

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND
TAIMEÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Maria Andresen

**MAAKASUTUSE MÕJU ARUJUMIKA POPULATSIOONIDE
FUNKTSIONAALSETELE TUNNUSTELE JA BIOOTILISTELE
INTERAKTSIOONIDELE**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse

Juhendajad:

prof. Marina Semtšenko

kaasprof. Kadri Koorem

TARTU 2026

Infoleht

Maakasutuse mõju arujumika populatsioonide funktsionaalsetele tunnustele ja biootilistele interaktsioonidele

Maakasutuse muutumise mõju taimede funktsionaalsetele tunnustele on seni uuritud peamiselt koosluste tasandil ja maapealsete tunnuste puhul ning biootilistest interaktsioonidest on uuritud peamiselt selgroogsete herbivooride mõju. Praeguse töö kirjanduslik pool annab neist ülevaate. Töö praktiline pool keskendus rohumaa del majandamise lõpetamise mõjule taimede funktsionaalsetele tunnustele ja biootilistele interaktsioonidele. Töö eesmärk oli uurida, kuidas maakasutuse muutus mõjutab taimede funktsionaalseid tunnuseid nii maa peal kui ka maa all liigisiselt ning kas muutused on päritavad või peegeldavad fenotüübilist plastilisust. Lisaks uuriti mõju selgrootute herbivooriale ja interaktsioonile krohmseentega. Uuring viidi läbi arujumika (*Centaurea jacea* L.) näitel.

Märksõnad: maakasutus, taimetunnused, funktsionaalsed tunnused, liigisisene varieeruvus, biootilised interaktsioonid, kasvustrateegiad, arujumikas, *Centaurea jacea*

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

The effects of land use on the functional traits and biotic interactions of brown knapweed

The effects of land-use change on plant functional traits have so far been studied mainly at the community level and with respect to aboveground traits, while studies of biotic interactions have primarily focussed on vertebrate herbivory. The literature review of the present thesis provides an overview of these topics. The empirical part of the thesis investigates the effects of grassland abandonment on plant functional traits and biotic interactions. The aim of the study was to examine how land-use change affects plant functional traits both above- and belowground at the intraspecific level, and whether the observed changes are heritable or reflect phenotypic plasticity. In addition, the effects on invertebrate herbivory and interactions with arbuscular mycorrhizal fungi were examined. The study was conducted using brown knapweed (*Centaurea jacea* L.) as a model species.

Keywords: land use, plant traits, functional traits, intraspecific traits, biotic interactions, plant growth strategies, brown knapweed, *Centaurea jacea*

CERCS code: B270 Plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus.....	4
1. Kirjanduse ülevaade.....	5
1.1 Rohumaad ja nende olulisus.....	5
1.2 Rohumaade majandamise aspektid	6
1.3 Taimede evolutsioon rohumaaadel.....	8
1.3.1 Lehetunnused	9
1.3.2 Juuretunnused	10
1.4 Taimede interaktsioonid mullaorganismidega.....	11
1.5 Geneetika ja plastilisus funktsionaalsete tunnuste kujundamisel.....	13
1.6 Maakasutuse muutuse mõju taimede funktsionaalsetele tunnustele	13
1.7 Hüpoteesid.....	15
2. Metoodika	17
2.1 Looduses kasvanud taimed.....	17
2.2 Taimede kasvatamine ühistes tingimustes.....	18
2.3 Juureeritiste kogumine	19
2.4 Looduses kasvanud taimede tunnuste mõõtmine	20
2.5 Katses kasvatatud taimede tunnuste mõõtmine.....	20
2.6 Arbuskulaarse mükoriisa kolonisatsiooni määramine juurtest.....	21
2.7 Andmeanalüüs	21
3. Tulemused	23
3.1 Looduses kasvanud taimed.....	23
3.2 Ühistes tingimustes kasvanud taimed	24
4. Arutelu.....	27
4.1 Mahajätmise mõju populatsioonitihedusele	27
4.2 Erinevused herbivoorias.....	28
4.3 Mahajätmise mõju funktsionaalsetele tunnustele.....	28
4.4 Kodumulla mõju idanemisele ja biomassile.....	29
Kokkuvõte.....	31
Summary	32
Tänuõnad	33
Kasutatud kirjandus	34
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.....	43

Sissejuhatus

Rohumaad on ühed liigirikkamatest kooslustest (Kull & Zobel, 1991), pakkudes teiste hulgas elupaika kaitsealustele ja ohustatud liikidele (Pärtel et al., 2005). Viimastel aastakümnetel on aga rohumaade osakaal märkimisväärselt vähenenud (Helm & Toussaint, 2020). Rohumaade kadumise peamisteks põhjusteks on maaharimise intensiivistumine või vastupidi rohumaa majandamise mahajätmine (Squires et al., 2018). Mahajäetud rohumaal lõpetatakse karjatamine ja niitmine, mis viib rohumaa metsastumiseni, põhjustades liigirikkuse vähenemist (Eskelinen et al., 2022).

Rohumaade mahajätmine põhjustab muutusi nii taimede liigilises koosseisus kui ka funktsionaalsetes tunnustes (Díaz et al., 2007; Neuenkamp et al., 2016). Rohumaa metsastumisel muutuvad valgusolud, mis põhjustab suurenenud valguskonkurentsi (Eskelinen et al., 2022). Maksimaalseks valguse püüdmiseks on taimedel konkrentsis toimetulekuks tugevnenud surve kõrgemale kasvule ja suuremale lehepinnale (Hautier et al., 2009; Rozendaal et al., 2006). Sellised muutused taimede funktsionaalsetes tunnustes loovad eeldused evolutsioonilisteks muutusteks (Völler et al., 2017).

Antud bakalaureusetöö eesmärgiks oli arujumika (*Centaurea jacea* L.) näitel uurida, kas ja kuidas mõjutab rohumaade mahajätmine taimede funktsionaalseid tunnuseid liigisiselt ning kas muutused tunnustes on päritavad või peegeldavad fenotüübilist plastilisust. Kuna maakasutus ja funktsionaalsed tunnused mõjutavad ka taime biootilisi interaktsioone, vaatab antud töö neist kahte – selgrootute herbivooriat ja interaktsiooni krohmseentega. Samuti hinnatakse, kuidas kohastumine mullaorganismidega mõjutab taime idanemist ja kasvu. Mahajätmisega kaasnevaid muutusi on seni peamiselt koosluste tasandil käsitletud ning liigisisestele muutustele funktsionaalsetes tunnustes on seni vähe tähelepanu pööratud. Lisaks on varasemad tööd keskendunud peamiselt maapealsete tunnuste uurimisele ning võimalike muutuste kohta maa-alustes tunnustes on veelgi vähem infot. Funktsionaalsete tunnuste ja biootiliste interaktsioonide liigisisene uurimine aitab paremini hinnata maakasutuse muutuse mõju taimedele ning sellest tulenevalt koosluse kujunemisele.

1. Kirjanduse ülevaade

1.1 Rohumaad ja nende olulisus

Rohumaid defineeritakse kui taimekoosluseid, kus domineerivad kõrrelised (*Poaceae*) ja teised kõrreliselaadsete (*Poales*) seltsi kuuluvad sugukonnad ning kus puittaimede osakaal on väga madal või puudub sootuks (Dixon et al., 2014; Wang & Wesche, 2016). Kõrrelised on evolutsioneerunud toime tulema tingimustega, millele puittaimed vastu ei pea (Petermann & Buzhdygan, 2021). Sellisteks tingimusteks on näiteks selgroogsete herbivooria, tulekahjud, spetsiifilised mullatingimused ning ekstreemsed temperatuurid ja kuivus (Petermann & Buzhdygan, 2021).

Rohumaid meenutavad kooslused kujunesid välja ja muutusid levinumaks 55 miljonit aastat tagasi eotseenis, kus need said hakata metsade arvelt laienema (Retallack, 2001). Rohumaade tekkimisel oli suure tähtsusega kõrreliste sugukonna ja herbivooridest ungulaatide tekkimine (Retallack, 2001). Kõrreliste efektiivne CO₂, CH₄ ja veeauru sidumine ning orgaanika pidev ladestumine rohumaa muldadesse viis pikaajalise globaalse jahenemiseni (Retallack, 2001). Rohumaade kujunemisel mängis rolli ka tsükliline külmade ja kuivade jääaegade vaheldumine soojade ja niiskete jäävaheaegadega (Pärtel et al., 2005). Jäävaheaegade alguses kujunesid välja rohumaad, mis hakkasid suktessiooni käigus metsastuma, kuni kattusid uue jääaja saabudes jääga (Birks & Birks, 2004). Pidevad põlengud ja ungulaatide herbivooria aitas vältida rohumaa kinnikasvamist, hoides puittaimede osakaalu miinimumis (Retallack, 2001). Hiljem, kui inimesed hakkasid intensiivsemalt põldu harima ja kariloomi kasvatama, vähenes looduslikult esinevate herbivooride tähtsus rohumaa koosluste hoidmisel (Pärtel et al., 2005).

Tänapäeval katavad rohumaad maismaast 30–40% (Wang & Wesche, 2016), esinedes pea kõigis biogeograafilistes regioonides, välja arvatud poolustel ning ekstreemselt kuivades või kõrgetes kohtades (Petermann & Buzhdygan, 2021). Regiooni järgi, kus rohumaa asub, saab neid jaotada Euraasia steppideks, Põhja-Ameerika preeriadeks, Lõuna-Ameerika pampadeks ning troopilisteks ja subtroopilisteks savannideks (Petermann & Buzhdygan, 2021).

Tekkemehhanismi ja ökoloogia järgi on rohumaid võimalik jaotada kolmeks: (i) looduslikud rohumaad, mis ei kasva kinni tänu puittaimedele ebasoodsatele keskkonnatingimustele, nagu pikad külma- ja kuivaperioodid, ning looduslikult esinevatele herbivooridele; (ii) poollooduslikud rohumaad, mis ei kasva kinni tänu inimtegevusele, nagu karjatamine ja heinategemine; (iii) kultuurheinamaad, kus inimõju on väga tugev, mõjutades otseselt liigilist

koosseisu (Hejerman et al., 2013). Siinses töös keskendun poollooduslikele rohumaaadele. Eestis esinevad poollooduslikest rohumaaadest loopealsed, pärisaruniidud, nõmmeniidud, lamminiidud, soostunud niidud, puisniidud, puiskarjamaad ja rannaniidud (Helm & Toussaint, 2020).

Väikesel skaalal on poollooduslikud rohumaad ühed kõige liigirikkamad kooslused, olles koduks paljudele haruldastele ja ohustatud liikidele (Pärtel et al., 2005) ning mitmetele spetsiifilise elupaigavajadusega liikidele (Prangel et al., 2023). Näiteks Laelatu puisniidul on 1 m² taimeruudul tuvastatud 76 erinevat liiki soontaimi (Sammul et al., 2003), mis asetab selle Kesk-Argentiina rohumaa 89 liigi järel maailmas elurikkuselt teisele kohale (Cantero et al., 1999). Väiksemal skaalal on Laelatu puisniit kõige liigirikkam taimekooslus maailmas: 20 cm x 20 cm ruudul on leitud 42 liiki ja 10 cm x 10 cm 25 liiki (Kull & Zobel, 1991).

Rohumaad on tänu oma heterogeensusele elupaigaks ka paljudele teistele liikidele, kellest suurel osal on spetsiifilised elupaigavajadused ja kes on kaitse all (Helm & Toussaint, 2020). Näiteks paljud putukad, kusjuures üle 60% liblikalistest, on rohumaaadest väga tihedalt sõltuvad (van Swaay & Warren, 2006). Putukarohkus meelitab rohumaaadele ka palju kahepaikseid ja linde (Rannap et al., 2017). Kuna rohumaad on kõrge albeedoga ja nende mullad seovad hästi süsinikku, on neil oluline roll kliima reguleerimises (Petermann & Buzhdygan, 2021). Lisaks kliima reguleerimisele pakuvad rohumaad mitmeid teisi ökosüsteemi hüvesid, sealhulgas mullakvaliteedi säilitamist, kahjurite ohjamist ja tolmeldajate toetamist, ning nende mõju ulatub ka rohumaaade ümbrusesse (Prangel et al., 2023).

1.2 Rohumaade majandamise aspektid

Euroopa kliimas on vaja rohumaaade säilitamiseks regulaarselt niitmist või karjatamist, sest vastasel juhul hakkaksid rohumaad kinni kasvama (Pärtel et al., 2005). Kuivemates piirkondades see nii oluline pole, sest kliima ja tulekahjud asendavad karjatamise ökoloogilist rolli (Pärtel et al., 2005). Euroopas on rohumaid ohustavateks teguriteks teiste hulgas kliimasoojenemine, maaharimise intensiivistumine või siis vastupidi, rohumaaade mahajätmine, mis viib suktessiooni tõttu metsastumiseni (Squires et al., 2018). Kui rohumaa metsastumine on mõningatel juhtudel ümberpööratav, siis intensiivne maaharimine häirib kooslust niivõrd, et seda on ülimalt raske ja aeganõudev endiselt toimivaks rohumaaaks tagasi muuta (Pärtel et al., 2005). Metsastumise ja põllumajanduse tõttu on rohumaaade osakaal alates 19. sajandi algusest maailmas drastiliselt vähenenud (Petermann & Buzhdygan, 2021), kusjuures Eestis on poollooduslike rohumaaade osakaal vähenenud üle 90% (Helm & Toussaint, 2020).

Rohumaade optimaalseks majandamiseks on efektiivseim pidev karjatamine või niitmine kuni kaks korda aastas (Poptcheva et al., 2009; Ruprecht et al., 2010). See takistab rohumaal kinnikasvamist ning säilitab koosluse liigirikkuse, sobides kõige paremini aeglase kasvuga ja toitainevaeseid kasvukohti eelistavatele taimedele (Díaz et al., 2007; Ruprecht et al., 2010). Samas ei eemalda see täielikult konkurentsist kiirekasvulisi liike, vaid ennetab nende domineerimist (Hautier et al., 2009). Kui inimõju osakaal koosluses väheneb ja niidetakse harvem kui kord aastas, võivad mõned liigid muutunud tingimuste tõttu kooslusest kaduda (Köhler et al., 2005).

Rohumaade majandamise viis mõjutab otseselt ka liigilist koosseisu (Köhler et al., 2005). Niitmisel on oluline tekkiv hein eemaldada, et koos biomassiga eemaldada liigsed toitained, mis muidu suurendaksid produktiivsust ja muudaksid koosluse liigilist koosseisu (Neuenkamp et al., 2013). Niidetud heina eemaldamine võib osutuda niitmissagedusest isegi olulisemaks (Neuenkamp et al., 2013), sest eutrofeerumine suurendab taimede maapealset biomassi ja kõrgust, tõstes valguskonkurentsi ning võimaldades kiirekasvulistel liikidel aeglasekasvuliste arvelt domineerima hakata (Hautier et al., 2009; Poptcheva et al., 2009). See omakorda põhjustab liigirikkuse kahanemise (Kull & Zobel, 1991). Lisaks vähendab kõdu seemnetele idanemiseks sobivat ala (Ruprecht et al., 2010). Samuti mõjutab liigilist koosseisu rohumaavanas, sest uute liikide saabumine on juhuslik protsess: mida kauem kooslus eksisteerib, seda suurem on tõenäosus, et sinna on jõudnud rohkem liike (Pärtel & Zobel, 1999). Lisaks on oluline vähendada rohumaade killustumist, sest suuremad ja teiste rohumaadega ühendatud alad on liigirikkamad ning pakuvad paremaid elupaiku kui väikesed ja killustunud alad (Bruun, 2000).

Maksimaalse liigirikkuse saavutamiseks sobib hästi mosaiikne majandamine, kus üht osa rohumaast niidetakse ning teist karjatatakse (Köhler et al., 2005). Karjatamine võib liigirikkuse säilitamisel olla niitmisest tõhusam, sest rohumaade vahel liikuvate loomade karvadel kanduvad edasi ka taimede levised (Neuenkamp et al., 2016), ning loomade trampimine soodustab seemnete idanemiseks sobivate konkurentsivabade kohtade teket (Pluess, 2013). Karjatamine loob ka heterogeensema maastiku, sest taimi ei sööda ega tallata ühtlaselt (Klimkowska et al., 2009). Lisaks võib liigirikkust tõsta mõõdukas puittaimede esinemine (kuni 30% kogu maastikust), mis tõstab tänu varjulise ja avatud keskkonna vaheldumisele heterogeensust (Sepp et al., 2021).

Rohumaa metsastumise alguses võib liigirikkus küll ajutiselt kasvada (Tamm et al., 2001), kuid suktessiooni lõpuks väheneb see drastiliselt (Estel et al., 2015). Puude ja põõsaste domineerimine muudab koosluse varjulisemaks, andes valguskonkurentsi kaudu eelise kiire- ja kõrgekasvulistele liikidele ning eemaldades konkurentsist aeglase- ja madalakasvulised taimed (Hautier et al., 2009; Vojtech et al., 2007).

1.3 Taimede evolutsioon rohumaadel

Üks poollooduslike rohumaade iseloomulikumaid tunnuseid on järjepidev majandamine (Helm & Toussaint, 2020). Pidev niitmine või karjatamine takistab metsastumist, hoides rohttaimed madalana ja puittaimede osakaalu väiksena (Helm & Toussaint, 2020). See tagab koosluse avatuse, mis võrdsustab konkurentsitingimusi (Poptcheva et al., 2009), kuid muudab koosluse vastuvõtlikumaks abiootilistele stressoritele, nagu kõrgem UV-kiirguse hulk ja tugevamad temperatuurikõikumised, mis võivad põhjustada taimedele tavapärasest suuremat abiootilist stressi, mõjutades seeläbi ka taimede funktsionaalseid tunnuseid (Tönnissen et al., 2026; Zhang et al., 2023). Funktsionaalsed tunnused on morfo-, füsio- või fenoloogilised tunnused, mis mõjutavad taime kohasust ellujäämise, kasvu ja paljunemise kaudu (Adler et al., 2014; Violle et al., 2007). Kohasus tähendab organismi võimet antud keskkonnas ellu jääda ja järglasi saada.

Evolutsioon võib liigiti mõjutada taimede funktsionaalseid tunnuseid erineva tugevuse ja suunaga (Pluess, 2013; Völler et al., 2017) – keskkonnatingimused, mis avaldavad tugevat survet ühele liigile, ei pruugi teist üldse mõjutadagi (Futuyma, 2010). Üldiselt avaldab evolutsioon enim mõju kiire muutumisvõimega tunnustele ning kõige tugevamalt ökoloogilisi interaktsioone mõjutavatele tunnustele (Carroll et al., 2007). Looduses mõjutavad taime erinevad surved korraga, mis võivad funktsionaalseid tunnuseid samaaegselt eri suundades mõjutada (Kumordzi et al., 2019). Kuigi väga tugevaid liikideüleseid üldistusi rohumaadel kasvamise evolutsioonilise surve kohta teha ei saa (Pluess, 2013), ilmnevad siiski teatud korduvad mustrid (Völler et al., 2017).

Funktsionaalsetest tunnustest on ühed olulisematest reproduktiivsed tunnused (Burgess et al., 2007). Need mõjutavad taime kohasust kõige otsesemalt ja tugevamalt ning seetõttu avaldub neis evolutsiooniline surve kõige kiiremini – muutused võivad ilmnedagi juba pärast kolmandat põlvkonda (Burgess et al., 2007). Näiteks võivad rohumaataimed hakata tavapärasest varem õitsema (Reisch & Poschlod, 2009, 2011). Varasem õitsemine võib vähendada seemnete arvu ning põhjustada taimede väiksema kasvu, kuid suurendab tõenäosust, et taim jõuab enne niitmist paljuneda (Kalisz & Wardle, 1994).

Rohumaadel on üks peamiseks ökoloogilisi interaktsioone selgroogsete herbivooria (Carroll et al., 2007), millest tulenev evolutsiooniline surve on eriti tugev liikide jaoks, keda loomad süüa eelistavad (Díaz et al., 2007; Pluess, 2013). See surve põhjustab muutust taimede funktsionaalsetes tunnustes (Carroll et al., 2007; Völler et al., 2017). Näiteks on rohuhaudel kasvavad taimed evolutsioonilise surve tõttu tavalisest väiksemad, sest madal kasv vähendab tõenäosust, et taim saab kariloomade või niitmise tõttu kannatada (Díaz et al., 2007; Reisch & Poschlod, 2003). Sellel põhjusel võib koosluse tasemel suureneda maapinnalähedase biomassi osakaal (Díaz et al., 2007).

Taimed on herbivooriaga toime tulemiseks välja töötanud erinevad morfoloogilised struktuurid ja biokeemilised kaitseühendid (Rashid War et al., 2018; Vives-Peris et al., 2020). Morfoloogilised struktuurid, nagu okkad ja trihhoomid, muudavad taime söömise füüsiliselt raskemaks või ebamugavaks, samas kui biokeemilised ühendid võivad olla herbivoorile mürgised või lihtsalt ebameeldivad (Rashid War et al., 2018). Mõlemad mehhanismid vähendavad herbivooriat nii kariloomade kui ka selgrootute poolt, tõstes taime kohasust (Rashid War et al., 2018). Lisaks erinevatele kaitsemehhanismidele võivad taimed kiirendada ka enda kasvu, et kompenseerida herbivooride tekitatud pidevat biomassi kadu (Zheng et al., 2015).

Funktsionaalsed tunnused on otseses seoses taime kasvukohaga (Adler et al., 2014; Carroll et al., 2007). Ressursivaestes kasvukohtades domineerivad reeglina aeglasekasvulised liigid, ressursirohketes aga kiirekasvulised (Garnier et al., 2001; Wright et al., 2004). Kuna ressursse on piiratud, peab taim valima, kas panustada rohkem kaitsesse või kasvu (Díaz et al., 2016; Reich, 2014). On näidatud, et taimede ressursside panustamine on otseselt seotud kasvustrategiaga: aeglasekasvulised liigid investeerivad rohkem kaitsesse, kiirekasvulised aga kasvu ning kaitsesse panustatakse sellevõrra vähem (Reich, 2014; Wright et al., 2010). Kasvustrategia mõjutab ka taimeorganite vastupidavust – aeglasekasvuliste taimede organid on pikemaajalised kui kiirekasvuliste taimede organid (Adler et al., 2014; Ryser, 1996). Taime kasvustrategiat saab hinnata funktsionaalsete lehe- ja juuretunnuste abil (Wilson et al., 1999), kuid lehetunnustes võib tihti näha suuremaid varieeruvusi (Kumordzi et al., 2019).

1.3.1 Lehetunnused

Lehetunnustest saab taime kasvustrategia hindamiseks kasutada lehe kuivainesisaldust (*leaf dry-matter content*; LDMC) ja lehe eripinda (*specific leaf area*; SLA) (Smart et al., 2017). Kõrge lehe kuivainesisaldus peegeldab koetihedust ja annab parema kaitstuse nii biotiliste kui

ka abiootiliste häiringute eest (Díaz et al., 2016) ning võimaldab lehe pikema eluea (Ryser, 1996). Kiirekasvuliste taimede lehed on enamasti õhukesed ja suure veesisaldusega (madal lehe kuivainesisaldus), samas kui aeglasekasvuliste lehed on paksemad ja suurema koetihedusega (kõrge lehe kuivainesisaldus) (Díaz et al., 2016; Reich, 2014; Ryser, 1996). Seetõttu on lehe kuivainesisaldus kasvukiirusega enamasti negatiivses seoses (Wright et al., 2004).

Lehe eripind näitab lehepindala ja kuivmassi suhet, näidates fotosünteesivat pinda investeeritud kuivmassiühiku kohta (Dwyer et al., 2014). Kõrge eripinnaga lehed on õhukesed ja madala koetihedusega (Ryser, 1996; Wright et al., 2004), mistõttu nad fotosünteesivad investeeritud biomassiühiku kohta rohkem, kuid on samas lühemaelised ja kahjustustele vastuvõtlikumad (Wilson et al., 1999). Kõrge lehe eripind on tüüpiline kiirekasvuliste taimedele, madal lehe eripind aga aeglasekasvulistele liikidele, kes elavad ressursivaestes keskkondades, kus lehtede kaitstus ja pikaelasticus on olulisemad kui kiire kasv (Wilson et al., 1999; Wright et al., 2004). Taimede lehe eripinna liigisisene varieeruvus on sageli suurem kui teistel lehetunnustel (Messier et al., 2010), olles eriti mõjutatud valguse hulgast: varjus kasvavate taimede lehe eripind on tihti tavapärasest kõrgem (Dwyer et al., 2014; Rozendaal et al., 2006; Wilson et al., 1999). Üldiselt on lehe eripind lehe kuivainesisaldusega negatiivses seoses (Wright et al., 2004).

1.3.2 Juuretunnused

Rohumaadel asub suurem osa taimede biomassist juurtes (Poorter et al., 2012), kusjuures aeglasekasvulised taimed panustavad tavaliselt rohkem ressursse maa-alusesse biomassi kui kiirekasvulised taimed (Wright & Westoby, 2000). Taime võimet vett ja toitaineid omastada mõjutavad funktsionaalsetest tunnustest juure eripikkus (*specific root length*; SRL) ja juure koetihedus (*root tissue density*; RTD) (Jackson et al., 1997). Juure eripikkuse abil saab hinnata, kui suurt mulla ruumala taim kasutab (Freschet et al., 2021) – kõrgema eripikkusega juured suudavad hõivata rohkem mulda ning omastavad sellest investeeritud kuivmassiühiku kohta ka rohkem toitaineid (Hajek et al., 2013). Juurte kõrge koetihedus annab juurtele parema kaitstuse ja pikema eluea (Ryser & Lambers, 1995). Seetõttu on juure eripikkus juure elueaga negatiivses seoses (Reich, 2014), juure koetihedus aga positiivses seoses (Withington et al., 2006). Kõrgema juure eripikkuse saavutamiseks peab taim vähendama kas juure koetihedust või diameetrit (Hajek et al., 2013; I. J. Wright & Westoby, 2000). Toitainevaeses keskkonnas kasvavate taimede juure eripikkus on efektiivsemaks toitude omastamiseks tihti tavapärasest kõrgem, mistõttu võib see liigisiselt üprisliki varieeruv olla (Kumordzi et al., 2019). On leitud,

et juure koetihedus ja lehe kuivainesisaldus on positiivses korrelatsioonis, kuid teisi väga kindlaid korrelatsioone pole lehe- ja juuretunnuste vahel leitud (Freschet et al., 2021).

1.4 Taimede interaktsioonid mullaorganismidega

Lisaks maapealsetele interaktsioonidele nagu herbivooria, mõjutavad taime kasvu oluliselt ka mullaorganismid, kes omakorda on taimede poolt mõjutatud (Bever et al., 1997; Kulmatiski et al., 2008; van der Putten et al., 2013). Mullaorganismide elurikkus on väga suur, moodustades kõigist maailma liikidest hinnanguliselt 60% (Anthony et al., 2023). Taim mõjutab läbi juurte kaudu eritatavate ainete mullakooslusi eelkõige juurte ümbruses ehk risosfääris. Risosfääri mikroorganismide mõju taimele võib olla nii kasvu pärssiv, kui tegemist on eelkõige patogeensete organismidega, kui ka soodustav, kui domineerivad mutualistlikud mikroorganismid (Kulmatiski et al., 2008; van der Putten et al., 2013).

Taimepatogeenideks mullas võivad olla bakterid, seened, viirused, protistid ja nematoodid, kes võivad kahjustada nii taime juuri kui ka maapealseid osi (Singh et al., 2025). Terves ja liigirikkas mullas on patogeene mõõdukalt, sest suur osa ökoloogilistest rollidest on juba täidetud, takistades patogeenide domineerimist (Singh et al., 2025). Mullas on ka taimedele mutualistlikke organisme, näiteks bakterid, lagundajad ja mükoriissed seened, kes tõstavad taime kohasust (Wang et al., 2024). Mutualistid toetavad taime kasvu, lagundades orgaanikat ning muutes toitained taimele kättesaadavaks ja omastatavaks, tugevdades taime vastupanuvõimet nii keskkonnastressorite kui ka patogeenide suhtes ning tootes kasvuhormoone (Wang et al., 2024).

Mükoriisa on üks kõige paremini uuritud mutualistlikke suhteid taime ja mullaorganismide vahel. Kõige levinum mükoriisa tüüp on arbuskulaarne mükoriisa, mis on kooseluvorm taime ja krohmseente (hõimkond *Glomeromycota*) vahel (Smith & Read, 2010). Tänu mükoriisale saab taim vett ja toitaineid, mis talle muidu kättesaamatuks jääksid, ning taim annab seenele vastutasuks suhkruid (Kiers et al., 2011). Saadav kasu taimele sõltub konkreetsest krohmseene liigist (Smith & Read, 2010) – mõned liigid on kasulikumad, pakkudes rohkem ressursse väiksema hinnaga (Kiers et al., 2011; Sheng et al., 2022). Lisaks suurendavad krohmseened taime vastupidavust patogeenide suhtes (Dowarah et al., 2022).

Juureeritised on orgaanilised ühendid, mida taime juured eritavad ning mis tõstavad taime kohasust mitmel viisil (Chen & Liu, 2024). Esiteks kujundavad need mulla mikroorganismide kooslusi: eritiste keemiline koostis on taimeliigi spetsiifiline ning mõjutab mikroorganismide

koosluse koosseisu risosfääris (Chen & Liu, 2024). Seeläbi on juureeritistel keskne roll mullas olevate biotiliste suhete ja taime kohasuse kujundamisel (Kulmatiski et al., 2008; van der Putten et al., 2013). Teiseks parandavad juureeritised taime toitainete omastamist, tõstes või langetades mulla pH-d (Vives-Peris et al., 2020). Kolmandaks tõstavad need taime stressitaluvust, eritades patogeenidele toksilisi ühendeid või neutraliseerides taimedele kahjulikke aineid (Vives-Peris et al., 2020). Kuigi juureeritised on taimele kasulikud (Chen & Liu, 2024), on neil energeetiline hind – nende tootmiseks kasutatakse umbes kümnendik fotosünteesil saadud süsinikust (Jones et al., 2009).

Taim mõjutab mulla omadusi, mõjutades vee ja toitainete hulka mullas ning mullaorganisme, nende liigirikkust ja biomassi (Singh et al., 2025). Muld ja mullaorganismid mõjutavad omakorda taime ja tema kohasust (Klironomos, 2002). Sellist vastastikust mõju nimetatakse taim-muld tagasisideks (Bever et al., 1997). Taim-muld tagasiside võib olla taime jaoks positiivne, neutraalne või negatiivne (van der Putten et al., 2013). Positiivne tagasiside tähendab, et taim kasvab enda poolt kujundatud, niiöelda kodumullas, paremini kui mujal: mutualistlike suhete positiivne mõju kaalub patogeensete suhete negatiivse mõju üles (Kulmatiski et al., 2008). Negatiivse tagasiside puhul on vastupidi ning taim kasvab mujal paremini kui kodumullas (Kulmatiski et al., 2008). Taime arvukus populatsioonis sõltub sellest, kui soodsad on tema jaoks kodumulla tingimused (Klironomos, 2002). Klironomos (2002) näitas, et haruldased liigid kasvavad kodumullas halvemini, sest seal on palju liigispetsiifilisi patogeene, mis mullas kiiresti kuhjuvad. Seevastu koosluses domineerivate liikide puhul kuhjuvad patogeenid aeglasemalt, mistõttu mutualistlike suhete positiivne mõju kaalub patogeenide negatiivse mõju üles (Klironomos, 2002).

See, millist mõju avaldab taimele kodumullas kasvamine, määrab kas ja kui kaua suudab taim koosluses püsida (Bever et al., 1997). Kodumulla positiivne mõju loob taimele kasvuks soodsad tingimused, kuid koosluse tasandil võib see vähendada liigirikkust, soodustades ühe liigi domineerimist (van der Putten et al., 2013). Kodumulla negatiivne mõju seevastu piirab liigi arvukust ning aitab seeläbi säilitada koosluse liigirikkust (van der Putten et al., 2013). Kulmatiski et al. (2008) metaanalüüs leidis, et taim-muld tagasiside on enamasti tugevam kasvuhoonekatsetes kui looduses ning enamasti negatiivne, olles positiivne vaid umbes 28% juhtudest. Lisaks ilmnes, et rohhtaimele avaldub sagedamini negatiivne tagasiside, samas kui puudele ja põõsastele pigem neutraalne või positiivne (Kulmatiski et al., 2008).

1.5 Geneetika ja plastilisus funktsionaalsete tunnuste kujundamisel

Et muutuvate keskkonnatingimustega sammu pidada, peavad taimed oma tunnuseid vastavalt keskkonnale muutma (Sotillo et al., 2024). Sellest tulenevalt võivad nii populatsioonisisised kui ka populatsioonidevahelised taimetunnused sõltuvalt keskkonnast üsna palju varieeruda (Violle et al., 2007). Sellise varieeruvuse võivad põhjustada nii plastilised kui ka geneetilised muutused (Sotillo et al., 2024). Et plastilisust geneetilisest muutusest eristada, tuleb taimetunnuseid vaadelda nii looduses kui ka kontrollitud kasvukeskkonnas, näiteks kasvuhoonekatses – kui populatsioonidevahelised erinevused tunnustes esinevad mõlemas, on tegu geneetilise muutusega, kui ainult looduses, on tegu fenotüübilise plastilisusega ehk kohanemisreaktsiooniga (Reisch & Poschlod, 2011).

Plastilisuse kaudu saavad taimed enda tunnuseid vastavalt keskkonnatingimuste gradiendile muuta (Sotillo et al., 2024). Kuigi plastilisus ei vaja geneetilisi muutusi, vaid avaldub sama genotüübi teistsuguse fenotüübina, nõuab see taimelt energiat (Snell-Rood et al., 2018). Samas on see vastusena keskkonnamuutusele kiire ja tagasipööratav, kuid mitte päritav (Snell-Rood et al., 2018).

Seevastu on geneetiline vastus muutuvale keskkonnale päritav ning ei nõua taimelt lisaenergiat, kuid see on plastilisusest aeglasem ning avaldub mitme põlvkonna järel (Urban et al., 2014). Erinevalt plastilisusest pole geneetiline vastus ehk kohastumine ka tagasipööratav (Fukano et al., 2020). Sama liigi eri populatsioonid võivad seeläbi geneetiliselt eristuda, põhjustades mikroevolutsiooni (Fukano et al., 2020). Enamasti esineb keskkonnamuutusele plastiline vastus, geneetiline vastus või mõlemad koos (Villegas et al., 2021), kuid kui populatsioon ei suuda tugevale keskkonnamuutusele vastata ei kohanemise ega kohastumusega, sureb see välja (Sotillo et al., 2024).

1.6 Maakasutuse muutuse mõju taimede funktsionaalsetele tunnustele

Maakasutuse muutus muudab keskkonnatingimusi, millega kohanemiseks peavad taimed oma tunnuseid muutma (Völler et al., 2017). Karjatamine ja niitmine vähendavad kõrge- ja kiirekasvuliste taimede biomassi, hoides neid aeglasekasvuliste taimedega sarnase suurusega. Karjatamise lõppedes saavad kiirekasvulised taimed aeglasekasvulistest kõrgemaks kasvada ning surve madalamale kasvule kaob (Eskelinen et al., 2022; Reisch & Poschlod, 2011). Maa-aluses konkurents ei pruugi see kohe väga suuri erinevusi põhjustada ning seal püsib konkurents pigem sümmeetrilisena: vesi ja toidained jaotuvad taimede vahel suurusega

proportsionaalselt (Schwinning & Weiner, 1998). Maapealses konkurents toimub aga tugevam muutus: seni sümmeetrilisena püsinud valguskonkurents muutub asümmeetriliseks ehk suuremad taimed saavad tänu oma kõrgemale kasvule ja väiksemate varjutamisele ebaproportsionaalselt rohkem valgust (Schwinning & Weiner, 1998). Selle tulemusena hakkavad mahajäetud karjamaal domineerima kiirekasvulised liigid (Hautier et al., 2009), mistõttu on erinevalt majandatavast rohumaa liigisiselt kohasemad hoopis kõrgemad ja suurema biomassiga taimed, mis tulevad valguskonkurentsist paremini toime (Díaz et al., 2007). Sellises olukorras võivad aeglasekasvulised liigid vähese konkurentsivõime tõttu kooslusest kaduda (Eskelinen et al., 2022; Hautier et al., 2009). Sarnast muutust võib oodata ka liigisiselt, kus aeglase kasvuga genotüübid mahajäetud rohumaa populatsioonist kaovad.

Taimetunnustest on maapealsete ressursside omastamise efektiivsus kõige tihedamalt seotud lehe eripinnaga ning maa-aluste ressursside omastamine juure eripikkusega (Ryser & Eek, 2000). Kuna kinnikasvanud alasid eristab majandatud rohumaaest enim valguse kättesaadavus (Eskelinen et al., 2022), võib lehetunnustest eeldada suuremat varieeruvust kui juuretunnustes (Kumordzi et al., 2019; Tõnisson et al., 2026). Näiteks võib lehe eripind metsastumisel vähenenud valgustingimustes kasvada, võimaldades taimel investeeritud kuivmassiühiku kohta rohkem valgust püüda (Rozendaal et al., 2006; Ryser & Eek, 2000; Tõnisson et al., 2026). Kuna lehe eripind ja kuivainesisaldus on tihti omavahel negatiivses seoses (Wright et al., 2004), võivad eripinna kasvuga kaasneda õhemad ja madalama koetihedusega lehed, põhjustades lehtede väiksema kaitstuse (Ryser, 1996). Lehe kuivainesisaldus on küll enamasti väiksema varieeruvusega kui lehe eripind (Wilson et al., 1999), kuid varjulisusel võib sellele siiski negatiivne mõju olla (Ryser, 1996; Tõnisson et al., 2026).

Valguse vähenemine võib mõjutada ka juuretunnuseid, aga selle kohta tehtud empiirilised uuringud on vastuolulised. Näiteks võib juure eripikkus kahaneda (Reich et al., 1998), kasvada (Ryser & Eek, 2000) või üldse mitte muutuda (Ryser & Eek, 2000; Tõnisson et al., 2026). Ryser & Eek (2000) uuringus kasvas juure eripikkus mõõdukas varjus ning kahanes tugevas varjus. Kuna juure eripikkuses pole siiani väga tugevaid korrelatsioone valgusega leitud, võib see olla mõjutatud pigem mulla omadustest, nagu niiskus ja toitainete hulk (Tõnisson et al., 2026). Samas on juure koetihedus vähesest valgusest tugevamalt mõjutatud: nii Ryser & Eek (2000) kui ka Tõnisson et al. (2026) uuringutes oli juure koetihedus valguse hulgaga negatiivses seoses, mis viitab survele taime kiiremaks kasvuks.

Majandamise muutusega võivad muutuda ka paljunemisega seotud tunnused. Pideva valguskonkurentsi tõttu võib mahajäetud rohumaadel paljunemiseks vähem ressursse jääda (Musche et al., 2008; Pluess, 2013). Kui ressursse on paljunemiseks vähe, toodavad taimed väiksemaid seemneid (Reich et al., 1998). See võib vähendada idanemisedukust (Musche et al., 2008), sest suuremad seemned sisaldavad rohkem toitaineid, võimaldades paremat idanemist (Westoby et al., 1996). Vähenenud panus sugulisse paljunemisse (Musche et al., 2008) ja tolmeldajate madalam arvukus mahajäetud rohumaadel (Prangel et al., 2023) võivad pikemas perspektiivis viia taimepopulatsiooni geneetilise mitmekesisuse languseni (Leimu et al., 2006).

Mahajäetud rohumaade varjulistes tingimustes on taimed vastuvõtlikumad selgrootute herbivooride tekitatud kahjustustele, sest nad on varjus nii morfoloogiliselt kui ka keemiliselt halvemini kaitstud (Baraza et al., 2004; Díaz et al., 2016). Kuna selgrootud herbivoorid eelistavad pigem varjulisi ja niiskemaid elupaiku, on ka suurem tõenäosus, et taim saab kahjustada (Barker, 1991; Mazza et al., 2002). Lisaks on leitud, et mida intensiivsem on koosluses majandamine, seda vähem on seal putukherbivoore (Mangels et al., 2017; Neff et al., 2023).

Rohumaade kinnikasvamise tulemusel muutub ka mullakoosluste koosseis, nagu on näidatud näiteks krohmseente liigilises koosseisus (Mai et al., 2023). Mahajäetud rohumaadel väheneb krohmseente liigirikkus ja osakaal mullaorganismide koosluses (Prangel et al., 2023), kuid selle arvelt kasvab koos puittaimedega sümbioosis elavate ektomükoriisete seente osakaal (Neuenkamp et al., 2018). Selline nihe muudab taim-muld tagasiside rohumaaliikidele negatiivsemaks ning võib panustada nende taimede kooslusest kadumisse (Neuenkamp et al., 2018; van der Putten et al., 2013).

1.7 Hüpoteesid

Rohumaade osakaal on mahajätmise tõttu viimastel kümnenditel Eestis drastiliselt langenud (Helm & Toussaint, 2020). Kuna rohumaad on väga liigirikkad kooslused, põhjustab metsastumine läbi liigilise koosseisu muutuse suurt liigirikkuse kadu (Prangel et al., 2023). Kuigi varasemalt on uuritud, kuidas rohumaade kinnikasvamine mõjutab liike koosluste tasemel, on liigisiseseid uuringuid üksikuid. Oma töös uurisin arujumika (*Centaurea jacea* L.) näitel, kuidas rohumaade mahajätmine mõjutab liigi funktsionaalseid tunnuseid ja kas muutused on plastilised või pärilikud. Lisaks uurisin, kas metsastumine mõjutab ka taime biotilisi interaktsioone. Täpsemalt keskendusin antud töös selgrootute herbivooriale ja

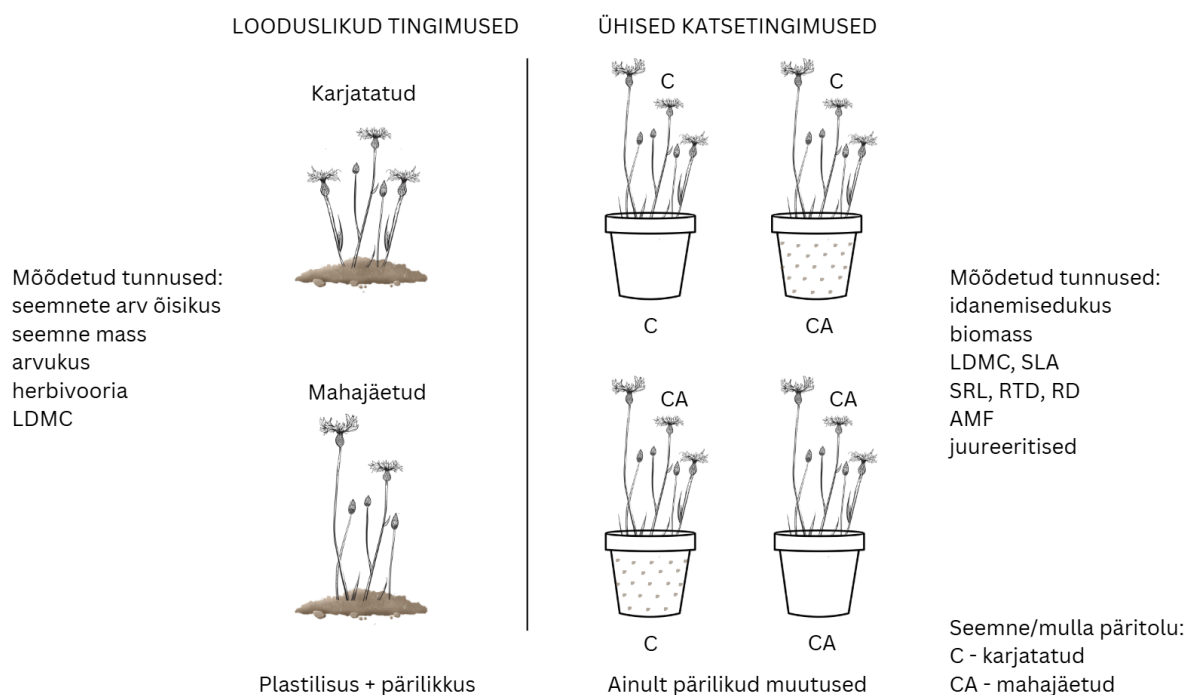
interaktsioonidele krohmseentega. Töös võrreldavad taimed olid pärit kümnel karjatatud rohumaalt ja kümnel lähedal asuvalt ajalooliselt karjatatud, kuid nüüdseks kinnikasvanud alalt. Taimetunnuseid vaadeldi nii looduses kui ka välikatses, ühistes tingimustes kasvatatud taimedel, et eristada plastilisi muutusi pärilikest.

Testisin järgmiseid hüpoteese:

1. Rohumaade majandamise mahajätmisel on looduslikes tingimustes arujumika populatsioonitihedusele ja paljunemisedukusele negatiivne mõju.
2. Rohumaade majandamise mahajätmisel suureneb looduslikes tingimustes selgrootute poolt põhjustatud herbivooria.
3. Rohumaade majandamise mahajätmine põhjustab nii plastilisi kui pärilikke muutusi taimede funktsionaalsetes tunnustes, mis viitavad paremale konkurentsivõimele valguse pärast, kuid nõrgemale kudede kaitsele.
4. Taimepopulatsioonid näitavad kohalikku kohastumust neile iseloomuliku majandamisviisiga mullatingimuste suhtes, mis väljendub edukama kasvuna kohalikus mullas võrreldes lähedaselt, kuid vastupidise majandamisviisiga alalt korjatud mullaga.

2. Metoodika

Töö praktilises osas oli uuritavaks liigiks arujumikas (*Centaurea jacea* L.). Katse hõlmas nii looduses vaadeldud taimi kui ka välikatses, ühistes tingimustes kasvatatud taimi (Joonis 1).



Joonis 1. Uuringu ülesehitus ja mõõdetud funktsionaalsed tunnused ning biotilised interaktsioonid. Looduses vaadeldud varieeruvus taimetunnustes peegeldab plastilisuse ja pärilike erinevuste koosmõju. Ühistes tingimustes kasvatatud taimedel mõõdetud tunnused toovad aga esile pärilikke erinevusi taimetunnustes. Joonis näitab kahelt eri majandamisega alalt pärit taimi ja mulda: täht C tähistab karjatatud rohumaad ning CA tähistab lähedal asuvat mahajäetud rohumaad. C-C ja CA-CA on kodumullaga taim-muld kombinatsioonid ning C-CA ja CA-C on võõra mullaga taim-muld kombinatsioonid. C ja CA on näide ühest paarist, kokku uuriti töös kümnet paari karjatatud ja mahajäetud rohumaad. Valged potid näitavad taimede kombinatsiooni kodumullaga ja täpilised potid tähistavad taimi, mida kasvatati nn võõras mullas, ehk teise majandamisviisiga rohumaalt pärit mullas. LDMC – lehe kuivainesisaldus, SLA – lehe eripind, SRL – juure eripikkus, RTD – juure koetihedus, RD – juure diameeter, AMF – kroomseene kolonisatsioon

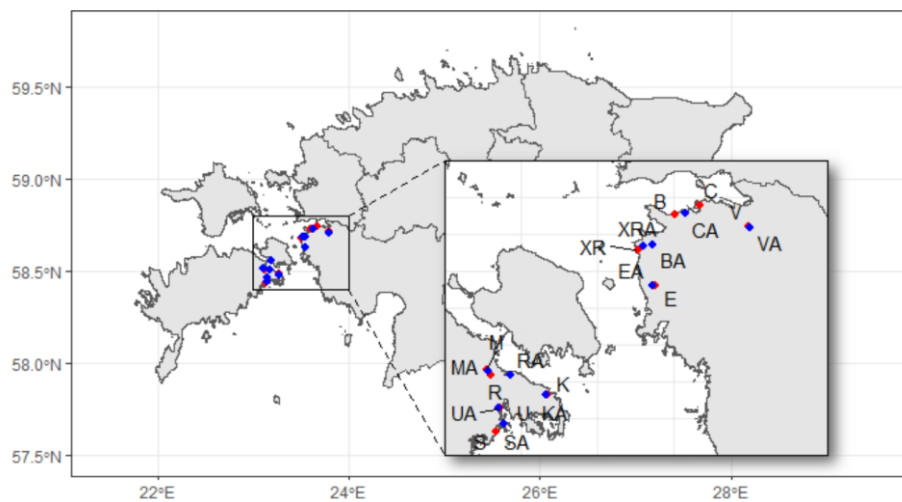
2.1 Looduses kasvanud taimed

Looduses kasvanud taimed kogusin 2025. aasta juulis Saaremaalt ning Matsalu rahvuspargist ja selle ümbrusest (Joonis 2). Kokku kogusin taimi kahekümnest asukohast, mis omakorda jagunesid kümneks paariks. Iga paar koosnes ühest pikka aega ja pidevalt karjatatud rohumaast ning teisest lähedal asuvast rohumaast, kus karjatamine lõpetati üle kolmekümne viie aasta tagasi ning on seetõttu nüüdseks hakanud metsastuma.

Igast asukohast korjasin viisteist arujumika taimi ning võtsin neilt leheproovi lehetunnuste määramiseks (alapeatükk „Lehetunnused“). Lisaks hindasin lehtedel herbivooride tekitatud

kahjustuste esinemise sagedust ja intensiivsust. Igas asukohas tegin viisteist juhuslikku 25 x 25 cm taimestiku ruutu (kokku 600 prooviruutu), kus igas ruudus loendasin arjumika isendite arvu, et hinnata liigi arvukust karjatatud ja mahajäetud rohumaadel.

Igast asukohast koguti lisaks taimedele ka vähemalt kaksteist liitrit mulda. Mulda kaevati igas asukohas neljast või enamast kohast vähemalt kahekümnemeetrise vahedega, et saada võimalikult hea läbilõige asukoha üldisest mullastikust. Mulda kasutasin hiljem katses taimede idandamiseks ja kasvatamiseks.



Joonis 2. Rohumaade asukohad kaardil. Karjatatud rohumaad on tähistatud punasega ja mahajäetud rohumaad sinisega. Sama esitähga alade nimetused tähistavad samasse paari kuuluvaid alasid, kus lõpptäht „A“ tähistab mahajäetud rohumaad (Kängsep, 2024)

2.2 Taimede kasvatamine ühistes tingimustes

Taimede kasvatamiseks kasutasin 2025. aasta suvel kogutud mulda ja 2024. aastal samadest asukohtadest kogutud seemneid. Iga asukoha kohta võtsin kakskümmend arjumika õit, eraldasin neist seemned ja loendasin need üle. Seejärel kaalusin seemned, et saada seemne keskmine kaal.

Enne seemnete külvamist steriliseerisin seemned, et katse tulemusi ei mõjutaks kõrvalised tegurid, nagu näiteks mikroorganismid seemne pinnal. Selleks kasutasin standardiseeritud steriliseerimise protokoll (Lindsey III *et al.*, 2017). Steriliseerimiseks kasutasin NaOCl ja HCl lahust. Kuna reaktsiooni käigus tekivad steriliseeriva mõjuga kloorigaas Cl_2 on mürgine, viisin steriliseerimise läbi tõmbekapis.

Peale steriliseerimist külvasin seemned kaheliitristesse potidesse. Poti põhja panin õhukese kanga, et vältida kastmisel materjali kadu ja juurte potist väljakasvamist. Kanga peale panin

200 grammi kruusa ning ülejäänud ruumi täitsin mullaga. Igasse potti külvasin 40 seemet. Kui mõne asukoha puhul nii palju seemneid pottidesse ei jagunud, külvasin vähem. Vähem tuli külvata viiest asukohast pärit seemnete puhul. Katse kombineeris taimede ja muldade päritolu nii, et igalt alalt korjatud seemned külvati samalt proovialalt korjatud kohalikku mulda (kodumulla töötlus) ja nendega paaris olevalt alalt korjatud mulda, kus oli vastandlik majandamisviis (võõra mulla töötlus, Joonis 1). Iga seemne ja mulla kombinatsioon oli replitseeritud kolm korda. Kokku oli katses 20 ala x 2 mullatöötlust x 3 kordust = 120 potti.

Pärast seemnete külvamist hoidsin potte kasvuhoones looriga kaetuna, et muld ära ei kuivaks. Taimi kasteti iga päev. Esimesed seemned läksid idanema kaks päeva pärast külvamist. Kümme päeva pärast seemnete külvamist harvendasin taimi nii, et üheski potis poleks üle viieteistkümne taime. Samal päeval eemaldasın pottidelt loori ja viisin taimed õue, kus taimed kogesid samu välitingimusi. Vajadusel kasteti taimi poti läbikuivamise vältimiseks. Potid olid kogu katse vältel ruumis juhuslikult paigutatud. Kaks nädalat pärast esimest harvendamist tegin lisaharvenduse nii, et üheski potis poleks üle seitsme taime. Kogu selle perioodi jooksul registreerisin idandite arvu.

Taimed kasvasid pottides kokku 90 päeva – juulist oktoobrini. Seejärel eemaldasın taimed mullast, jälgides, et koos taimega tuleks kaasa võimalikult palju juuri. Selleks eemaldasın alguses suurema osa mullast ettevaatlikult mudides ning hiljem leotasın juuri vees ja pesın need puhtaks. Seejärel jätsın taimed umbes ööpäevaks kraanivette taastuma, et hiljem taimedelt juureeritisi koguda.

2.3 Juureeritiste kogumine

Juureeritised kogusın taimedelt umbes 24 tundi pärast mullast väljavõtmist. Pottidest eemaldamise ja juureeritiste kogumise vahelisel ajal olid taimed paigutatud kraaniveega täidetud anumatesse. Seejärel panın need neljaks tunniks (12.30–16.30) ultra-puhtasse vette, mis saadi kasutades Milli-Q® süsteemi (Merck Millipore, 2015). Sõltuvalt taime suuruselt panın taimed erineva ruumalaga anumatesse – väiksemad taimed paigutati 50 ml ja suuremad taimed 190 ml Milli-Q® veega täidetud anumatesse. Nelja tunni möödudes filtreeritit vee lahust juureeritistega paberfiltriga (poori suurus 2,5; Whatman 42 filter, Global Life Science Solutions Operations Ltd, Suurbritannia). Juureeritiste lahuses sisalduva orgaanilise süsiniku ja lämmastiku kontsentratsioone määrati enviro TOC analüsaatoril (enviro TOC, Elementar®, Saksamaa) ja koguhulk arvutati korrutades kontsentratsioonid kogumiseks kasutatud

veehulgaga. Peale juureeritiste kogumist panin taimed vee ja etanooli lahusega täidetud kilekotidesse ning hoiustasin neid külmkapis kuni edasiste tunnuste mõõtmiseni.

2.4 Looduses kasvanud taimede tunnuste mõõtmine

Looduses kasvanud taimi oli kokku 300 – kogusin 20st asukohast 15 taime. Nende taimede lehti hoidsin üle 24 tunni külmkapis veega täidetud kilekottides, et lehed saavutaksid maksimaalse veesisalduse. Seejärel kaalusin lehtede märgkaalu. Kuivkaalu mõõtmiseks panin lehed paberikottides neljaks päevaks 40 °C juurde kuivatuskappi kuivama. Nii märg- kui ka kuivkaalu kaalusin täpsusega 0,001 mg või 0,0001 mg sõltuvalt lehtede suurusest.

Jagades leheproovi kuivkaalu märgkaaluga, leidsin lehe kuivainesisalduse. Lisaks hinnati lehekahjustusi, hinnates silmaga kahjustuse protsenti kogu lehepinnast. Kahjustustes eristati kahte tüüpi kahjustusi: selgrootute herbivooride tekitatud närimine (*chewing*) ja hõõreldamine (*rasping*). Kariloomade tekitatud kahjustusi lehtedel ei hinnatud.

2.5 Katses kasvatatud taimede tunnuste mõõtmine

Katses, ühistes tingimustes kasvatatud taimede puhul kaalusin iga poti taimelehtede märg- ja kuivkaalu, samamoodi nagu loodusest kogutud taimede puhul, ning leidsin skaneerides lehe pindala. Skaneerimiseks kasutasin EPSON Perfection skannerit (mudel V370, EPSON, Suwa, Jaapan) resolutsiooniga 300 DPI ning skannide analüüsimiseks kasutasin RhizoVision Explorer tarkvara (Seethepalli et al., 2021), millega määrasin lehtede pindala. Saadud tulemuste abil arvutasin lehe kuivainesisalduse ja lehe eripinna. Eripinna leidmiseks jagasin skaneerimisel saadud lehe pindala lehe kuivkaaluga. Igast potist korjatud lehtede proov sisaldas endas lehti viielt potis kasvanud taimelt.

Ühistes tingimustes kasvatatud taimedel uurisin lisaks lehetunnustele ka juuretunnuseid. Selleks eemaldasın taimelt juured ja pesin need ära. Kuni skaneerimiseni hoidsin juuri vee ja etanooli lahuses külmkapis. Skaneerimisel võtsin iga poti taimede puhul esindusliku juureproovi ning laotasin juured skaneerimisalusele nii, et need selle ühtlaselt kataksid. Seejuures jälgisin, et juured oleksid võimalikult laiali, ei kattuks üksteisega ning oleksid aluse äärest vähemalt sentimeetri kaugusel. Aluseks kasutasin läbipaistvast plastikust anumast, mis oli veega täidetud. Proovid skaneerisin (EPSON Perfection V800, Epson, Suwa, Jaapan) skanneriga, mille resolutsiooniks oli 600 DPI. Tulemused analüüsisin RhizoVision Explorer tarkvaraga (Seethepalli et al., 2021), mille abil sain teada skaneeritud juurte kogupikkuse (mm), ruumala (mm³) ja keskmise diameetri (mm, RD). Pärast skaneerimist eristasin kõikide pottide

skaneeritud juured skaneerimata juurtest ning panin need neljaks päevaks paberkottides kuivatuskappi 40 °C juures kuivama. Kõik kuivatatud juured kaalusin sõltuvalt juurte kogusest kas 0,001 mg või 0,0001 mg täpsusega. Nende abil arvutasin juure koetiheduse, jagades skaneeritud juurte kuivkaalu juurte ruumalaga, ja juure eripikkuse, jagades skaneeritud juurte kogupikkuse juurte kuivkaaluga.

Lisaks arvutasin iga poti kohta taime keskmise juurte ja võsu biomassi, juure-võsu suhte (RSR), jagades juure kuivkaalu lehe kuivkaaluga, ning idanemisedukuse, jagades idandite arvu seemnete arvuga.

2.6 Arbuskulaarse mükoriisa kolonisatsiooni määramine juurtest

Et määrata ühistes tingimustes kasvanud taimede juurtest arbuskulaarse mükoriisa kolonisatsioon, järgisin Vierheilig et al. (1998) koostatud juhendit juurte värvimiseks. Esmalt leotasin juuri 24 tundi 10% KOH lahuses, seejärel vahetasin KOH lahuse uue vastu ja kuumutasin juuri 15 minutit umbes 90 °C juures. Järgmiseks loputasin juuri kolm korda veega ning keetsin neid 8 minutit värvilahuses (5% äädikat, 5% sinist tinti, Parker Quink, Nantes, Prantsusmaa) uuesti 90 °C juures. Pärast keetmist loputasin juuri uuesti veega ning hoiustasin nõrgas äädikhappe lahuses külmkapis. Mikroskoobi all uurimiseks valisin välja peenemad juured, panin need säilivuse tagamiseks koos glütserooliga slaididele ning katsin slaidid katteklaasiga. Seejärel tegin iga slaidi kohta valgusmikroskoobiga 100 vaadet McGonigle et al. (1990) meetodi järgi ning märkisin igas vaates ära, kas selles esineb hüüfe, arbuskuleid või seen puudub.

2.7 Andmeanalüüs

Tulemusi analüüsides võrdlesin karjatatud ja mahajäetud asukohtade taimi nii looduslikes kui ka ühtsetes katsetingimustes. Lisaks võrdlesin kodu ja võõra mulla mõju taimetunnustele. Erinevuste hindamiseks kasutasin lineaarseid segamudeleid ja dispersioonanalüüsi. Loodusest kogutud andmete puhul olid sõltumatuteks muutujateks proovikoha majandamisviis (karjatatud või mahajäetud) ning sõltuvateks muutujateks lehe kuivainesisaldus, arujumika arvukus 25 x 25 cm taimeruudus, keskmine seemnete arv õisiku kohta ja seemne keskmine mass. Juhusliku muutujatena olid mudelisse lisatud rohumaade paar (kuna proovid korjati kümneelt prooviala paarilt) ja prooviala, kust taim pärines, mis oli paari sisse pesastatud (*nested*). Andmete sobivust normaaljaotusega kontrollisin mudeli jääkide jaotuse põhjal ja dispersioonide võrdsust kontrollisin Levene testiga. Lehe kuivainesisaldus vajab ln-transformatsiooni

normaaljaotuse tingimuse täitmiseks. Kuna looduses esinenud herbivooria hindamisel olid paljud lehed kahjustusteta, esines andmetes palju nulle. Seetõttu kasutasin herbivooria intensiivsuse ja herbivooria sageduse hindamisel nullinflatsiooniga beetajaotusega segamudelit, mille sõltumatuks muutujaks oli majandamisviis ja juhuslikeks faktoriteks prooviala, mis oli pesastatud alade paari sisse. Üledispersiooni tõttu kasutasin arujumika arvukuse analüüsiks negatiivse binoomjaotusega generaliseeritud segamudelit sama sõltumatu ja juhuslike faktoritega.

Ühistes tingimustes kasvanud taimede andmete puhul kasutasin erinevuste hindamiseks samuti segamudelit ja dispersioonianalüüsi. Siin olid sõltumatuteks muutujateks taime päritolu (kas taimed pärinesid karjatatud või mahajäetud rohumaal), mulla päritolu (kas taimed kasvasid kohalikul ehk kodumullal või võõral ehk teiselt alalt pärineval mullal) ja nende interaktsioon ning juhuslikuks muutujateks olid prooviala, kust pärinesid taimed, ja prooviala, kust pärines muld. Sõltuvateks muutujateks oli idanemisedukus (proportsioon idanenud seemnetest), võsu mass taime kohta, võsu mass poti kohta, võsu massi variatsioonikordaja (näitab taimedevahelist variatsiooni biomassis poti sees), juure mass, juure-võsu suhe, lehe kuivainesisaldus, lehe eripind, juure eripikkus, juure koetihedus, juure diameeter, arbuskulaarse mükoriisa hüüfide esinemissagedus, arbuskulaarse mükoriisa arbuskulite esinemissagedus, juureeritiste orgaanilise C ja N sisaldus. Segamudeli sobivuse parandamiseks kasutasin andmete puhul naturaallogaritmimist järgnevate tunnuste puhul: võsu mass taime kohta, võsu mass poti kohta ning juureeritiste orgaanilise C ja N sisaldus. Arbuskulite sageduse analüüsimisel kasutasin logit transformatsiooni. Kui ühistes tingimustes kasvanud taimede andmestikus esines mõni null, liideti mudeli toimimiseks 0,0001.

Andmeid analüüsiti tarkvaraga RStudio versioon 4.5.3 (R Core Team, 2026), kus kasutasin järgnevaid pakette: lme4 (Bates et al., 2015), glmmTMB (Brooks et al., 2017) ja car (Fox & Weisberg, 2019). Graafikute tegemiseks kasutasin paketti ggplot2 (Wickham, 2016).

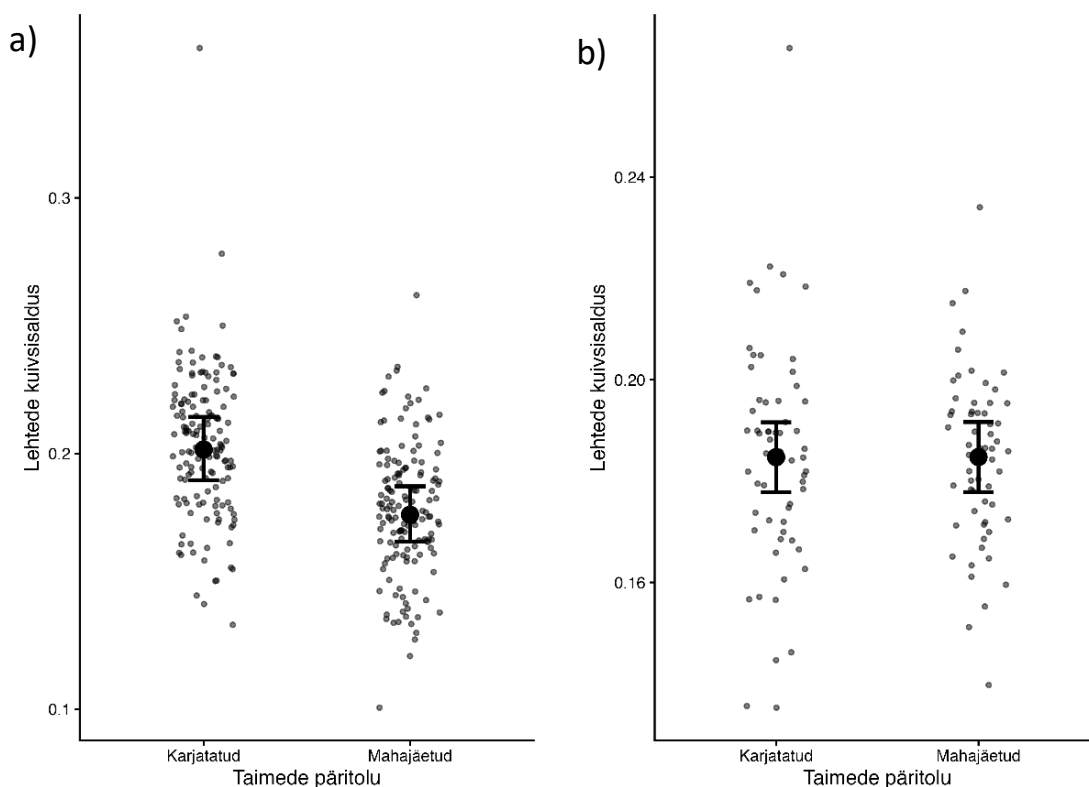
Töös kasutasin koodi kirjutamiseks, viidete vormistamise kontrolliks, allikate leidmiseks ning teksti keelelise sujuvuse parandamiseks tehisintellekti tööriistu M365 Copilot (GPT-5) ja Claude Sonnet 4.6.

3. Tulemused

3.1 Looduses kasvanud taimed

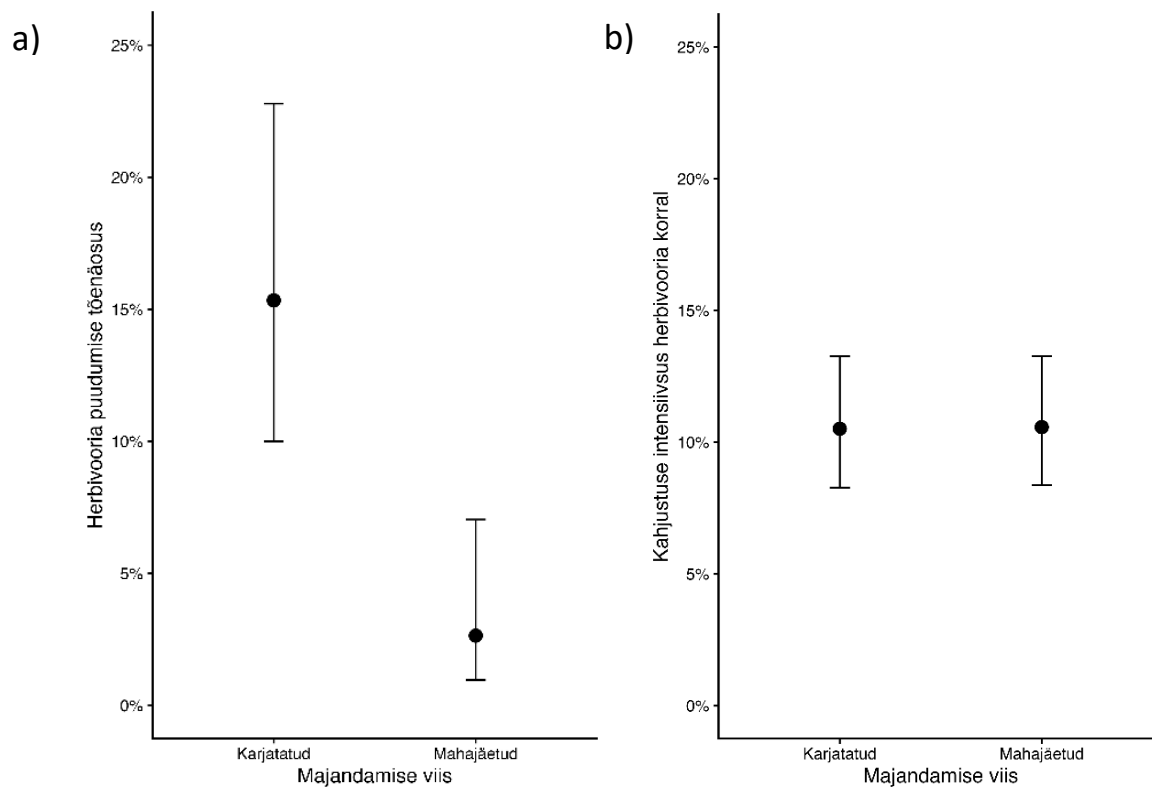
Dispersioonanalüüs näitas, et majandamise viis ei oma märkimisväärset mõju seemne keskmisele massile ($F_{1,9} = 0,004$, $P = 0,948$) ega seemnete arvule õisiku kohta ($F_{1,9} = 3,1$, $P = 0,114$).

Karjatamisel oli oluline mõju arujumika arvukusele ($z = -3,488$, $P < 0,001$), mis oli kõrgem karjatatud (keskmiselt 1,7 isendit) kui mahajäetud (keskmiselt 0,5 isend) rohumaadel. Karjatatud rohumaadel kasvavate taimede lehtede kuivainesisaldus oli oluliselt kõrgem kui mahajäetud rohumaal taimedel ($F_{1,9} = 35,1$, $P = 0,0002$; Joonis 3a).



Joonis 3. Arujumika keskmine lehtede kuivainesisaldus karjatatud ja mahajäetud rohumaadel looduslikes tingimustes (a) ja ühtsetes katsetingimustes (b) kasvanud taimedel.

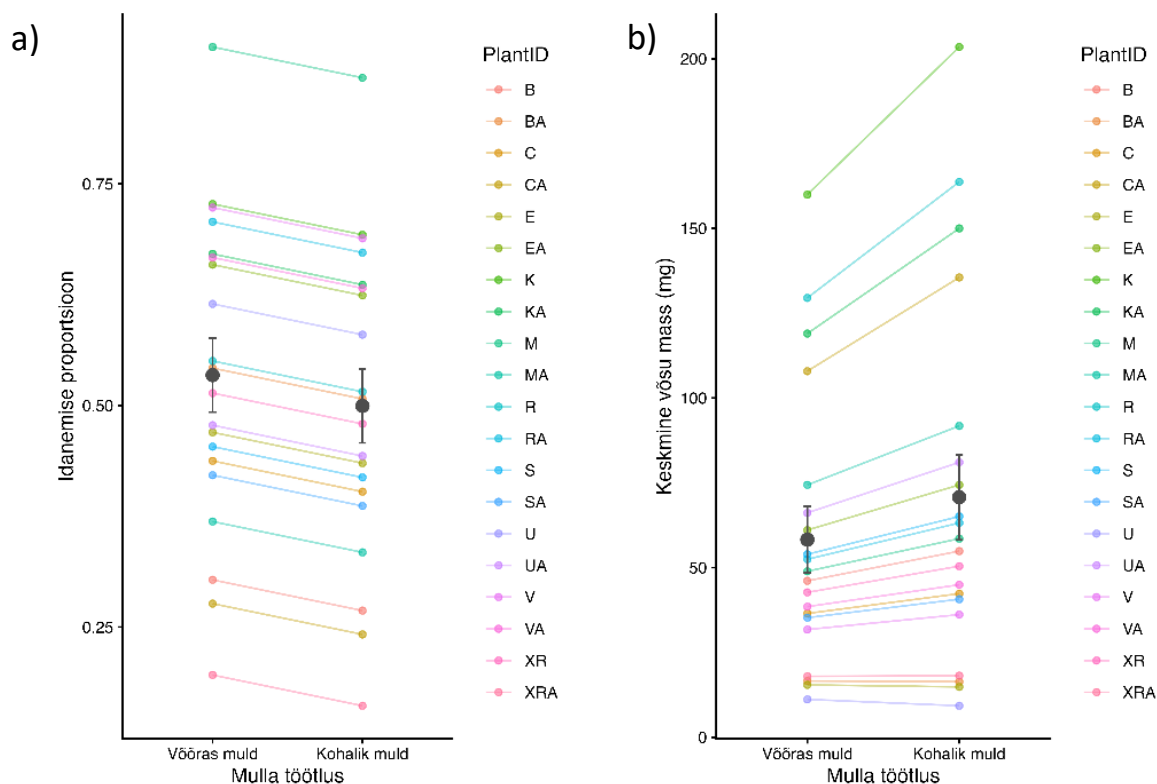
Selgrootute poolt põhjustatud herbivooria puudumise tõenäosus oli oluliselt madalam karjatatud rohumaal taimedel kui mahajäetud rohumaal ($z = -3,41$, $P < 0,001$; Joonis 4a). Herbivooria intensiivsus ei erinenud oluliselt majandamise viiside vahel ($z = 0,059$, $P = 0,953$; Joonis 4b).



Joonis 4. Herbivooria puudumise tõenäosus (a) ja intensiivsus (b) karjatatud ja mahajäetud rohumaadel

3.2 Ühistes tingimustes kasvanud taimed

Taimede idanemisedukus oli statistiliselt oluliselt mõjutatud ainult mulla päritolust (Tabel 1), olles madalam kodumullas ($F_{1,89} = 5,3$, $P = 0,024$, joonis 5a). Taimede biomass ühe taime kohta sõltus marginaalselt ($F_{1,98} = 3,9$, $P = 0,051$), ning taimede võsu ($F_{1,89} = 5,3$, $P = 0,024$) ja juure biomass ($F_{1,89} = 6,5$, $P = 0,01$) poti kohta sõltus oluliselt mulla päritolust, olles suurem kodumullal (joonis 5b). Idanemisedukus ja taimede biomass polnud oluliselt mõjutatud taime ja mulla päritolu koosmõjust (Tabel 1). Taimede biomassi variatsioonikordaja taimede ja mulla päritolust ja nende koosmõjust oluliselt ei sõltunud (Tabel 1).



Joonis 5. Ühtsetes katsetingimustes kasvanud taimede idanemisedukus (a) ja maaapealne biomass (b) võõras ja kodumullas. Tähed tähistavad mis asukohast taim pärit on. Mahajäetud rohumaade tähistuseks on lühendi lõpus olev A, nt C ja CA moodustavad paari, kus C tähistab karjatatud ala ja CA lähedal asuvat mahajäetud ala.

Dispersioonanalüüs näitas, et ühistes tingimustes kasvatatud taimede puhul ei sõltunud lehtede keskmine kuivainesisaldus oluliselt sellest, kas taimed pärinesid karjatatud või mahajäetud rohumaalt (taime päritolu mõju $F_{1,12} = 0,0001$, $P = 0,993$; Joonis 4b).

Mõõdetud maaapealsetest (keskmine lehe kuivainesisaldus, lehe kuivainesisalduse variatsioonikordaja, lehe eripind) ja maa-alustest (juure eripind, juure koetihedus, juure diameeter, juure-võsu suhe) tunnustest ei olnud ükski taime ja mulla päritolust ja nende koosmõjust mõjutatud (Tabel 1). Juurte koloniseeritus krohmseente poolt, arbuskulite osakaal ning juureeritiste C ja N hulk ei sõltunud samuti taime ja mulla päritolust ja nende koosmõjust (Tabel 1).

Tabel 1. Ühistes tingimustes kasvatatud taimede funktsionaalsete tunnuste sõltuvus taime päritolust, taime kasvamiseks kas kodu- või võõras mullas ja taim-muld interaktsioonist. Paksus kirjas on märgitud statistiliselt olulised ($P < 0,05$) seosed. Lühend CV tähistab variatsioonikordajat. Võsu mass taim tähistab maaepalset biomassi ühe taime kohta. Teiste tunnuste puhul vaadeldi tunnuseid poti kohta. LDMC – lehe kuivainesisaldus, SLA – lehe eripind, SRL – juure eripikkus, RTD – juure koetihedus, RD – juure diameeter, AMF – krohmseen. Näidatud on dispersioonanalüüsi tulemused: F statistikud, vabadusastmed ja P-väärtused.

	Taime päritolu		Kodu/võõras muld		Taim x muld	
Idanemisedukus	$F_{1,18} = 0,8$	$P = 0,384$	$F_{1,89} = 5,3$	$P = 0,024$	$F_{1,9} = 0,21$	$P = 0,658$
Võsu mass taim (mg)	$F_{1,98} = 0,08$	$P = 0,774$	$F_{1,98} = 3,9$	$P = 0,051$	$F_{1,18} = 0,24$	$P = 0,63$
Võsu mass (mg)	$F_{1,9} = 0,112$	$P = 0,746$	$F_{1,89} = 5,3$	$P = 0,024$	$F_{1,17} = 0,011$	$P = 0,918$
Võsu mass CV (mg)	$F_{1,11} = 1,7$	$P = 0,224$	$F_{1,89} = 2,7$	$P = 0,105$	$F_{1,14} = 0,34$	$P = 0,569$
Juure mass (g)	$F_{1,9} = 0,48$	$P = 0,51$	$F_{1,89} = 6,5$	$P = 0,01$	$F_{1,17} = 0,01$	$P = 0,91$
Juure-võsu suhe	$F_{1,10} = 0,03$	$P = 0,873$	$F_{1,89} = 3,4$	$P = 0,07$	$F_{1,15} = 0,54$	$P = 0,472$
LDMC (mg/g)	$F_{1,12} = 0,0001$	$P = 0,993$	$F_{1,90} = 0,004$	$P = 0,948$	$F_{1,12} = 0,32$	$P = 0,579$
LDMC CV (mg/g)	$F_{1,13} = 1,1$	$P = 0,315$	$F_{1,89} = 0,63$	$P = 0,428$	$F_{1,12} = 2,7$	$P = 0,129$
SLA (cm ² /g)	$F_{1,10} = 0,2$	$P = 0,666$	$F_{1,89} = 0,29$	$P = 0,593$	$F_{1,15} = 0,02$	$P = 0,888$
SRL (cm/mg)	$F_{1,10} = 0,37$	$P = 0,558$	$F_{1,90} = 1,8$	$P = 0,182$	$F_{1,17} = 0,15$	$P = 0,7$
RTD (g/cm)	$F_{1,13} = 0,17$	$P = 0,683$	$F_{1,92} = 2,3$	$P = 0,135$	$F_{1,13} = 0,21$	$P = 0,651$
RD (mm)	$F_{1,98} = 1,3$	$P = 0,254$	$F_{1,98} = 0,06$	$P = 0,81$	$F_{1,18} = 0,003$	$P = 0,961$
AMF hüüfid	$F_{1,98} = 0,02$	$P = 0,895$	$F_{1,98} = 0,06$	$P = 0,804$	$F_{1,18} = 1,6$	$P = 0,217$
AMF arbuskulid	$F_{1,11} = 0,43$	$P = 0,527$	$F_{1,90} = 1,5$	$P = 0,223$	$F_{1,14} = 0,08$	$P = 0,781$
Juureeritised C (mg)	$F_{1,9} = 0,09$	$P = 0,771$	$F_{1,89} = 1,6$	$P = 0,216$	$F_{1,17} = 0,89$	$P = 0,36$
Juureeritised N (mg)	$F_{1,9} = 0,07$	$P = 0,795$	$F_{1,89} = 0,38$	$P = 0,54$	$F_{1,16} = 0,37$	$P = 0,549$

4. Arutelu

4.1 Mahajätmise mõju populatsioonitihedusele

Antud töös leidis kinnitust esimene hüpotees, et rohumaade mahajätmisel on negatiivne mõju arujumika populatsioonitihedusele. See on kooskõlas varasemate töödega, mis näitavad taimede liigirikkuse vähenemist mahajäetud rohumaadel (Estel et al., 2015; Prangel et al., 2023). Populatsioonitiheduse langus näitab, et kasvutingimused on mahajäetud rohumaadel arujumika jaoks ebasoodsamad (Eskelinen et al., 2022). Madalam populatsioonitihedus võis tuleneda kas ebasobilikest kasvutingimustest, halvenenud paljunemisedukusest või mõlema koosmõjust.

Peamiseks ebasobivaks kasvutingimuseks mahajäetud aladel on arujumika jaoks ilmselt valguskonkurents, kus taim ei suuda kiirekasvulisematega võistelda ning kasvab seetõttu hajusamalt. Ka Eskelinen et al. (2022) leidsid, et karjatamise lõpetamisele järgnev rohumaaliikide arvukuse vähenemine on eelkõige tingitud aeglase- ja madalakasvuliste taimede allajäämisest valguskonkurentsis. Hajusamat kasvu võib põhjustada ka puittaimede suurem domineerimine, mis süvendab valguskonkurentsi veelgi. Lisaks kaasneb puittaimede sagenemisega ektomükoriisete seente osakaalu kasv mullas, muutes krohmseente kooslust. Kuigi antud töös ei leitud mahajäetud ja karjatatud rohumaal taimede puhul juurte krohmseente koloniseerituse osakaalus statistiliselt olulisi erinevusi, võib muutus olla toimunud krohmseente liigilises koosseisus (Mai et al., 2023) või liigirikkuses (Neuenkamp et al., 2018; Prangel et al., 2023). Kui koosluses on krohmseente liigiline koosseis muutunud või liigirikkus vähenenud, on väiksem tõenäosus, et taim on sümbioosis liigiga, mis tagab taimele maksimaalse kasu (Sheng et al., 2022; Smith & Read, 2010).

Tulemustest selgus, et mahajäetud ja karjatatud rohumaadelt kogutud arujumika seemnete keskmine mass ja keskmine seemnete arv õisiku kohta ei erinenud, mis viitab sellele, et maakasutuse muutus ei ole toonud kaasa muutust liigi investeeringus reproduktiivsusesse. Seda toetab ka mahajäetud ja karjatatud rohumaadelt pärit taimede sarnane seemnete idanevus ühistes tingimustes. Kuna taimede endi vahel reproduktiivsuses erinevusi ei esinenud, võib langenud populatsioonitihedus viidata looduslikes tingimustes vähenenud idandite ellujäämisele ebasoodsate keskkonnatingimuste tõttu. Näiteks on mahajäetud aladel rohkem taimset kõdu (Tõnisson et al., 2026), mis vähendab idanemiseks sobivaid kasvukohti (Ruprecht et al., 2010).

4.2 Erinevused herbivoorias

Töös leidis kinnitust teine hüpotees, et rohumaade mahajätmisel muutub selgrootute põhjustatud herbivooria sagedasemaks. Tulemus on kooskõlas varasemate töödega, kus leiti samuti, et varjus on putukherbivooria sagedasem (Schrijvers-Gonlag et al., 2020) ning uuringutega, et putukherbivoorid eelistavad varjulisi elupaiku (Mazza et al., 2002) ja limused eelistavad pigem varjulisi ja niiskeid elupaiku, kus kariloomi pole või nende mõjutused on minimaalsed (Barker, 1991). Lisaks näitasid töö tulemused, et looduslikes tingimustes on mahajäetud alade lehtede kuivainesisaldus madalam kui karjatatud rohumaadel. Kõrgem kuivainesisaldus annab lehtedele kaitset herbivooria eest, sest paksemad ja tugevamad rakukestad on mehaaniliselt rohkem kaitstud ja herbivooridele vähem atraktiivsed (Wright et al., 2004).

Samas herbivooria intensiivsuses karjatatud ja mahajäetud alade vahel statistiliselt olulisi erinevusi ei esinenud, mis on vastuolus tulemusega, et karjatatud aladel on paremini kaitstud lehed. Kuna kahjustuste intensiivsust hinnati silma järgi, on vastuolu kõige tõenäolisemalt tingitud hindamise subjektiivsusest. Samuti on võimalik, et erinevused lehe kuivainesisalduses pole lihtsalt piisavalt suured, et herbivooria intensiivsust nähtavalt mõjutada või et mahajäetud alade lehed kompenseerivad nõrgenenud mehaanilist kaitset keemiliselt. Kõrgem keemiline kaitstus oleks aga vastuolus Baraza et al. (2004) uuringuga, mis leidis, et varjus on taimed keemiliselt halvemini kaitstud. Erinevus võib tuleneda ka selgrootute herbivooride käitumuslikest omapäradest. Võimalik, et kõrgema kuivainesisaldusega lehti valiti küll söömiseks vähem, aga kui neid juba söödi, siis lehe kõrgem kaitstus rolli ei mänginud.

4.3 Mahajätmise mõju funktsionaalsetele tunnustele

Kolmandale hüpoteesile, et mahajäetud rohumaadel nihkuvad funktsionaalsed tunnused väiksema kaitse suunas antud töö tulemused väga tugevat kinnitust ei andnud. Ühistes tingimustes kasvanud taimede puhul, mida kasvatati pärilike muutuste hindamiseks samades oludes, polnud ükski funktsionaalne tunnus majandamisviisi poolt märkimisväärselt mõjutatud. Valikusurve võib liigist sõltuvalt mõjutada funktsionaalseid tunnuseid erineva tugevuse ja suunaga (Pluess, 2013; Völler et al., 2017) ning keskkonnatingimused, mis avaldavad tugevat survet ühele liigile, ei pruugi teist nii tugevalt mõjutada (Futuyma, 2010). Lisaks mõjutavad taime looduslikes tingimustes erinevad surved korraga, mis võivad taime tunnuseid samaaegselt eri suundades mõjutada (Kumordzi et al., 2019), nii et surve ei peegeldu funktsionaalsetes tunnustes. See võib seletada miks näiteks Tõnisson et al. (2026) uuringus

keskmise väriheinaga (*Briza media* L.) esinesid pärilikud muutused lehetunnustes, kuid antud töös arujumika puhul pärilikke muutusi ei esinenud. Viimaks on võimalik, et surved mõjutavad mõlema liigi tunnuseid pärilikult siiski samas suunas, kuid arujumika puhul pole see lihtsalt veel jõudnud toimuda. See oleks kooskõlas ka Herz et al. (2017) uurimusega, kus leiti, et kõrrelised suudavad rohunditest kiiremini keskkonnamuutustele vastata.

Looduses kogutud taimede puhul oli mahajäetud rohumaade lehe kuivainesisaldus karjatutest madalam, viidates taimede madalamale kaitstusele. Kuna madalam kuivainesisaldus esines looduses, aga mitte ühistes tingimustes, on tegu plastilise vastusega. Sarnaseid tulemusi on näidanud ka Tõnisson et al. (2026) uuring, kus lehe kuivainesisaldus oli majandamisviisi poolt mõjutatud, olles looduses kasvanud taimedel mahajäetud rohumaadel samuti madalam kui karjatatud aladel. Vastupidiselt antud uuringule leidsid Tõnisson et al. (2026), et ühistes tingimustes oli mahajäetud rohumaa taimede kuivainesisaldus hoopiski kõrgem, viidates pärilikule vastusele, mida varjas vastassuunaline plastilisus. Madalam kuivainesisaldus mahajäetud aladel võib olla põhjustatud valguskonkurentsist, mis avaldab survet kaitstuse asemel panustada ressursse hoopis kasvu.

4.4 Kodumulla mõju idanemisele ja biomassile

Antud töös leidis kinnitust ka neljas hüpotees, et taimed kasvavad paremini kodumullas. See on kooskõlas mitmete varasemate töödega, kus leiti samuti, et taimed on paremini kohastunud kodumulla tingimustega, olles seal kõrgema idanemisedukuse ja biomassiga (Johnson et al., 2010; Rúa et al., 2016; Smith et al., 2012). See on tõenäoliselt tingitud sellest, et taimed on kohanenud kohalike mullaorganismidega efektiivsemalt koostööd tegema (Rúa et al., 2016). Kuigi antud töös ei esinenud juurte krohmseente koloniseerituse osakaalus statistiliselt olulisi erinevusi, võis erineda krohmseente liigiline koosseis – kodumullas võis esineda taimele kasulikumat koostööd pakkuvaid krohmseente liike (Johnson et al., 2010; Rúa et al., 2016). Lisaks võisid taimed olla paremini kohanenud mulla abiootiliste tingimustega, nagu pH, niiskus ja toitainete kättesaadavus, sealhulgas lämmastiku- või fosforivaegus (Johnson et al., 2010; Rúa et al., 2016).

Kuna võõras muld pärines lähedal asuvalt, kuid kontrastse majandamisviisiga alalt, võis rolli mängida ka majandamisviisi mõju mullale. Mai et al. (2023) uuring näitas, et muld on otseselt majandamisviisist mõjutatud. Seega võib kodumulla positiivne mõju taimele peegeldada kohastumust majandamisviisiga. Kuigi katse tulemustest ei ilmnenud evolutsioonilisi muutusi üheski mõõdetud tunnuses, võis esineda kohastumus milleski, mida mõõtmisega ei tuvastatud.

Vastupidiselt varasema uuringuga (Smith et al. 2012) oli antud töös taimede idanemisedukus kodumullas halvem. Samas on mõlemad tulemused kooskõlas Dostálek et al. (2022) tööga, kus leiti, et taim-muld tagasiside võib taime elu jooksul, näiteks idanemisest kasvamiseni, varieeruda. Negatiivne taim-muld tagasiside seemnete idanemisel võib olla põhjustatud sellest, et lähestikku paiknevad liigikaaslased idanevad halvemini, kuna nad konkureerivad samade ressursside pärast või nende ümber koguneb rohkem liigispetsiifilisi patogeene (Kulmatiski et al., 2008; van der Putten et al., 2013). Negatiivse mõju hilisem nõrgenemine võib tuleneda liigispetsiifiliste patogeenide mõju vähenemisest tänu mutualistide osakaalu suurenemisele (Klironomos, 2002). Antud töö tulemused näitavad, et kuigi arujumika idanemisedukus langes, kasvavad taimed paremini kodumullas, sest sealsed tingimused tagavad tõenäoliselt pikemas perspektiivis tõhusama koostöö mullaorganismidega kui võõras mullas.

Kokkuvõte

Taimede funktsionaalsed tunnused ja biotilised interaktsioonid sõltuvad maakasutusviisist. Karjatatud rohumaadel on peamine taimi mõjutav tegur selgroogsete herbivooria. Mahajäetud rohumaadel, kus majandamine on lõpetatud, on peamiseks loodusliku valiku surveks koosluse kinnikasvamisest tulenev valguskonkurents. Nende survete mõju uurimine on oluline maakasutuse mõjude hindamiseks ja rohumaade elurikkuse säilitamiseks.

Oma uurimistöös võrdlesin kahe erineva majandamisviisiga rohumaadelt pärit arujumika (*Centaurea jacea* L.) populatsioone. Pooled populatsioonid pärinesid pikalt ja pidevalt karjatatud rohumaadelt ning teine pool pärines aladelt, kus ajalooliselt küll karjatati, kuid kus pole enam üle kolmekümne viie aasta majandatud. Uuris taimi nii looduslikes tingimustes kui ka ühiste tingimustega katses, et eristada pärilikke muutusi fenotüübilisest plastilisusest. Katses testiti ka kodumulla mõju taimede kasvule. Kuna võõras muld pärines taimede vastupidise majandamisviisiga proovialalt, sai selle abil hinnata, kui hästi on taimed majandamisviisi tõttu muutunud mullatingimustega kohastunud.

Tulemused näitasid, et rohumaade karjatamise lõpetamisel langeb arujumika arvukus märgatavalt, kuid uuringus kogutud andmete põhjal ei paistnud rohumaade kinnikasvamine taimede paljunemisedukust mõjutavat. Samuti kasvas rohumaade kinnikasvamisel selgrootute herbivooria sagedus, kuid herbivooria intensiivsust see ei mõjutanud. Uuritud funktsionaalsetes tunnustes pärilikke muutusi ei leitud, kuid karjatatud rohumaa taimedel oli looduslikes tingimustes kõrgem lehe kuivainesisaldus kui kinnikasvavatel rohumaadel, mis viitab fenotüübilisele plastilisusele. Taimed kasvasid paremini kodumullas, viidates kohastumusele kohalike tingimustega. Kuna majandamine mõjutab mullatingimusi ja -koosluseid, võib järeldada, et taimede kohastumine majandamisviisiga hõlmab maa-aluseid interaktsioone.

Summary

Plant functional traits and biotic interactions are shaped by land use practices. In grazed grasslands, the primary driver of plant performance is vertebrate herbivory. In abandoned semi-natural grasslands, where management has ceased, the main selective pressure is light competition resulting from tree and shrub encroachment. Studying the effects of these pressures is important for assessing the impacts of land use change on plant populations and for preserving grassland biodiversity.

In this study, I compared twenty populations of brown knapweed (*Centaurea jacea* L.) originating from grasslands with two contrasting management histories. Half of the populations came from long-term continuously grazed grasslands, while the other half came from sites that were historically grazed but have not been managed for over thirty-five years. I studied the plants both under natural field conditions and in a common garden experiment, in order to distinguish heritable trait changes from phenotypic plasticity. The experiment also tested the effect of local versus unfamiliar soil on plant growth. Since the unfamiliar soil originated from a nearby site with the opposite management history, it also allowed assessment of plant adaptation to soils shaped by their respective management regime.

The results showed that the cessation of grassland grazing leads to a marked decline in *Centaurea jacea* abundance. However, based on the data collected in this study, management did not appear to affect plant reproductive success. Grassland encroachment was also associated with an increase in the frequency of invertebrate herbivory, but it did not affect herbivory intensity. No heritable changes were found in the functional traits examined. However, plants from grazed grasslands had higher leaf dry matter content under natural conditions, suggesting an important role of phenotypic plasticity in plant responses to land use change. Plants grew better in home soil, indicating adaptation to local soil conditions. Since management directly affects soil conditions and soil communities, it can also be concluded that plant adaptation to their management regime involves changes in plant-soil interactions.

Tänuõnad

Täna oma juhendajaid Marina Semtsenkot ja Kadri Kooremit, kes planeerisid katse, aitasid seda läbi viia ja käisid minuga välitöödel. Olen väga tänulik, et olite alati vajadusel olemas, arutlesite, selgitasite ning abistasite muul moel nii nõu kui ka jõuga. Soovin tänada Miinat, kes osales samuti välitöödel ning aitas katse läbiviimisel, laboritehnika kasutamisel ja uute meetoditega tutvumisel, olles kogu protsessi vältel suureks toeks. Täna ka kogu ülejäänud Evolutsioonilise taimeökoloogia töörühma, kes aitasid katset läbi viia ning olid abivalmid ja toetavad. Viimaks täna oma perekonda ja sõpru, kes kuulasid, toetasid ja kaasa mõtlesid.

Kasutatud kirjandus

- Adler, P. B., Salguero-Gómez, R., Compagnoni, A., Hsu, J. S., Ray-Mukherjee, J., Mbeau-Ache, C., & Franco, M. (2014). Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(2), 740–745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>
- Anthony, M. A., Bender, S. F., & Van Der Heijden, M. G. A. (2023). Enumerating soil biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(33), e2304663120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2304663120>
- Baraza, E., Gómez, J. M., Hódar, J. A., & Zamora, R. (2004). Herbivory has a greater impact in shade than in sun: Response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany*, 82(3), 357–364. <https://doi.org/10.1139/b04-004>
- Barker, G. M. (1991). Biology of slugs (Agriolimacidae and Arionidae: Mollusca) in New Zealand hill country pastures. *Oecologia*, 85(4), 581–595. <https://doi.org/10.1007/BF00323771>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bever, J. D., Westover, K. M., & Antonovics, J. (1997). Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics: The Utility of the Feedback Approach. *The Journal of Ecology*, 85(5), 561. <https://doi.org/10.2307/2960528>
- Birks, H. H., & Birks, H. J. B. (2004). The Rise and Fall of Forests. *Science*, 305(5683), 484–485. <https://doi.org/10.1126/science.1101357>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Bruun, H. H. (2000). Patterns of species richness in dry grassland patches in an agricultural landscape. *Ecography*, 23(6), 641–650. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00307.x>
- Burgess, K. S., Etterson, J. R., & Galloway, L. F. (2007). Artificial selection shifts flowering phenology and other correlated traits in an autotetraploid herb. *Heredity*, 99(6), 641–648. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6801043>
- Cantero, J. J., Partel, M., & Zobel, M. (1999). Is Species Richness Dependent on the Neighbouring Stands? An Analysis of the Community Patterns in Mountain Grasslands of Central Argentina. *Oikos*, 87(2), 346. <https://doi.org/10.2307/3546750>
- Carroll, S. P., Hendry, A. P., Reznick, D. N., & Fox, C. W. (2007). Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21(3), 387–393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x>
- Chen, L., & Liu, Y. (2024). The Function of Root Exudates in the Root Colonization by Beneficial Soil Rhizobacteria. *Biology*, 13(2), 95. <https://doi.org/10.3390/biology13020095>

- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2), 313–341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>
- Dixon, A. P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., & Loucks, C. J. (2014). Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41(11), 2003–2019. <https://doi.org/10.1111/jbi.12381>
- Dostálek, T., Knappová, J., & Münzbergová, Z. (2022). The role of plant–soil feedback in long-term species coexistence cannot be predicted from its effects on plant performance. *Annals of Botany*, 130(4), 535–546. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac080>
- Dowarah, B., Gill, S. S., & Agarwala, N. (2022). Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Conferring Tolerance to Biotic Stresses in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(4), 1429–1444. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10392-5>
- Dwyer, J. M., Hobbs, R. J., & Mayfield, M. M. (2014). Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology*, 95(2), 399–410. <https://doi.org/10.1890/13-0412.1>
- Eskelinen, A., Harpole, W. S., Jessen, M.-T., Virtanen, R., & Hautier, Y. (2022). Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity. *Nature*, 611(7935), 301–305. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05383-9>
- Estel, S., Kuemmerle, T., Alcántara, C., Levers, C., Prishchepov, A., & Hostert, P. (2015). Mapping farmland abandonment and recultivation across Europe using MODIS NDVI time series. *Remote Sensing of Environment*, 163, 312–325. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.03.028>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R companion to applied regression* (3rd ed.). Sage. <https://www.john-fox.ca/Companion/>
- Freschet, G. T., Roumet, C., Comas, L. H., Weemstra, M., Bengough, A. G., Rewald, B., Bardgett, R. D., De Deyn, G. B., Johnson, D., Klimešová, J., Lukac, M., McCormack, M. L., Meier, I. C., Pagès, L., Poorter, H., Prieto, I., Wurzbarger, N., Zadworny, M., Bagniewska-Zadworna, A., ... Stokes, A. (2021). Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: Current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*, 232(3), 1123–1158. <https://doi.org/10.1111/nph.17072>
- Fukano, Y., Guo, W., Uchida, K., & Tachiki, Y. (2020). Contemporary adaptive divergence of plant competitive traits in urban and rural populations and its implication for weed management. *Journal of Ecology*, 108(6), 2521–2530. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13472>
- Futuyma, D. J. (2010). EVOLUTIONARY CONSTRAINT AND ECOLOGICAL CONSEQUENCES. *Evolution*, 64(7), 1865–1884. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.00960.x>

- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A Standardized Protocol for the Determination of Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content. *Functional Ecology*, 15(5), 688–695.
- Hajek, P., Hertel, D., & Leuschner, C. (2013). Intraspecific variation in root and leaf traits and leaf-root trait linkages in eight aspen demes (*Populus tremula* and *P. tremuloides*). *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00415>
- Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for Light Causes Plant Biodiversity Loss After Eutrophication. *Science*, 324(5927), 636–638. <https://doi.org/10.1126/science.1169640>
- Hejcman, M., Hejcmanová, P., Pavlů, V., & Beneš, J. (2013). Origin and history of grasslands in Central Europe – a review. *Grass and Forage Science*, 68(3), 345–363. <https://doi.org/10.1111/gfs.12066>
- Helm, A., & Toussaint, A. (2020). *Poollooduslike koosluste ökoloogilise toomise hinnang*. Tartu Ülikool, Ökoloogia ja Maateaduste Instituut.
- Herz, K., Dietz, S., Haider, S., Jandt, U., Scheel, D., & Bruehlheide, H. (2017). Drivers of intraspecific trait variation of grass and forb species in German meadows and pastures. *Journal of Vegetation Science*, 28(4), 705–716. <https://doi.org/10.1111/jvs.12534>
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., & Schulze, E.-D. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(14), 7362–7366. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362>
- Johnson, N. C., Wilson, G. W. T., Bowker, M. A., Wilson, J. A., & Miller, R. M. (2010). Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5), 2093–2098. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906710107>
- Jones, D. L., Nguyen, C., & Finlay, R. D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil*, 321(1–2), 5–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Kalisz, S., & Wardle, G. M. (1994). Life history variation in *Campanula americana* (Campanulaceae): Population differentiation. *American Journal of Botany*, 81(5), 521–527. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15480.x>
- Kängsep, P. (2024). *Taimede ja mulla vaheline tagasiside koosluste ja populatsioonide kujundajana* [Bakalaureusetöö, Tartu Ülikool]. <https://hdl.handle.net/10062/102339>
- Kiers, E. T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J. A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C. R., Kowalchuk, G. A., Hart, M. M., Bago, A., Palmer, T. M., West, S. A., Vandenkoornhuyse, P., Jansa, J., & Bücking, H. (2011). Reciprocal Rewards Stabilize Cooperation in the Mycorrhizal Symbiosis. *Science*, 333(6044), 880–882. <https://doi.org/10.1126/science.1208473>
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Den Held, S., Bienen, R., Verbeek, S., & Vegelin, K. (2009). Seed production in fens and fen meadows along a disturbance gradient. *Applied Vegetation Science*, 12(3), 304–315. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01024.x>
- Klironomos, J. N. (2002). Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 417(6884), 67–70. <https://doi.org/10.1038/417067a>
- Köhler, B., Gigon, A., Edwards, P. J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A., & Ryser, P. (2005). Changes in the species composition and conservation value of limestone

- grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(1), 51–67. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2004.11.003>
- Kull, K., & Zobel, M. (1991). High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science*, 2(5), 715–718. <https://doi.org/10.2307/3236182>
- Kulmatiski, A., Beard, K. H., Stevens, J. R., & Cobbold, S. M. (2008). Plant–soil feedbacks: A meta-analytical review. *Ecology Letters*, 11(9), 980–992. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01209.x>
- Kumordzi, B. B., Aubin, I., Cardou, F., Shipley, B., Violle, C., Johnstone, J., Anand, M., Arsenault, A., Bell, F. W., Bergeron, Y., Boulangeat, I., Brousseau, M., De Grandpré, L., Delagrangé, S., Fenton, N. J., Gravel, D., Macdonald, S. E., Hamel, B., Higelin, M., ... Munson, A. D. (2019). Geographic scale and disturbance influence intraspecific trait variability in leaves and roots of North American understorey plants. *Functional Ecology*, 33(9), 1771–1784. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13402>
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., & Fischer, M. (2006). How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94(5), 942–952. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01150.x>
- Lindsey Iii, B. E., Rivero, L., Calhoun, C. S., Grotewold, E., & Brkljacic, J. (2017). Standardized Method for High-throughput Sterilization of Arabidopsis Seeds. *Journal of Visualized Experiments*, (128), 56587. <https://doi.org/10.3791/56587>
- Mai, S., Mao, H., Jiang, Y., Huang, T., Yang, Q., Xing, G., Wang, X., Yang, H., & Liu, W. (2023). Characteristics of the soil arbuscular mycorrhizal fungal community along succession stages in tropical forest and its driving factors. *Frontiers in Environmental Science*, 10, 1110655. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.1110655>
- Mangels, J., Fiedler, K., Schneider, F. D., & Blüthgen, N. (2017). Diversity and trait composition of moths respond to land-use intensification in grasslands: Generalists replace specialists. *Biodiversity and Conservation*, 26(14), 3385–3405. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1411-z>
- Mazza, C. A., Izaguirre, M. M., Zavala, J., Scopel, A. L., & Ballaré, C. L. (2002). Insect perception of ambient ultraviolet-B radiation. *Ecology Letters*, 5(6), 722–726. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00379.x>
- McGonigle, T. P., Miller, M. H., Evans, D. G., Fairchild, G. L., & Swan, J. A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—Arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115(3), 495–501. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x>
- Messier, J., McGill, B. J., & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13(7), 838–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>
- Musche, M., Settele, J., & Durka, W. (2008). Genetic Population Structure and Reproductive Fitness in the Plant *Sanguisorba officinalis* in Populations Supporting Colonies of an Endangered *Maculinea* Butterfly. *International Journal of Plant Sciences*, 169(2), 253–262. <https://doi.org/10.1086/524112>
- Neff, F., Prati, D., Achury, R., Ambarlı, D., Bolliger, R., Brändle, M., Freitag, M., Hölzel, N., Kleinebecker, T., Knecht, A., Schäfer, D., Schall, P., Seibold, S., Staab, M., Weisser, W.

- W., Pellissier, L., & Gossner, M. M. (2023). Reduction of invertebrate herbivory by land use is only partly explained by changes in plant and insect characteristics. *Ecological Monographs*, 93(2), e1571. <https://doi.org/10.1002/ecm.1571>
- Neuenkamp, L., Lewis, R. J., Koorem, K., Zobel, K., & Zobel, M. (2016). Changes in dispersal and light capturing traits explain post-abandonment community change in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 27(6), 1222–1232. <https://doi.org/10.1111/jvs.12449>
- Neuenkamp, L., Metsoja, J.-A., Zobel, M., & Hölzel, N. (2013). Impact of management on biodiversity-biomass relations in Estonian flooded meadows. *Plant Ecology*, 214(6), 845–856. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0213-y>
- Neuenkamp, L., Moora, M., Öpik, M., Davison, J., Gerz, M., Männistö, M., Jairus, T., Vasar, M., & Zobel, M. (2018). The role of plant mycorrhizal type and status in modulating the relationship between plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist*, 220(4), 1236–1247. <https://doi.org/10.1111/nph.14995>
- Pärtel, M., Bruun, H. H., & Sammuli, M. (2005). Biodiversity in temperate European grasslands: Origin and conservation. In *Grassland Science in Europe* (Vol. 10, pp. 1–14). https://doi.org/http://www.planteco.lu.se/people/hhb/Partel_Bruun_Sammuli_2005_Grassland_Science_in_Europe_10.pdf (Original work published Grassland Science in Europe)
- Pärtel, M., Kalamees, R., Reier, Ü., Tuvi, E.-L., Roosalu, E., Vellak, A., & Zobel, M. (2005). Grouping and prioritization of vascular plant species for conservation: Combining natural rarity and management need. *Biological Conservation*, 123(3), 271–278.
- Pärtel, M., & Zobel, M. (1999). Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography*, 22(2), 153–159. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00463.x>
- Petermann, J. S., & Buzhdygan, O. Y. (2021). Grassland biodiversity. *Current Biology*, 31(19), R1195–R1201. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.060>
- Pluess, A. R. (2013). Meta-analysis reveals microevolution in grassland plant species under contrasting management. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2375–2400. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0528-y>
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1), 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Poptcheva, K., Schwartz, P., Vogel, A., Kleinebecker, T., & Hölzel, N. (2009). Changes in wet meadow vegetation after 20 years of different management in a field experiment (North-West Germany). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 134(1–2), 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.06.004>
- Prangel, E., Kasari-Toussaint, L., Neuenkamp, L., Noreika, N., Karise, R., Marja, R., Ingerpuu, N., Kupper, T., Keenberg, L., Oja, E., Meriste, M., Tiitsaar, A., Ivask, M., & Helm, A. (2023). Afforestation and abandonment of semi-natural grasslands lead to biodiversity loss and a decline in ecosystem services and functions. *Journal of Applied Ecology*, 60(5), 825–836. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14375>

- R Core Team. (2026). *R: A language and environment for statistical computing* (Version 4.5.3) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rannap, R., Kaart, T., Pehlak, H., Kana, S., Soomets, E., & Lanno, K. (2017). Coastal meadow management for threatened waders has a strong supporting impact on meadow plants and amphibians. *Journal for Nature Conservation*, 35, 77–91. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.12.004>
- Rashid War, A., Kumar Taggar, G., Hussain, B., Sachdeva Taggar, M., Nair, R. M., & Sharma, H. C. (2018). Plant Defense Against Herbivory and Insect Adaptations. *AoB PLANTS*. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply037>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Walters, M. B., Vanderklein, D. W., & Buschena, C. (1998). Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, 12(3), 327–338. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00208.x>
- Reisch, C., & Poschlod, P. (2003). Intraspecific variation, land use and habitat quality – a phenologic and morphometric analysis of *Sesleria albicans* (Poaceae). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(4), 321–328. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00103>
- Reisch, C., & Poschlod, P. (2009). Land use affects flowering time: Seasonal and genetic differentiation in the grassland plant *Scabiosa columbaria*. *Evolutionary Ecology*, 23(5), 753–764. <https://doi.org/10.1007/s10682-008-9270-4>
- Reisch, C., & Poschlod, P. (2011). Morphology and phenology of *Scabiosa columbaria* from mown and grazed habitats – Results of a simulation experiment. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(10), 887–891. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.005>
- Retallack, G. J. (2001). Cenozoic Expansion of Grasslands and Climatic Cooling. *The Journal of Geology*, 109(4), 407–426. <https://doi.org/10.1086/320791>
- Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H., & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20(2), 207–216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x>
- Rúa, M. A., Antoninka, A., Antunes, P. M., Chaudhary, V. B., Gehring, C., Lamit, L. J., Piculell, B. J., Bever, J. D., Zabinski, C., Meadow, J. F., Lajeunesse, M. J., Milligan, B. G., Karst, J., & Hoeksema, J. D. (2016). Home-field advantage? Evidence of local adaptation among plants, soil, and arbuscular mycorrhizal fungi through meta-analysis. *BMC Evolutionary Biology*, 16(1), 122. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0698-9>
- Ruprecht, E., Enyedi, M. Z., Eckstein, R. L., & Donath, T. W. (2010). Restorative removal of plant litter and vegetation 40 years after abandonment enhances re-emergence of steppe grassland vegetation. *Biological Conservation*, 143(2), 449–456. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.012>

- Ryser, P. (1996). The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology*, 10(6), 717. <https://doi.org/10.2307/2390506>
- Ryser, P., & Eek, L. (2000). Consequences of phenotypic plasticity vs. Interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*, 87(3), 402–411. <https://doi.org/10.2307/2656636>
- Ryser, P., & Lambers, H. (1995). Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil*, 170(2), 251–265. <https://doi.org/10.1007/BF00010478>
- Sammul, M., Kull, K., & Tamm, A. (2003). Clonal growth in a species-rich grassland: Results of a 20-year fertilization experiment. *Folia Geobotanica*, 38(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/BF02803124>
- Schrijvers-Gonlag, M., Skarpe, C., & Andreassen, H. P. (2020). Influence of light availability and soil productivity on insect herbivory on bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) leaves following mammalian herbivory. *PLOS ONE*, 15(3), e0230509. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230509>
- Schwinning, S., & Weiner, J. (1998). Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113(4), 447–455. <https://doi.org/10.1007/s004420050397>
- Seethepalli, A., Dhakal, K., Griffiths, M., Guo, H., Freschet, G. T., & York, L. M. (2021). RhizoVision Explorer: Open-source software for root image analysis and measurement standardization. *AoB PLANTS*, 13(6), plab056. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab056>
- Sepp, S., Davison, J., Moora, M., Neuenkamp, L., Oja, J., Roslin, T., Vasar, M., Öpik, M., & Zobel, M. (2021). Woody encroachment in grassland elicits complex changes in the functional structure of above- and belowground biota. *Ecosphere*, 12(5), e03512. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3512>
- Sheng, M., Rosche, C., Al-Gharaibeh, M., Bullington, L. S., Callaway, R. M., Clark, T., Cleveland, C. C., Duan, W., Flory, S. L., Khasa, D. P., Klironomos, J. N., McLeod, M., Okada, M., Pal, R. W., Shah, M. A., & Lekberg, Y. (2022). Acquisition and evolution of enhanced mutualism—An underappreciated mechanism for invasive success? *The ISME Journal*, 16(11), 2467–2478. <https://doi.org/10.1038/s41396-022-01293-w>
- Singh, B. K., Jiang, G., Wei, Z., Sáez-Sandino, T., Gao, M., Liu, H., & Xiong, C. (2025). Plant pathogens, microbiomes, and soil health. *Trends in Microbiology*, 33(8), 887–902. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2025.03.013>
- Smart, S. M., Glanville, H. C., Blanes, M. D. C., Mercado, L. M., Emmett, B. A., Jones, D. L., Cosby, B. J., Marrs, R. H., Butler, A., Marshall, M. R., Reinsch, S., Herrero-Jáuregui, C., & Hodgson, J. G. (2017). Leaf dry matter content is better at predicting above-ground net primary production than specific leaf area. *Functional Ecology*, 31(6), 1336–1344. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12832>
- Smith, D. S., Schweitzer, J. A., Turk, P., Bailey, J. K., Hart, S. C., Shuster, S. M., & Whitham, T. G. (2012). Soil-mediated local adaptation alters seedling survival and performance. *Plant and Soil*, 352(1–2), 243–251. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0992-7>
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal Symbiosis* (3rd ed.). Academic Press.

- Snell-Rood, E. C., Kobiela, M. E., Sikkink, K. L., & Shephard, A. M. (2018). Mechanisms of Plastic Rescue in Novel Environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49(1), 331–354. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062622>
- Sotillo, A., Hardion, L., Chanez, E., Fujiki, K., & Muratet, A. (2024). Plant responses to urban gradients: Extinction, plasticity, adaptation. *Journal of Ecology*, 112(12), 2861–2875. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14427>
- Squires, V. R., Dengler, J., Feng, H., & Hua, L. (2018). *Grasslands of the World. Diversity, Management and Conservation*. Taylor & Francis Group, LLC.
- Tamm, A., Kull, K., & Sammul, M. (2001). Classifying clonal growth forms based on vegetative mobility and ramet longevity: A whole community analysis. *Evolutionary Ecology*, 15(4–6), 383–401. <https://doi.org/10.1023/A:1016093116926>
- Tönnisson, A., Eck, J., Jing, Y., Kängsep, P., Laaspere, L., Wu, J., Puura, L., Torsus, M., Koorem, K., Moora, M., Sepp, S., Davison, J., & Semchenko, M. (2026). Phenotypic plasticity masks evolutionary change in grassland plant traits in response to land use abandonment. *Journal of Ecology*, 114(1), e70238. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70238>
- Urban, M. C., Richardson, J. L., & Freidenfelds, N. A. (2014). Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evolutionary Applications*, 7(1), 88–103. <https://doi.org/10.1111/eva.12114>
- van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., Van De Voorde, T. F. J., & Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- van Swaay, C. A. M. A., & Warren, M. S. (2006). Prime Butterfly Areas of Europe: An Initial Selection of Priority Sites for Conservation. *Journal of Insect Conservation*, 10(1), 5–11. <https://doi.org/10.1007/s10841-005-7548-1>
- Vierheilig, H., Coughlan, A. P., Wyss, U., & Piché, Y. (1998). Ink and Vinegar, a Simple Staining Technique for Arbuscular-Mycorrhizal Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(12), 5004–5007. <https://doi.org/10.1128/AEM.64.12.5004-5007.1998>
- Villellas, J., Ehrlén, J., Crone, E. E., Csergő, A. M., Garcia, M. B., Laine, A., Roach, D. A., Salguero-Gómez, R., Wardle, G. M., Childs, D. Z., Elder, B. D., Finn, A., Munné-Bosch, S., Bachelot, B., Bódis, J., Bucharova, A., Caruso, C. M., Catford, J. A., Coghill, M., ... Buckley, Y. M. (2021). Phenotypic plasticity masks range-wide genetic differentiation for vegetative but not reproductive traits in a short-lived plant. *Ecology Letters*, 24(11), 2378–2393. <https://doi.org/10.1111/ele.13858>
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vives-Peris, V., De Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2020). Root exudates: From plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, 39(1), 3–17. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5>

- Vojtech, E., Turnbull, L. A., & Hector, A. (2007). Differences in Light Interception in Grass Monocultures Predict Short-Term Competitive Outcomes under Productive Conditions. *PLoS ONE*, 2(6), e499. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000499>
- Völler, E., Bossdorf, O., Prati, D., & Auge, H. (2017). Evolutionary responses to land use in eight common grassland plants. *Journal of Ecology*, 105(5), 1290–1297. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12746>
- Wang, X., Chi, Y., & Song, S. (2024). Important soil microbiota's effects on plants and soils: A comprehensive 30-year systematic literature review. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1347745. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1347745>
- Wang, Y., & Wesche, K. (2016). Vegetation and soil responses to livestock grazing in Central Asian grasslands: A review of Chinese literature. *Biodiversity and Conservation*, 25(12), 2401–2420. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1034-1>
- Westoby, M., Leishman, M., & Lord, J. (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1309–1318. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0114>
- Wickham, H. (2016). *Ggplot2*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143(1), 155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
- Withington, J. M., Reich, P. B., Oleksyn, J., & Eissenstat, D. M. (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76(3), 381–397. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076%5B0381:COSALS%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076%5B0381:COSALS%5D2.0.CO;2)
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright, I. J., & Westoby, M. (2000). Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology*, 14(1), 97–107. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00393.x>
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., Condit, R., Dalling, J. W., Davies, S. J., Díaz, S., Engelbrecht, B. M. J., Harms, K. E., Hubbell, S. P., Marks, C. O., Ruiz-Jaen, M. C., Salvador, C. M., & Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12), 3664–3674. <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>
- Zhang, J., Chai, M.-F., Shabala, S., Wang, K.-H., & Zhang, J.-L. (2023). Editorial: Adaptation mechanisms of grass and forage plants to stressful environments. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1132198. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1132198>
- Zheng, S., Li, W., Lan, Z., Ren, H., & Wang, K. (2015). Functional trait responses to grazing are mediated by soil moisture and plant functional group identity. *Scientific Reports*, 5(1), 18163. <https://doi.org/10.1038/srep18163>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Maria Andresen,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Maakasutuse mõju arujumika populatsioonide funktsionaalsetele tunnustele ja biootilistele interaktsioonidele“, mille juhendajad on Marina Semtsenko ja Kadri Koorem,

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

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

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

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

Maria Andresen

21.05.2026