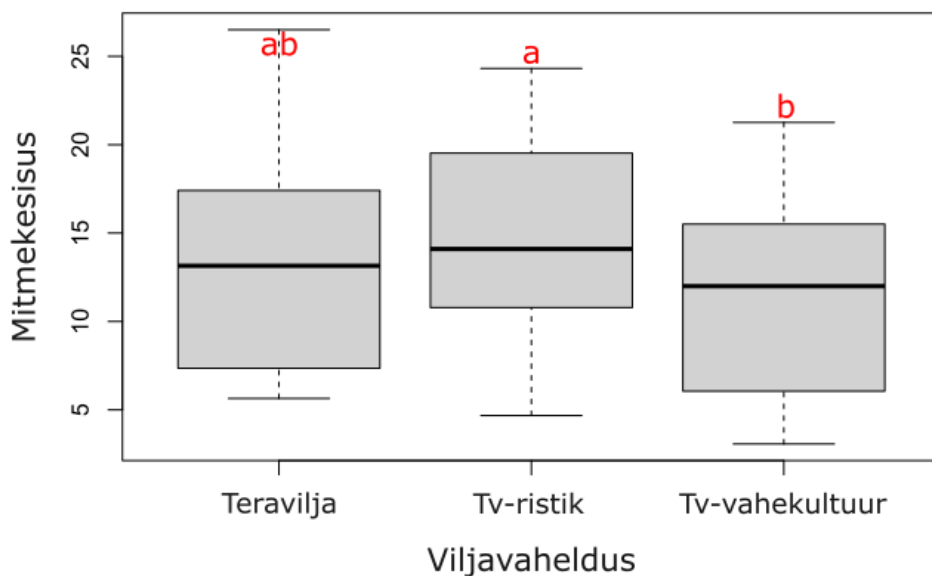
Joonis 7. Mullaseente liigirikkus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.



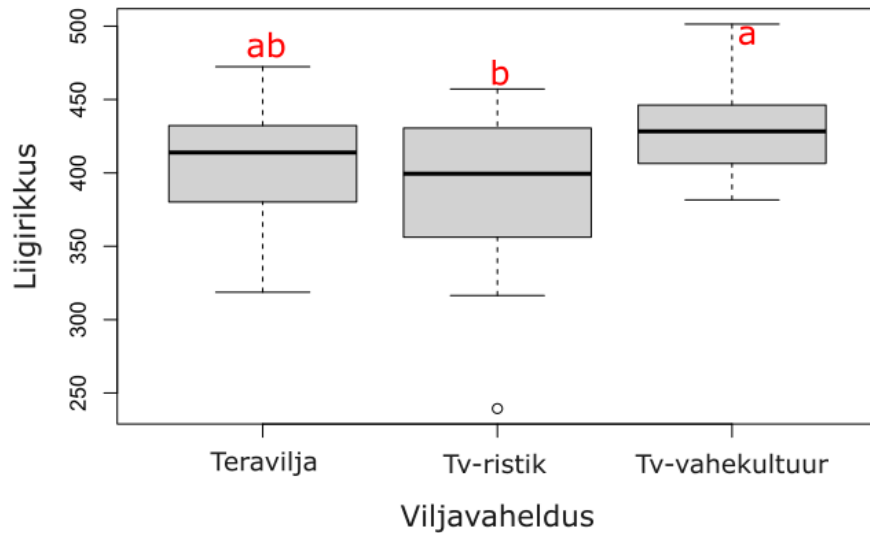
Joonis 8. Mullaseente shannoni mitmekesisus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.



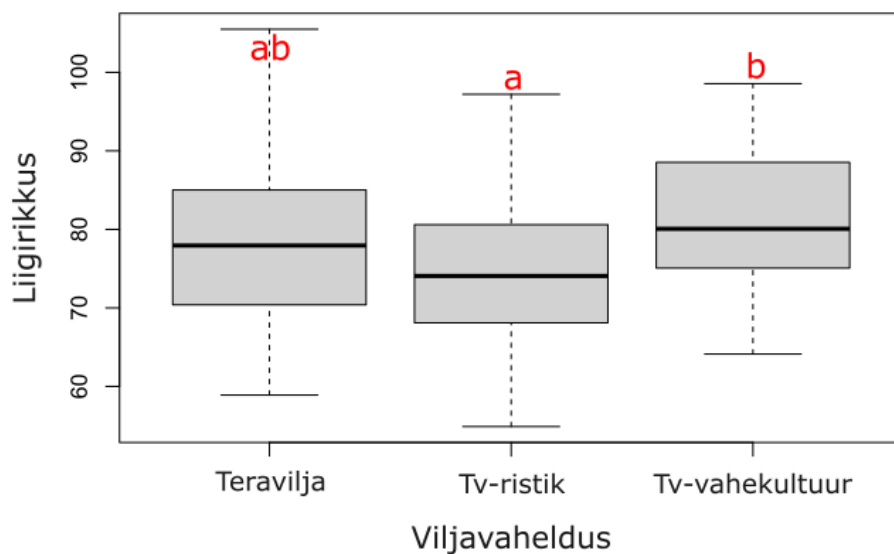
Joonis 9. AM-seente liigirikkus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.



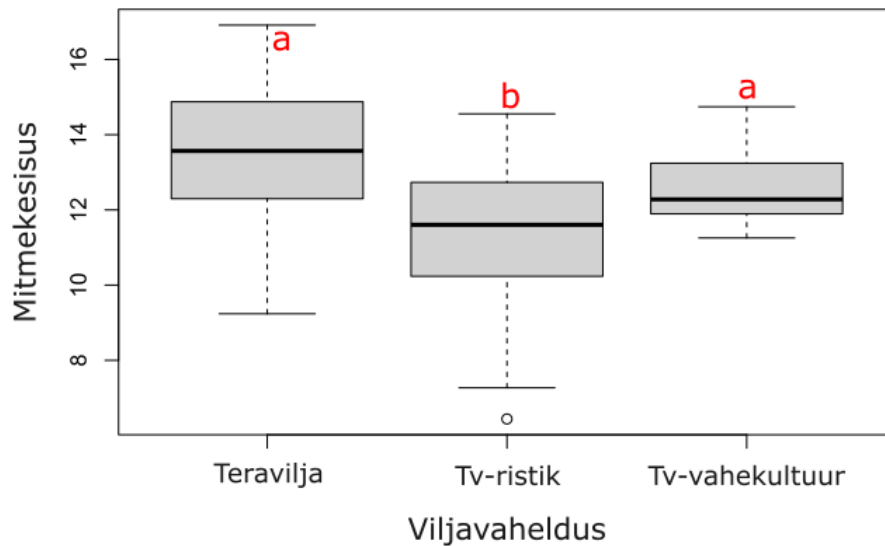
Joonis 10. Arbuskulaar-mükoriisete seente Shannoni mitmekesisus viljavahelduse põhjal. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.



Joonis 11. Saprotroofsete seente liigirikkus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.



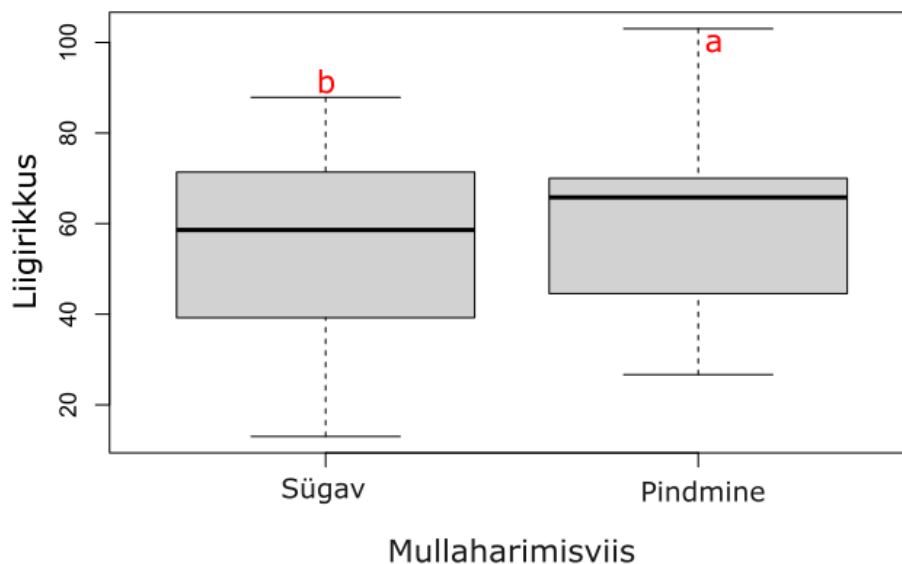
Joonis 12. Patogeensete seente liigirikkus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.



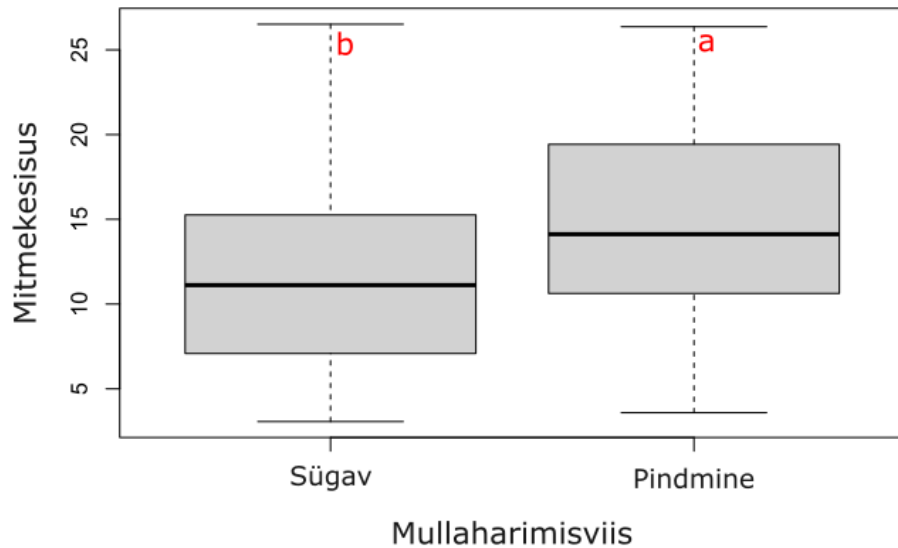
Joonis 13. Patogeensete seente Shannoni mitmekesisus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.

Mullaharimisviis

Mullaharimisviisi puhul osutus mõju oluliseks AM-seentele, kus pindmisel mullaharimisviisil oli suurem liigirikkus (joonis 14) ja mitmekesisus (joonis 15).



Joonis 14. Arbuskulaar-mükoriisete seente liigirikkus mullaharimisviisi põhjal. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test).

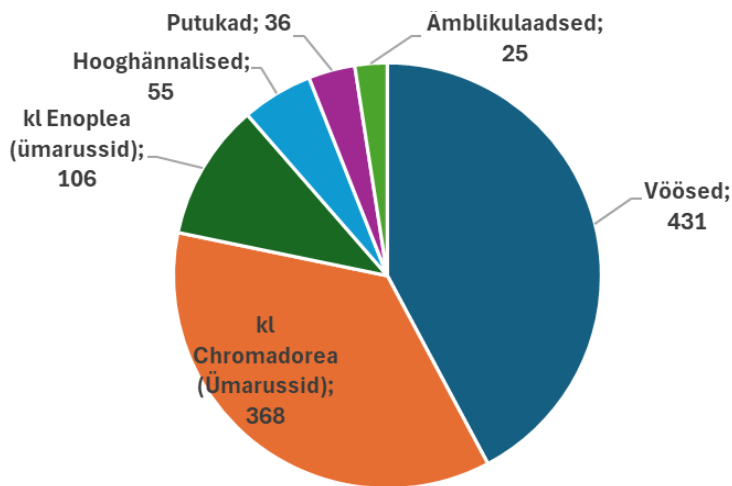


Joonis 15. Arbuskulaar-mükoriisete seente Shannoni mitmekesisus mullaharimisviis põhjal. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test)

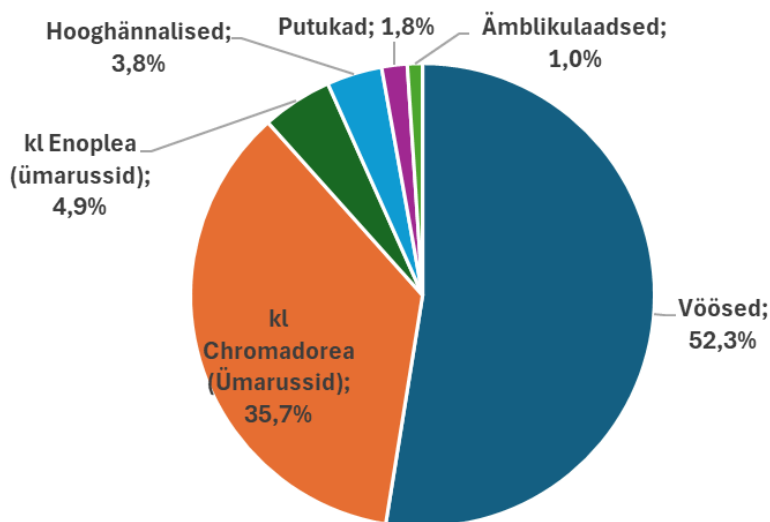
3.2 Fauna

Bioinformaatilise andmetöötluse järel leiti 72-st mullaproovist kokku 217 839 looma sekvensi, mis jaotusid 1031 taksonoomiliseks üksuseks (OTU). Keskmiselt esines ühes proovis 88 OTU-t.

Bioinformaatilise andmetöötluse järel tuvastatud üldeukarüoodid määrati statistilises andmeanalüüsis kasutatavateks rühmadeks taksonoomilise klassi alusel. Vöosed (kl *Clitellata*) moodustasid kõikidest sekvensidest 52,3% (joonis 17). ning olid esindatud 431 OTU-ga. Neile järgnes ümarusside klass *Chromadorea* moodustades 35,7% kõikidest sekvensidest ja olles esindatud 368 OTU-ga (joonis 16).



Joonis 16. Fauna OTU-de jaotus taksonoomiliste klasside põhjal

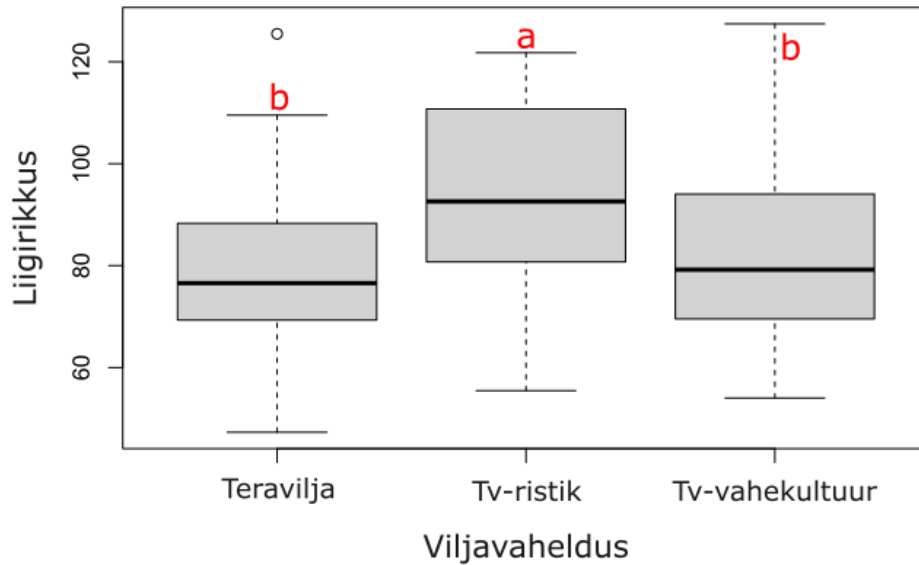


Joonis 17. Fauna sekventsides jaotus taksonoomiliste klasside põhjal.

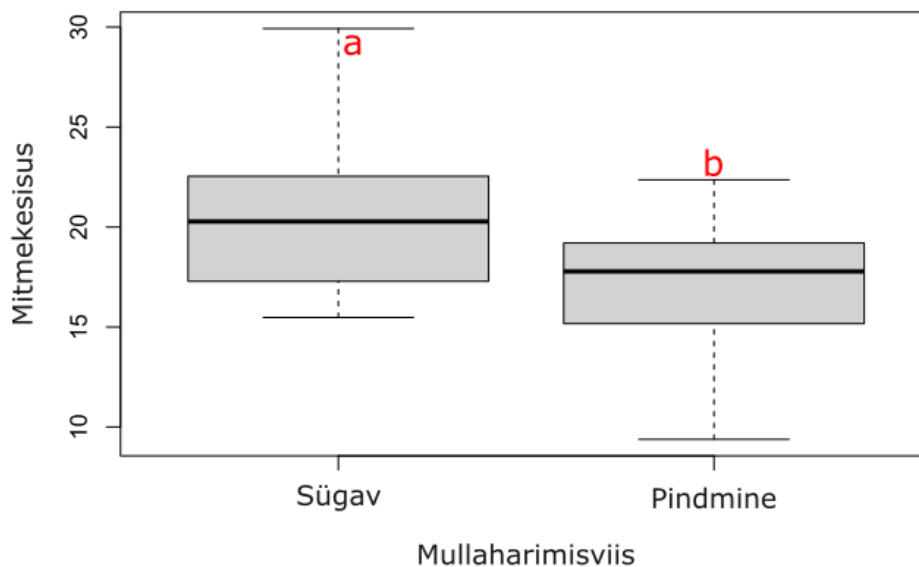
Klassi *Chromadorea* kuuluvate ümarusside liigirikkus oli kõrgem teraviljade ja teravilja-vahekultuuri viljavahelduses ning madalaim, kui viljavahelduses oli sees ristik (joonis 18).

Klassi *Chromadorea* kuuluvate ümarusside mitmekesisus oli oluliselt madalam pindmise mullaharimisviisi puhul (joonis 19).

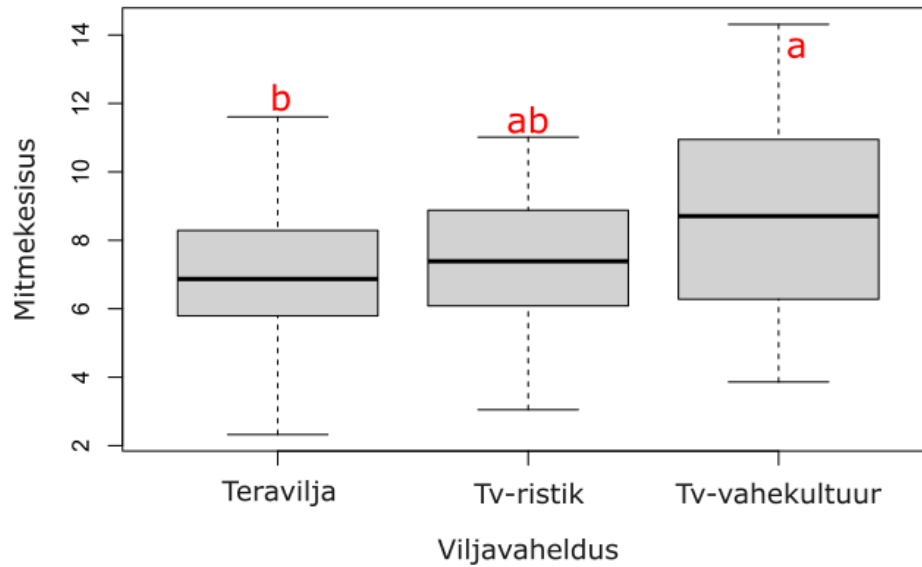
Klassi *Enoplea* kuuluvate ümarusside mitmekesisus oli suurim vahekultuuridega viljavahelduses ning madalaim teraviljade viljavahelduses (joonis 20).



Joonis 18. Klassi *Chromadorea* kuuluvate ümarusside liigirikkus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.



Joonis 19. Klassi *Chromadorea* kuuluvate ümarusside Shannoni mitmekesisus erinevatel mullaharimisviisidel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test).



Joonis 20. Klassi *Enoplea* kuuluvate ümarusside mitmekesisus erinevatel viljavaheldustel. Erinevad tähed viitavad olulistele erinevustele ($p < 0.05$, ANOVA, Tukey HSD test). Ristteljel on viljavaheldus: Teravilja - teraviljade viljavaheldus, Tv-ristik - teraviljade-punase ristiku viljavaheldus, Tv-vahekultuur - teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.

3.3 Kooslused

Mullaseente ja loomade koosluste variatsiooni selgitamisel oli kõige olulisemaks faktoriks viljavahelduse tüüp. Teised faktorid olid olulised vaid üksikute organismirühmade jaoks. Mullaharimisviis ei osutunud oluliseks faktoriks seente koosluste varieeruvuse selgitamisel (Tabel 3).

Tabel 3. Organismirühmade koosluste variatsioonide selgitused erinevate faktorite põhjal ($p < 0.05$).

	Viljelusviis	Viljavaheldus	Mullaharimisviis
Mullaseened	5% ($p < 0.01$) .	16,4% ($p < 0.001$)	
AM-seened		17% ($p < 0.001$).	
Patogeensed seened	7% ($p < 0.01$).	19,8% ($p < 0.001$)	
Saprotroofsed seened	4,7% ($p < 0.05$)	15,9% ($p < 0.001$)	
Fauna		6% ($p < 0.001$)	2.7% ($p < 0.5$)
Collembola		4,9% ($p < 0.01$)	
Chromadorea	7,1% ($p < 0.01$)	10,7% ($p < 0.001$)	4,4% ($p < 0.01$)
Enoplea		7,6% ($p < 0.001$)	

4. Arutelu

Käesolevas töös uuriti erinevate taastava põllumajanduse praktikate nagu maheviljeluse printsiipide rakendamise, mitmekesise viljavahelduse ja mullahäiringute vähendamise mõju mulla seente ja fauna mitmekesisusele. Kahte mitmekesisuse komponenti, liigirikkust ja Shannoni mitmekesisust, uuriti seente puhul troofilise kuuluvuse alusel ning mulla fauna puhul taksonoomilise klassi põhjal. Tulemustest ilmneb, et kõik kolm katsefaktorit olid mõne uuritud organismirühma jaoks olulised, kuid need faktorid erinesid organismirühmiti ning erinesid ka mõju suunad. Fauna puhul mõjutasid katsefaktorid kuuest klassist ainult kaht taksonoomilist klassi: *Chromadorea* ning *Enoplea*.

Viljelusviisi mõju

Viljelusviisid olid katses esindatud kolme tasemega: tavaviljelus, kasutati mineraalväetiseid ja pestitsiide, maheviljelus maheväetisega ja väetamata maheviljelus. Üldiselt maheviljeluses leiduv kõrgem mulla orgaanilise aine sisaldust ja pestitsiidide vältimine toetab mitmekesisemat mullaelustiku (Lori et al., 2017). Vastupidiselt on leitud, et tavaviljeluses kasutatavad pestitsiidid ja mineraalväetised omavad üldiselt negatiivset mõju mullaelustiku ohtrusele ja mitmekesisusele (Geisseler & Scow, 2014).

Madalam mullaseente liigirikkus tavaviljeluses võib olla tingitud mineraalväetiste ja pestitsiidide kasutamisest. Sarnased tulemused on saadud Eestis, kus leiti, et sagedasem pestitsiidide ja mineraalväetiste kasutamine vähendab mullaseente liigirikkust (Vahter et al., 2022).

AM-seente liigirikkus ja mitmekesisus olid madalam tavaviljeluses. Seda võib põhjustada pestitsiidide ning mineraalväetiste kasutamine. Madalamat AM-seente liigirikkust tavaviljelus on täheldatud Eestis (Vahter et al., 2022) ja Euroopas (Tsiafouli et al., 2015).

Patogeensete seente mitmekesisus oli kõrgem tavaviljeluses. See võib olla tingitud madalamast AM-seente mitmekesisusest, kes on võimelised alla suruma patogeenseid seeni (Borowicz, 2001). Käesolevas töös ei mõjutanud viljelusviis fauna liigirikkust ega mitmekesisust.

Mullaharimisviisi mõju

Sügavam harimisviis võib põhjustada mullastruktuuri degradeerumist, mulla tihenemist, suurendada erosiooni ning vähendada mulla orgaanilist ainet (van Capelle et al., 2012).

Katses olid mullaharimisviisid esindatud kahe tasemega: sügav ja pindmine harimine.

Pindmine mullaharimisviis suurendas AM-seente liigirikkust ja mitmekesisust. Eeldame, et see on tingitud vähesematest mehhaanilisest häiringutest, mis lõhuvad seentehüüfe. Sarnaseid tulemusi on varem leitud Šveitsist (Säle et al., 2015), kus AM-seente liigirikkus ja mitmekesisus olid suuremad pindmise mullaharimise puhul. Samuti leidsid Bowles jt (2017), et vähem intensiivne mullaharimine suurendab AM-seente taksonoomilist rikkust 11% võrra (Bowles et al., 2017).

Sügav mullaharimisviis suurendas ka klassi *Chromadorea* kuuluvate ümarusside mitmekesisust. Kuna käesoleva töö andmetes olid klassi *Chromadorea* esindajad peamiselt bakterivoorid või taimeparasiidid, võib eeldada, et suurem mitmekesisus suuremate häiringute puhul on tingitud ümarusside toidu võrgustiku nihkumisest seente-põhiselt vähem stabiilse bakteritel põhineva toiduvõrgustikuni. van Capelle jt (2012) leidsid, et ümarusside-põhised indikaatorid kinnitavad, et mullatervis ja agroökosüsteemi stabiilsust saab tõsta, kasutades vähem intensiivseid mullaharimisviise. Euroopas on leitud, et mõned mullaharimisviisid mõjuvad positiivselt teatud organismide taksonitele, ja funktsionaalsetele rühmadele, kuid ükski mullaharimisviis ei toeta kõiki funktsionaalselt olulisi liikmed mullakoosluses (van Capelle et al., 2012).

Viljavahelduse mõju

Vahekultuuride kaasamine külvikorda põhikultuuride vahelisel ajal võib suurendada mulla süsiniku- ja lämmastikuisaldust (McDaniel et al., 2014).

Viljavaheldused esindatud kolme tasemega: Teraviljade viljavaheldus, teraviljade ja punase ristiku viljavaheldus ning teraviljade-herne viljavaheldus vahekultuuridega.

Vahekultuuridega viljavahelduses oli mullaseente liigirikkus kõrgem kui ristikuga viljavahelduses. See võib olla tingitud suuremast liigirikkusest saprotroofsete ja patogeensete seente kooslustes.

Vahekultuuridega viljavahelduses ja teraviljade viljavahelduses oli mullaseente mitmekesisus kõrgem kui ristikuga viljavahelduses. Ristiku kasvatamisest tingitud suurenema mulla lämmastiku mõju seente kooslustele on täheldatud ka Inglismaal (Detheridge et al., 2016).

Vahekultuuridega viljavahelduses oli saprotroofsete seente liigirikkus kõrgem kui ristikuga viljavahelduses. See võib olla tingitud saprotroofsetele seentele saadava orgaanilise aine suuremast kogusest kuna põhikultuuride vahelisel ajal kasvatati seal vahekultuure ning lagundamiseks saadav orgaaniline aine oli omadustelt erinevam kuna teraviljade ja ristiku viljavahelduses kasvatati külvikorra jooksul nelja erinevat kultuuri(kaer, punane ristik, talinisu, suvinisu) ning teraviljade viljavahelduses vahekultuuridega kasvatati 6 erinevat kultuuri(kaer, hernes, talinisu, suvinisu, põldrõigas, valge sinep, õlirõigas).

Patogeensete seente liigirikkus oli vahekultuuridega viljavahelduses kõrgem kui ristikuga viljavahelduses. Patogeensete seente mitmekesisus oli vahekultuuridega ja teravilja viljavahelduses kõrgem kui ristikuga viljavahelduses - peremeestaimed, elusad juured. Patogeensete seente kõrgem liigirikkus ja mitmekesisus vahekultuuridega viljavahelduses võib olla põhjustatud suuremast biomassist ning erinevatest peremeestaimedest. Kuigi tuleb märkida, et vahekultuuridega viljavahelduses kasvatati ristõielisi, mida on kirjanduses seostatud patogeensete seente allasurumisega (Vukicevich et al., 2016).

Vahekultuuridega viljavahelduses oli AM-seente liigirikkus ja mitmekesisus madalam. See erineb eelnevalt saadud tulemustest (Jansa et al., 2006), kus leiti, et mitmekesisem viljavaheldus suurendab AM-seente mitmekesisust. Käesolevas töös saadud madalam mitmekesisus võib olla selgitatav vahekultuurina kasvatatud ristõieliste kaudu, kes ei loo AM-seentega sümbioosi (Sharma et al., 2023).

Vastupidiselt seentele suurendas ristikuga viljavaheldus klassi *Chromadorea* liigirikkust. Kuna käesoleva töö andmetes olid klassi *Chromadorea* esindajad peamiselt bakterivoorid või taimeparasiidid, võib eeldada, et ristiku mõju mulla lämmastiksisaldusele elavdas bakterite aktiivsust. Bakterivoorsete ümarusside ohtruse suurenemist suurema mulla lämmastiksisalduse juures on katseliselt näidatud (Q. Zhou et al., 2023).

Samuti oli klassi *Enoplea* mitmekesisus kõrgem vahekultuuridega viljavahelduses võrreldes teraviljade viljavaheldusega. Kuna töö andmetes olid klassi *Enoplea* esindajad peamiselt röövtoidulised, võib eeldada, et vahekultuuride kasvatamine suurendas röövtoiduliste ümarusside saakorganismide arvukust.

Kokkuvõte

Eelmisest sajandist on põllumajanduslik taimekasvatuse väärtus oluliselt kasvanud, kuid see areng ei ole toimunud jätkusuutlikult. Veerand maailma mullast on tugevalt degradeerunud. Intensiivse põllumajanduse tõttu on langenud mulla elustiku elurikkus ning seetõttu on häiritud ka mitmed mulla poolt pakutavad ökosüsteemiteenused. Keskkonnateadlikkuse kasvades on suurenenud huvi jätkusuutlikumate põllumajanduspraktikate vastu. Üheks neist on taastav põllumajandus, mille eesmärgiks on elurikkuse soodustamise kaudu taastada taimede kasvu aluseks olevad looduslikud protsessid.

Käesolevas töös uuriti, kuidas erinevad taastava põllumajanduse praktikad mõjutavad mulla seente ja fauna liigirikkust ning mitmekesisust. Selgus, et ükski põllumajanduspraktika ei mõju kõigile organismirühmadele läbivalt positiivselt ja jätkusuutlikumate praktikate mõjud ei olnud universaalsed kõikidele organismirühmadele. Samas olid mitmetel praktikatel positiivsed mõjud olulistele organismirühmadele. Seente elurikkusele mõjusid positiivselt maheviljeluse printsiipide rakendamine, kus ei kasutatud pestitsiide ega mineraalväetiseid. Samuti ilmnes, et mitmekesisem külvikord suurendab seente elurikkust. Pindmine mullaharimisviis suurendas arbuskulaar-mükoriisid seente elurikkust. Vahekultuuride kasutamine külvikorras oli üldjuhul positiivse mõjuga, kuid AM-seeni silmas pidades võiksid need rohkem sisaldada mükoriisid taimeliike.

Jätkusuutlikumate põllumajanduspraktikate kasutamine võib Eesti muldades mõjuda seente ja fauna elurikkusele hästi ning seeläbi parandada ökosüsteemiteenuste toimimist. Kuigi leidsime, et mulla elurikkus oli taastava põllumajanduse praktikate rakendamisel üldjuhul kõrgem, tuleb tulevikus täiendavalt uurida elurikkuse mõju mulla funktsioonidele ja nendega seotud ökosüsteemiteenustele.

Summary

Since the previous century, the value of agricultural crop production has significantly increased. However, this development has not occurred sustainably. Approximately one-quarter of the world's soils are severely degraded. Intensive agricultural practices have led to a decline in soil biodiversity, thereby disrupting several ecosystem services provided by soils. With rising environmental awareness, interest in more sustainable agricultural practices has grown. One such approach is regenerative agriculture, which aims to restore the natural processes essential for plant growth by promoting biodiversity.

This study investigates the effects of various regenerative agricultural practices on the species richness and diversity of soil fungi and fauna. The findings indicate that no single agricultural practice has universally positive effects across all organism groups. Nonetheless, several practices demonstrated beneficial impacts on key groups. For instance, fungal biodiversity was positively influenced by the application of organic farming principles, particularly the avoidance of pesticides and mineral fertilisers. Additionally, more diverse crop rotations were associated with increased fungal richness. Shallow tillage methods enhanced the diversity of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. The use of cover crops generally had a positive effect, although their impact on AM fungi could be improved by incorporating more mycorrhizal plant species.

The adoption of more sustainable agricultural practices in Estonia has the potential to enhance the biodiversity of soil fungi and fauna, thereby improving the functioning of ecosystem services. Although the study found that soil biodiversity was generally higher under regenerative practices, further research is needed to elucidate the specific effects of biodiversity on soil functions and the ecosystem services they support.

Kasutatud Kirjandus

- Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Taylor, A. F., May, T. W., Frøslev, T. G., Pawlowska, J., Lindahl, B., Põldmaa, K., Truong, C., & others. (2024). The UNITE database for molecular identification and taxonomic communication of fungi and other eukaryotes: Sequences, taxa and classifications reconsidered. *Nucleic Acids Research*, 52(D1), D791–D797.
- Abiven, S., Menasseri, S., Angers, D., & Leterme, P. (2007). Dynamics of aggregate stability and biological binding agents during decomposition of organic materials. *European Journal of Soil Science*, 58(1), 239–247.
- Adhikari, K., & Hartemink, A. E. (2016). Linking soils to ecosystem services—A global review. *Geoderma*, 262, 101–111.
- Alvarez, R. (2005). A review of nitrogen fertilizer and conservation tillage effects on soil organic carbon storage. *Soil Use and Management*, 21(1), 38–52.
- Anderson, J., Huish, S., Ineson, P., Leonard, M., & Splatt, P. (1985). *Interactions of invertebrates, micro-organisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soils*.
- Anderson, P. K., Cunningham, A. A., Patel, N. G., Morales, F. J., Epstein, P. R., & Daszak, P. (2004). Emerging infectious diseases of plants: Pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(10), 535–544.
- Anthony, M. A., Bender, S. F., & van der Heijden, M. G. (2023). Enumerating soil biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(33), e2304663120.
- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57(1), 233–266.
- Baldivieso-Freitas, P., Blanco-Moreno, J. M., Gutiérrez-López, M., Peigné, J., Pérez-Ferrer, A., Trigo-Aza, D., & Sans, F. X. (2018). Earthworm abundance response to conservation agriculture practices in organic arable farming under Mediterranean climate. *Pedobiologia*, 66, 58–64.
- Banfield, J. F., Barker, W. W., Welch, S. A., & Taunton, A. (1999). Biological impact on mineral dissolution: Application of the lichen model to understanding mineral weathering in the rhizosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(7), 3404–3411.
- Bardgett, R. D., & Van Der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505–511.
- Barrios, E. (2007). Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64(2), 269–285.
- Barrios, E., Kwesiga, F., Buresh, R., Coe, R., & Sprent, J. (1998). Relating pre-season soil nitrogen to maize yield in tree legume-maize rotations. *Soil Science Society of America Journal*, 62(6), 1604–1609.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Bedolla-Rivera, H. I., Negrete-Rodríguez, M. de la L. X., Gámez-Vázquez, F. P., Álvarez-Bernal, D., & Conde-Barajas, E. (2023). Analyzing the impact of intensive agriculture on soil quality: A systematic review and global meta-analysis of quality indexes. *Agronomy*, 13(8), 2166.
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., Malézieux, E., Seufert, V., & Makowski, D. (2021). Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Global Change Biology*, 27(19), 4697–4710.
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M. J., & Bakker, P. A. H. M. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17(8), 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Berg, M. P., Stoffer, M., & van den Heuvel, H. H. (2004). Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes. *Pedobiologia*, 48(5–6), 589–601.
- Bilde, T., Axelsen, J. A., & Toft, S. (2000). The value of Collembola from agricultural soils as

- food for a generalist predator. *Journal of Applied Ecology*, 37(4), 672–683.
- Blouin, M., Hodson, M. E., Delgado, E. A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K. R., Dai, J., Dendooven, L., Pérès, G., Tondoh, J., & others. (2013). A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science*, 64(2), 161–182.
- Bockus, W., & Shroyer, J. (1998). The impact of reduced tillage on soilborne plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 36(1), 485–500.
- Bongers, T., & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(6), 224–228.
- Bongiorno, G., Bodenhausen, N., Bünemann, E. K., Brussaard, L., Geisen, S., Mäder, P., Quist, C. W., Walser, J.-C., & de Goede, R. G. (2019). Reduced tillage, but not organic matter input, increased nematode diversity and food web stability in European long-term field experiments. *Molecular Ecology*, 28(22), 4987–5005.
- Borowicz, V. A. (2001). Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant–pathogen relations? *Ecology*, 82(11), 3057–3068.
- Borrelli, P., Robinson, D. A., Fleischer, L. R., Lugato, E., Ballabio, C., Alewell, C., Meusburger, K., Modugno, S., Schütt, B., Ferro, V., & others. (2017). An assessment of the global impact of 21st century land use change on soil erosion. *Nature Communications*, 8(1), 2013.
- Bowles, T. M., Jackson, L. E., Loeher, M., & Cavagnaro, T. R. (2017). Ecological intensification and arbuscular mycorrhizas: A meta-analysis of tillage and cover crop effects. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1785–1793.
- Brussaard, L., De Ruiter, P. C., & Brown, G. G. (2007). Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(3), 233–244.
- Camacho, C., Coulouris, G., Avagyan, V., Ma, N., Papadopoulos, J., Bealer, K., & Madden, T. L. (2009). BLAST+: Architecture and applications. *BMC Bioinformatics*, 10, 1–9.
- Canfield, D. E., Glazer, A. N., & Falkowski, P. G. (2010). The evolution and future of Earth's nitrogen cycle. *Science*, 330(6001), 192–196.
- Castaño-Meneses, G., Palacios-Vargas, J. G., & Cutz-Pool, L. Q. (2004). Feeding habits of Collembola and their ecological niche. *Anales Del Instituto de Biología. Serie Zología*, 75(1), 135–142.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T., Sander, E. L., Ma, K., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67.
- Chassain, J., Joimel, S., & Gonod, L. V. (2023). Collembola taxonomic and functional diversity in conventional, organic and conservation cropping systems. *European Journal of Soil Biology*, 118, 103530.
- Chen, X., Dunfield, K., Fraser, T., Wakelin, S., Richardson, A., & Condon, L. (2019). Soil biodiversity and biogeochemical function in managed ecosystems. *Soil Research*, 58(1), 1–20.
- Christensen, O. (1987). The effect of earthworms on nitrogen cycling in arable soil. *Proceedings of the 9th International Colloquium on Soil Zoology, Nauka, Moscow*, 106–118.
- Clemmensen, K., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R., Wardle, D., & Lindahl, B. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339(6127), 1615–1618.
- Coleman, D. C., Callahan, M. A., & Crossley Jr, D. (2017). *Fundamentals of soil ecology*. Academic press.
- Conant, R. T., Easter, M., Paustian, K., Swan, A., & Williams, S. (2007). Impacts of periodic tillage on soil C stocks: A synthesis. *Soil and Tillage Research*, 95(1–2), 1–10.
- Curtin, D., & Trolove, S. (2013). Predicting pH buffering capacity of New Zealand soils from organic matter content and mineral characteristics. *Soil Research*, 51(6), 494–502.
- Dalal, R., Allen, D., Wang, W., Reeves, S., & Gibson, I. (2011). Organic carbon and total nitrogen stocks in a Vertisol following 40 years of no-tillage, crop residue retention and nitrogen fertilisation. *Soil and Tillage Research*, 112(2), 133–139.

- Dawod, V., & FitzPatrick, E. (1993). Some population sizes and effects of the Enchytraeidae (Oligochaeta) on soil structure in a selection of Scottish soils. In *Soil structure/soil biota interrelationships* (pp. 173–178). Elsevier.
- De Vries, F. T., Thébault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M. A., Bjørnlund, L., Bracht Jørgensen, H., Brady, M. V., Christensen, S., De Ruiter, P. C., & others. (2013). Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(35), 14296–14301.
- Deacon, J. (1985). Decomposition of filter paper cellulose by thermophilic fungi acting singly, in combination, and in sequence. *Transactions of the British Mycological Society*, *85*(4), 663–669.
- Decaëns, T., Jiménez, J. J., Gioia, C., Measey, G., & Lavelle, P. (2006). The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology*, *42*, S23–S38.
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., Trivedi, C., Eldridge, D. J., Abades, S., Alfaro, F. D., Bastida, F., Berhe, A. A., Cutler, N. A., Gallardo, A., & others. (2020). Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, *4*(2), 210–220.
- Detheridge, A. P., Brand, G., Fychan, R., Crotty, F. V., Sanderson, R., Griffith, G. W., & Marley, C. L. (2016). The legacy effect of cover crops on soil fungal populations in a cereal rotation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *228*, 49–61. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.04.022>
- Didden, W. (1993). *Ecology of terrestrial Enchytraeidae*.
- FAO. 2023. Land use statistics and indicators 2000–2021. Global, regional and country trends. FAOSTAT Analytical Briefs Series No. 71. Rome.
- FAO. 2020. Emissions due to agriculture. Global, regional and country trends 2000–2018. FAOSTAT Analytical Brief Series No 18. Rome
- Fones, H. N., Bebbler, D. P., Chaloner, T. M., Kay, W. T., Steinberg, G., & Gurr, S. J. (2020). Threats to global food security from emerging fungal and oomycete crop pathogens. *Nature Food*, *1*(6), 332–342.
- Fonte, S., Hsieh, M., & Mueller, N. (2023). *Earthworms contribute significantly to global food production*. *Nat. Commun.* *14*, 5713.
- Franzuebbers, A. J. (2002). Water infiltration and soil structure related to organic matter and its stratification with depth. *Soil and Tillage Research*, *66*(2), 197–205.
- Fu, G., & He, Y. (2024). Responses of soil fungal and bacterial communities to long-term organic and inorganic nitrogenous fertilizers in an alpine agriculture. *Applied Soil Ecology*, *201*, 105498.
- Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erismann, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., Martinelli, L. A., Seitzinger, S. P., & Sutton, M. A. (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, *320*(5878), 889–892.
- Gardi, C., Jeffery, S., & Saltelli, A. (2013). An estimate of potential threats levels to soil biodiversity in EU. *Global Change Biology*, *19*(5), 1538–1548.
- Geisseler, D., & Scow, K. M. (2014). Long-term effects of mineral fertilizers on soil microorganisms—A review. *Soil Biology and Biochemistry*, *75*, 54–63.
- Gilbert, G. S., & Webb, C. O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(12), 4979–4983.
- Gillespie, A. W., Farrell, R. E., Walley, F. L., Ross, A. R., Leinweber, P., Eckhardt, K.-U., Regier, T. Z., & Blyth, R. I. (2011). Glomalin-related soil protein contains non-mycorrhizal-related heat-stable proteins, lipids and humic materials. *Soil Biology and Biochemistry*, *43*(4), 766–777.
- Gu, S., Wei, Z., Shao, Z., Friman, V.-P., Cao, K., Yang, T., Kramer, J., Wang, X., Li, M., Mei, X., & others. (2020). Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes. *Nature Microbiology*, *5*(8), 1002–1010.
- Hadziavdic, K., Lekang, K., Lanzen, A., Jonassen, I., Thompson, E. M., & Troedsson, C. (2014). Characterization of the 18S rRNA gene for designing universal eukaryote specific primers. *PLoS One*, *9*(2), e87624.

- Hallama, M., Pekrun, C., Mayer-Gruner, P., Uksa, M., Abdullaeva, Y., Pilz, S., Schloter, M., Lambers, H., & Kandeler, E. (2022). The role of microbes in the increase of organic phosphorus availability in the rhizosphere of cover crops. *Plant and Soil*, 476(1), 353–373.
- Hanlon, R., & Anderson, J. (1979). The effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia*, 38, 93–99.
- Herridge, D. F., Peoples, M. B., & Boddey, R. M. (2008). Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. *Plant and Soil*, 311, 1–18.
- Holland, J. M. (2004). The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: Reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(1), 1–25.
- Hoorman, J. J. (2011). The role of soil fungus. *Factsheet-Agriculture and Natural Resources. The Ohio State University Extension*.
- Hunt, H., Coleman, D., Ingham, E., Ingham, R., Elliott, E., Moore, J., Rose, S., Reid, C., & Morley, C. (1987). The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils*, 3, 57–68.
- Ihrmark, K., Bödeker, I. T., Cruz-Martinez, K., Friberg, H., Kubartova, A., Schenck, J., Strid, Y., Stenlid, J., Brandström-Durling, M., Clemmensen, K. E., & others. (2012). New primers to amplify the fungal ITS2 region—evaluation by 454-sequencing of artificial and natural communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 82(3), 666–677.
- IPBES. (2019). Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services (summary for policy makers). IPBES Plenary at its seventh session (IPBES 7, Paris, 2019). Zenodo.
- Irving, T. B., Alptekin, B., Kleven, B., & Ané, J.-M. (2021). A critical review of 25 years of glomalin research: A better mechanical understanding and robust quantification techniques are required. *New Phytologist*, 232(4), 1572–1581.
- Jansa, J., Wiemken, A., & Frossard, E. (2006). The effects of agricultural practices on arbuscular mycorrhizal fungi. *Geological Society, London, Special Publications*, 266(1), 89–115.
- Janušauskaite, D., Kadžienė, G., & Auškalnienė, O. (2013). The effect of tillage system on soil microbiota in relation to soil structure. *Polish Journal of Environmental Studies*, 22(5).
- Jayaraman, S., Dang, Y. P., Naorem, A., Page, K. L., & Dalal, R. C. (2021). Conservation agriculture as a system to enhance ecosystem services. *Agriculture*, 11(8), 718.
- Kaneda, S., & Kaneko, N. (2008). Collembolans feeding on soil affect carbon and nitrogen mineralization by their influence on microbial and nematode activities. *Biology and Fertility of Soils*, 44, 435–442.
- Kätterer, T., Bolinder, M. A., Andrén, O., Kirchmann, H., & Menichetti, L. (2011). Roots contribute more to refractory soil organic matter than above-ground crop residues, as revealed by a long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141(1–2), 184–192.
- Koehler, H. H. (1999). Predatory mites (Gamasina, Mesostigmata). *Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes*, 395–410.
- Kohout, P., Sudová, R., Janoušková, M., Čtvrtlíková, M., Hejda, M., Pánková, H., Slavíková, R., Štajerová, K., Vosátka, M., & Šýkorová, Z. (2014). Comparison of commonly used primer sets for evaluating arbuscular mycorrhizal fungal communities: Is there a universal solution? *Soil Biology and Biochemistry*, 68, 482–493.
- Kõljalg, U., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Taylor, A. F., Bahram, M., Bates, S. T., Bruns, T. D., Bengtsson-Palme, J., Callaghan, T. M., & others. (2013). *Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi*. Wiley Online Library.
- Kononova, M. M. (n.d.). *Soil organic matter: Its nature, its role in soil formation and in soil fertility*.
- Lakshmi, G., Okafor, B. N., & Visconti, D. (2020). Soil microarthropods and nutrient cycling. *Environment, Climate, Plant and Vegetation Growth*, 453–472.
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food

- security. *Science*, 304(5677), 1623–1627.
- Latef, A. A. H. A., Hashem, A., Rasool, S., Abd_Allah, E. F., Alqarawi, A., Egamberdieva, D., Jan, S., Anjum, N. A., & Ahmad, P. (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and abiotic stress in plants: A review. *Journal of Plant Biology*, 59, 407–426.
- Le Provost, G., Schenk, N. V., Penone, C., Thiele, J., Westphal, C., Allan, E., Ayasse, M., Blüthgen, N., Boeddinghaus, R. S., Boesing, A. L., & others. (2023). The supply of multiple ecosystem services requires biodiversity across spatial scales. *Nature Ecology & Evolution*, 7(2), 236–249.
- Leeuwen, T. V., Vontas, J., Tsagkarakou, A., Dermauw, W., & Tirry, L. (2010). Acaricide resistance mechanisms in the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* and other important Acari: A review. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40(8), 563–572. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2010.05.008>
- Lehmann, J., Bossio, D. A., Kögel-Knabner, I., & Rillig, M. C. (2020). The concept and future prospects of soil health. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(10), 544–553.
- Leifheit, E. F., Veresoglou, S. D., Lehmann, A., Morris, E. K., & Rillig, M. C. (2014). Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation—A meta-analysis. *Plant and Soil*, 374, 523–537.
- Leip, A., Britz, W., Weiss, F., & Vries, W. de. (2011). Farm, land, and soil nitrogen budgets for agriculture in Europe calculated with CAPRI. *Environmental Pollution*, 159(11), 3243–3253. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.01.040>
- Lenzemo, V., Kuyper, T. W., Kropff, M., & van Ast, A. van. (2005). Field inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Striga hermonthica* performance on cereal crops and has the potential to contribute to integrated *Striga* management. *Field Crops Research*, 91(1), 51–61.
- Li, Y., Song, D., Liang, S., Dang, P., Qin, X., Liao, Y., & Siddique, K. H. (2020). Effect of no-tillage on soil bacterial and fungal community diversity: A meta-analysis. *Soil and Tillage Research*, 204, 104721.
- Lori, M., Symnaczik, S., Mäder, P., De Deyn, G., & Gattinger, A. (2017). Organic farming enhances soil microbial abundance and activity—A meta-analysis and meta-regression. *PloS One*, 12(7), e0180442.
- Lundgren, J. G., & Fergen, J. K. (2011). Enhancing predation of a subterranean insect pest: A conservation benefit of winter vegetation in agroecosystems. *Applied Soil Ecology*, 51, 9–16.
- Magdoff, F., & Weil, R. R. (2004). Soil organic matter management strategies. *Soil Organic Matter in Sustainable Agriculture*, 45–65.
- Magoč, T., & Salzberg, S. L. (2011). FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 27(21), 2957–2963.
- McBratney, A., Field, D. J., & Koch, A. (2014). The dimensions of soil security. *Geoderma*, 213, 203–213.
- McDaniel, M. D., Tiemann, L. K., & Grandy, A. S. (2014). Does agricultural crop diversity enhance soil microbial biomass and organic matter dynamics? A meta-analysis. *Ecological Applications*, 24(3), 560–570.
- McDonald, B. A., & Linde, C. (2002). Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 40(1), 349–379.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., De Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., & others. (2011). Agroecosystem management and biotic interactions: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 31, 491–514.
- Neher, D. (1999). Soil community composition and ecosystem processes: Comparing agricultural ecosystems with natural ecosystems. *Agroforestry Systems*, 45, 159–185.
- Ning, Q., Chen, L., Zhang, C., Ma, D., Li, D., Han, X., Cai, Z., Huang, S., & Zhang, J. (2021). Saprotrophic fungal communities in arable soils are strongly associated with soil fertility and stoichiometry. *Applied Soil Ecology*, 159, 103843.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara,

- R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2024). *vegan: Community Ecology Package*.
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paes da Costa, D., das Graças Espíndola da Silva, T., Sérgio Ferreira Araujo, A., Prudêncio de Araujo Pereira, A., William Mendes, L., dos Santos Borges, W., Felix da França, R., Alberto Fragoso de Souza, C., Alves da Silva, B., Oliveira Silva, R., & others. (2024). Soil fertility impact on recruitment and diversity of the soil microbiome in sub-humid tropical pastures in northeastern Brazil. *Scientific Reports*, *14*(1), 3919.
- Panagos, P., Ballabio, C., Himics, M., Scarpa, S., Matthews, F., Bogonos, M., Poesen, J., & Borrelli, P. (2021). Projections of soil loss by water erosion in Europe by 2050. *Environmental Science & Policy*, *124*, 380–392.
- Panagos, P., Borrelli, P., Poesen, J., Ballabio, C., Lugato, E., Meusburger, K., Montanarella, L., & Alewell, C. (2015). The new assessment of soil loss by water erosion in Europe. *Environmental Science & Policy*, *54*, 438–447.
- Petersen, H. (2000). Collembola populations in an organic crop rotation: Population dynamics and metabolism after conversion from clover-grass ley to spring barley. *Pedobiologia*, *44*(3–4), 502–515.
- Petersen, H., & Luxton, M. (1982). A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 288–388.
- Philip Robertson, G., Gross, K. L., Hamilton, S. K., Landis, D. A., Schmidt, T. M., Snapp, S. S., & Swinton, S. M. (2014). Farming for Ecosystem Services: An Ecological Approach to Production Agriculture. *BioScience*, *64*(5), 404–415.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biu037>
- Phillips, D., & FitzPatrick, E. (1999). Biological influences on the morphology and micromorphology of selected Podzols (Spodosols) and Cambisols (Inceptisols) from the eastern United States and north-east Scotland. *Geoderma*, *90*(3–4), 327–364.
- Pieterse, C. M., Zamioudis, C., Berendsen, R. L., Weller, D. M., Van Wees, S. C., & Bakker, P. A. (2014). Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology*, *52*(1), 347–375.
- Pöhlme, S., Abarenkov, K., Henrik Nilsson, R., Lindahl, B. D., Clemmensen, K. E., Kausarud, H., Nguyen, N., Kjøller, R., Bates, S. T., Baldrian, P., & others. (2020). FungalTraits: A user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal Diversity*, *105*, 1–16.
- Ponge, J.-F. (2000). Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests. *Biology and Fertility of Soils*, *32*, 508–522.
- Ponge, J.-F., Pérès, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., Villenave, C., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Bispo, A., & Cluzeau, D. (2013). The impact of agricultural practices on soil biota: A regional study. *Soil Biology and Biochemistry*, *67*, 271–284. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.026>
- Popescu, L. & others. (2022). *SOIL MITES AND NEMATODES COMMUNITY STRUCTURE IN A CONVENTIONAL AND NO-TILLAGE CHRONOSEQUENCE, COMPARED TO GRASSLANDS* [PhD Thesis]. University of Saskatchewan.
- Postma-Blaauw, M. B., de Goede, R. G. M., Bloem, J., Faber, J. H., & Brussaard, L. (2010). Soil biota community structure and abundance under agricultural intensification and extensification. *Ecology*, *91*(2), 460–473.
- Pozo, M. J., López-Ráez, J. A., Azcón-Aguilar, C., & García-Garrido, J. M. (2015). Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, *205*(4), 1431–1436.
- Pribyl, D. W. (2010). A critical review of the conventional SOC to SOM conversion factor. *Geoderma*, *156*(3–4), 75–83.
- Pulleman, M., Creamer, R., Hamer, U., Helder, J., Pelosi, C., Peres, G., & Rutgers, M. (2012). Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services—An overview of European approaches. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *4*(5), 529–538.

- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramos, F. T., Dores, E. F. de C., Weber, O. L. dos S., Beber, D. C., Campelo Jr, J. H., & Maia, J. C. de S. (2018). Soil organic matter doubles the cation exchange capacity of tropical soil under no-till farming in Brazil. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *98*(9), 3595–3602.
- Rasse, D. P., Rumpel, C., & Dignac, M.-F. (2005). Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, *269*(1), 341–356.
- Rillig, M. C., Wright, S. F., Nichols, K. A., Schmidt, W. F., & Torn, M. S. (2001). Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, *233*, 167–177.
- Robinson, C. H., Dighton, J., Frankland, J. C., & Coward, P. (1993). Nutrient and carbon dioxide release by interacting species of straw-decomposing fungi. *Plant and Soil*, *151*, 139–142.
- Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C., & Mahé, F. (2016). VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ*, *4*, e2584.
- Ryan, M. R., Mirsky, S. B., Mortensen, D. A., Teasdale, J. R., & Curran, W. S. (2011). Potential synergistic effects of cereal rye biomass and soybean planting density on weed suppression. *Weed Science*, *59*(2), 238–246.
- Säle, V., Aguilera, P., Laczko, E., Mäder, P., Berner, A., Zihlmann, U., van der Heijden, M. G., & Oehl, F. (2015). Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, *84*, 38–52.
- Samaddar, S., Karp, D. S., Schmidt, R., Devarajan, N., McGarvey, J. A., Pires, A. F., & Scow, K. (2021). Role of soil in the regulation of human and plant pathogens: Soils' contributions to people. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *376*(1834), 20200179.
- Schimel, J. P., Gullledge, J. M., Clein-Curley, J. S., Lindstrom, J. E., & Braddock, J. F. (1999). Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry*, *31*(6), 831–838.
- Schipanski, M. E., & Drinkwater, L. E. (2011). Nitrogen fixation of red clover interseeded with winter cereals across a management-induced fertility gradient. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, *90*, 105–119.
- Schmidt, R., Mitchell, J., & Scow, K. (2019). Cover cropping and no-till increase diversity and symbiotroph: Saprotroph ratios of soil fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, *129*, 99–109.
- Schroeder, K., & Paulitz, T. (2006). Root diseases of wheat and barley during the transition from conventional tillage to direct seeding. *Plant Disease*, *90*(9), 1247–1253.
- Scrivener, A., Slaytor, M., & Rose, H. (1989). Symbiont-independent digestion of cellulose and starch in *Panesthia cribrata* Saussure, an Australian wood-eating cockroach. *Journal of Insect Physiology*, *35*(12), 935–941.
- Setälä, H., & Huhta, V. (1990). Evaluation of the soil fauna impact on decomposition in a simulated coniferous forest soil. *Biology and Fertility of Soils*, *10*, 163–169.
- Sharma, A., Sinharoy, S., & Bisht, N. C. (2023). The mysterious non-arbuscular mycorrhizal status of Brassicaceae species. *Environmental Microbiology*, *25*(5), 917–930.
- Shelomi, M., Wipfler, B., Zhou, X., & Pauchet, Y. (2020). Multifunctional cellulase enzymes are ancestral in Polyneoptera. *Insect Molecular Biology*, *29*(1), 124–135.
- Sigoillot, J.-C., Berrin, J.-G., Bey, M., Lesage-Meessen, L., Levasseur, A., Lomascolo, A., Record, E., & Uzan-Boukhris, E. (2012). Fungal strategies for lignin degradation. *Advances in Botanical Research*, *61*, 263–308.
- Sikes, B. A., Powell, J. R., & Rillig, M. C. (2010). Deciphering the relative contributions of multiple functions within plant–microbe symbioses. *Ecology*, *91*(6), 1591–1597.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.
- Srivastava, P., Giri, N., & Mandal, D. (2019). 137 Cs technology for soil erosion and soil carbon redistribution. *Current Science (00113891)*, *116*(6).
- Stevens, R., Laughlin, R., & Malone, J. (1998). Soil pH affects the processes reducing nitrate

- to nitrous oxide and di-nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(8–9), 1119–1126.
- Stevenson, F. J. (1994). *Humus chemistry: Genesis, composition, reactions*. John Wiley & Sons.
- Strange, R. N., & Scott, P. R. (2005). Plant disease: A threat to global food security. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43(1), 83–116.
- Sundman, V., & Näse, L. (1972). The synergistic ability of some wood-degrading fungi to transform lignins and lignosulfonates on various media. *Archiv Für Mikrobiologie*, 86, 339–348.
- Susilo, F. X., Neutel, A. M., Noordwijk, M. van, Hairiah, K., Brown, G., & Swift, M. J. (2004). *Soil biodiversity and food webs*.
- Swift, M. J., & Anderson, J. (1994). Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems. In *Biodiversity and ecosystem function* (pp. 15–41). Springer.
- Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T. C., Kremen, C., Van Der Heijden, M. G., Liebman, M., & Hallin, S. (2020). Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Science Advances*, 6(45), eaba1715.
- Tisdall, J. (1994). Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant and Soil*, 159, 115–121.
- Tisdall, J. M., & OADES, J. M. (1982). Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science*, 33(2), 141–163.
- Tonitto, C., David, M., & Drinkwater, L. (2006). Replacing bare fallows with cover crops in fertilizer-intensive cropping systems: A meta-analysis of crop yield and N dynamics. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 112(1), 58–72.
- Topoliantz, S., Ponge, J.-F., & Viaux, P. (2000). Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. *Plant and Soil*, 225, 39–51.
- Treonis, A. M., Unangst, S. K., Kepler, R. M., Buyer, J. S., Cavigelli, M. A., Mirsky, S. B., & Maul, J. E. (2018). Characterization of soil nematode communities in three cropping systems through morphological and DNA metabarcoding approaches. *Scientific Reports*, 8(1), 2004.
- Treseder, K. K., & Lennon, J. T. (2015). Fungal traits that drive ecosystem dynamics on land. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 79(2), 243–262.
- Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., De Ruiter, P. C., Van Der Putten, W. H., Birkhofer, K., Hemerik, L., De Vries, F. T., Bardgett, R. D., Brady, M. V., & others. (2015). Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology*, 21(2), 973–985.
- Vahter, T., Sepp, S.-K., Astover, A., Helm, A., Kikas, T., Liu, S., Oja, J., Öpik, M., Penu, P., Vasar, M., & others. (2022). Landscapes, management practices and their interactions shape soil fungal diversity in arable fields—Evidence from a nationwide farmers' network. *Soil Biology and Biochemistry*, 168, 108652.
- Vahter, T., Taylor, A. R., Landa, B. B., Linsler, D., Rodriguez, E. M. M., Moreno, F. G., Pérès, G., Engell, I., Hiiesalu, I., Bengtsson, J., & others. (2024). Reduced tillage intensity does not increase arbuscular mycorrhizal fungal diversity in European long-term experiments. *European Journal of Soil Science*, 75(4), e13546.
- van Capelle, C., Schrader, S., & Brunotte, J. (2012). Tillage-induced changes in the functional diversity of soil biota—A review with a focus on German data. *European Journal of Soil Biology*, 50, 165–181.
- Van Den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., De Goede, R. G., Adams, B. J., Ahmad, W., Andriuzzi, W. S., & others. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), 194–198.
- Van Der Heijden, M. G., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296–310.
- van Der Heijden, M. G., Martin, F. M., Selosse, M.-A., & Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*,

- 205(4), 1406–1423.
- van Elsas, J. D., Garbeva, P., & Salles, J. (2002). Effects of agronomical measures on the microbial diversity of soils as related to the suppression of soil-borne plant pathogens. *Biodegradation*, *13*(1), 29–40.
- Van Vliet, P., West, L., Hendrix, P., & Coleman, D. (1993). The influence of Enchytraeidae (Oligochaeta) on the soil porosity of small microcosms. In *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships* (pp. 287–299). Elsevier.
- Vasar, M., Davison, J., Neuenkamp, L., Sepp, S.-K., Young, J. P. W., Moora, M., & Öpik, M. (2021). User-friendly bioinformatics pipeline gDAT (graphical downstream analysis tool) for analysing rDNA sequences. *Molecular Ecology Resources*, *21*(4), 1380–1392.
- Vukicevich, E., Lowery, T., Bowen, P., Úrbez-Torres, J. R., & Hart, M. (2016). Cover crops to increase soil microbial diversity and mitigate decline in perennial agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *36*, 1–14.
- Wagg, C., Bender, S. F., Widmer, F., & Van Der Heijden, M. G. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(14), 5266–5270.
- Wahab, A., Muhammad, M., Munir, A., Abdi, G., Zaman, W., Ayaz, A., Khizar, C., & Reddy, S. P. P. (2023). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses. *Plants*, *12*(17), 3102.
- Wall, D. H., Bardgett, R. D., & Kelly, E. (2010). Biodiversity in the dark. *Nature Geoscience*, *3*(5), 297–298.
- Wang, B., & Qiu, Y.-L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, *16*, 299–363.
- Wasilewska, L. (1971). *Nematodes of the dunes in the Kampinos forest. II. Community structure based on numbers of individuals, state of biomass and respiratory metabolism.*
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J., & others. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*, *18*(1), 315–322.
- Wickings, K., & Grandy, A. S. (2011). The oribatid mite *Scheloriobates moestus* (Acari: Oribatida) alters litter chemistry and nutrient cycling during decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, *43*(2), 351–358.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.10.023>
- Wilkinson, M. T., Richards, P. J., & Humphreys, G. S. (2009). Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Science Reviews*, *97*(1–4), 257–272.
- Withers, P. J., Neal, C., Jarvie, H. P., & Doody, D. G. (2014). Agriculture and eutrophication: Where do we go from here? *Sustainability*, *6*(9), 5853–5875.
- Xu, X., Thornton, P. E., & Post, W. M. (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, *22*(6), 737–749.
- Zhou, J., Jiang, X., Zhou, B., Zhao, B., Ma, M., Guan, D., Li, J., Chen, S., Cao, F., Shen, D., & others. (2016). Thirty four years of nitrogen fertilization decreases fungal diversity and alters fungal community composition in black soil in northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, *95*, 135–143.
- Zhou, Q., Wang, X., Wu, Y., Chen, Z., Li, D., Shao, Y., & Wu, J. (2023). Contrasting responses of soil nematode trophic groups to long-term nitrogen addition. *Ecosystems*, *26*(4), 893–908.

Internetiallikad

Bellinger, P.F., Christiansen, K.A. & Janssens, F. 1996-2024.

Checklist of the Collembola of the World. <http://www.collembola.org>

Tänuõnad

Soovin tänada oma juhendajaid Tanel Vahtrit, Martti Vasarit ning Maarja Öpikut, kelle toetav juhendamine, väärtuslikud nõuanded, inspireerivad mõtted ja kannatlikkus mängisid olulist rolli minu lõputöö valmimisel. Samuti soovin tänada Maaelu teadmuskeskust, kes võimaldasid kasutada oma pikajalist agrotehnika ja külvikordade võrdluskatset edendamaks mullaelustiku uurimist Eestis.

Täna teid selle meeldiva koostöö eest!

Lisad

Lisa 1. Tabel katsevälja faktorite paigutusega maastikul

		Viljavaheldus								
		Teravilja			Teravilja-ristiku			Teravilja-vahekultuuri		
Mullaharimisviis	Pindmine									
	Sügav									
	Tava	Väetisega mahe	Väetiseta mahe	Tava	Väetisega mahe	Väetiseta mahe	Tava	Väetisega mahe	Väetiseta mahe	
Viljelusviis										

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Roland Lehemets

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Taastava põllumajanduse praktikate mõju mullaelustiku mitmekesisusele”, mille juhendajad on Tanel Vahter, Martti Vasar ja Maarja Öpik, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
2. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
4. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Roland Lehemets

23.05.2025