

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Merilin Raudna-Kristoffersen

**SAMMALDE MIKROFAUNA: KOOSLUSTE
STRUKTUUR NING SEDA KUJUNDAVAD
PEAMISED KESKKONNATEGURID**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Taavi Virro, PhD

Tartu 2018

Samblad kasvavad üle maailma väga erinevates kasvutingimustes ning on periooditi niisked või kuivanud. Sambla veekiht on elupaik mikroselgrootutele paljudest erinevatest taksonitest ning neil peavad olema vajalikud kohastumused selles keskkonnas elamiseks. Antud bakalaureusetöös vaadeldakse hüdrobiontset mikrofaunat, kes kuuluvad rühmadesse kodaamööbid, ripsloomad, lameussid, ripskõhtsed, keriloomad, rõngussid, ümarussid, loimurid. Kuna samblad ei paku pidevat veekeskkonda, peavad need organismid mõneski elustaadiumis vastu pidama täielikule veepuudusele. Kuna sammaldesse imenduvad toitained läbi lehtede, on neil olev veekiht ning mikrofauna mõjutatud erinevatest atmosfääri saastajatest. Põhilised kooslusi mõjutavad tegurid on temperatuur, niiskus, samblal oleva veekihi paksus ning toidu kättesaadavus. Suur mõju on ka antropogeensetel häiringutel nagu keskkonna hapestumine, väetamine, metsade majandamine ja kliimasoojenemisest tulenev sademete rohkuse tõus.

Sambla mikrofauna funktsionaalseid rühmi saab kasutada bioindikaatorina, kuna nende koosseis on häiringutest mõjutatud ning võib peegeldada keskkonnatingimuste muutusi.

Märksõnad: samblad, mikrofauna, mikroselgrootud, bioindikaator, loimurid, ümarussid, kodaamööbid.

Mosses provide habitats for microfauna all around the globe. What makes moss habitat special is its hydroperiodicity which requires the microfauna to have special adaptations for surviving drought periods. Microfauna inhabiting the water film on moss consists of many taxonomic and functional groups. In this paper the following groups are described: testate amoebae, ciliates, flatworms, gastrotrichs, rotifers, annelids, nematodes and tardigrades. Microfauna in the water film is directly influenced by environment changes and atmospheric pollutants. The most important factors controlling the microfaunal community are temperature, water availability, thickness of the water film on moss and availability of nutrients. Anthropogenic changes have a considerable influence on the microfauna community, the biggest influencers are acidification, fertilization, managing forests, and the increase of precipitation due to global warming. Functional groups of moss microfauna could be used as bioindicators to reflect the state of the environment.

Keywords: moss, microfauna, microinvertebrates, bioindicator, tardigrades, nematodes, testate amoebae.

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Materjal ja meetodid.....	6
3. Sammaltaimed kui biotoop ja ökosüsteem.....	7
4. Sambla mikrofauna koosseis: koosluste kvalitatiivne ja funktsionaalne struktuur	9
4.1 Kvalitatiivne koosseis	9
4.2 Mikrofauna koosluste funktsionaalne koosseis	13
5. Sambla mikrofauna dünaamika lühemas ja pikemas ajaskaalas	15
6. Sambla mikrofauna kooslusi mõjutavad keskkonnategurid.....	18
7. Kliimamuutuste ja antropogeensete häiringute mõju sambla mikrofauna kooslustele	22
8. Sambla mikrofauna bioindikaatorina	25
9. Järeldused	26
Kokkuvõte	27
Summary.....	28
Tänuavaldus.....	29
Kasutatud kirjandus	30
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks	36

1. Sissejuhatus

Mikroelupaigad ökosüsteemi osana on tähtsaks elukeskkonnaks paljudele erinevatele liikidele, mistõttu aitavad säilitada bioloogilist mitmekesisust (Michel & Winter, 2009). Maismaa sammaltaimed ehk brüofüüdid on vaadeldavad kui mikroelupaigad, sest nende pinnal olev veekiht on elukeskkond mikroskoopilistele selgrootutele loomadele, vetikatele ja mikroseentele (Glime, 2017). Sammaldega seotud veekiht on omalaadne ajutine väikeveekogu, sest periooditi on veekiht maismaalistel samblapadjanditel kuivanud ning sobiv elukeskkond mikroskoopilistele veeorganismidele kaob. Ajutised veekogud pakuvad vaheldusrikkaid elutingimusi ning on seeläbi tähtis osa bioloogilisest mitmekesisusest (Williams, 1997)

Samblad pakuvad elu- ja varjepaika nii suurematele selgrootutele (nt putukad, teod, ämblikulaadsed) kui ka mikroskoopilistele organismidele. Antud bakalaureusetöös käsitletakse üht osa sammaldel elavast loomastikust, nimelt hüdrobionte, kes peavad elutegevuseks olema pidevalt veest ümbritsetud. Oma mõõtmetelt jäävad need loomad mikro- ja meiofauna suurusklassidesse, enamasti vahemikku 30–500 µm (Giere, 2008; Joye & Anderson, 2008; Thorp & Rogers, 2015). Käsitluse hõlbustamiseks kasutatakse käesolevas töös edaspidi terminit mikrofauna. Maismaa sammalde mikrofauna kooslusi ja neid mõjutavaid tegureid on vähe uuritud, kuigi erinevaid liike on palju. Samblaökosüsteemis moodustab mikrofauna erinevaid toiduahelaid ning neil arvatakse olevat oluline osa toitainete ringes (Lindo & Gonzalez, 2010). Mikrofaunal on energiaringes tähtis osa lagundajatena ja seega parandavad mulla viljakust (Sayre & Brunson, 1971).

Samblad puhverdavad ekstreemseid temperatuuri- ja niiskusrežiimi kõikumisi. Samblaid on kasutatud indikaatorina keskkonna seisundi hindamisel, erinevaid liike seostatakse õhu puhtusega (Pescott *et al.*, 2015; Rola & Osyczka, 2018). Erinevates uuringutes on mikrofaunat indikaatorina kasutatud mulla seisundi ja saastatuse hindamisel. Uuritud on mullas elavate ümarusside koosluse struktuuri kasutamist keskkonnatingimuste indikaatorina (Bongers & Ferris, 1999). Mikrofaunat on ka kasutatud bioindikaatorina bioloogiliste reoveepuhastite süsteemide töötamise hindamiseks (Hu, Qi & Yang, 2013). Varem on uuritud mikroorganisme muudes elukohtades, näiteks mullas, ja samblaid eraldi

erinevate keskkonnamuutuste indikaatorina, kuid töö autorile teada olevalt ei ole laialdaselt uuritud samblal elavate mikroorganismide väärtust keskkonnaindikaatorina.

Antud bakalaureusetöö eesmärk on anda kirjanduse põhjal ülevaade sammalde mikrofauna koosluste struktuurist ning seda mõjutavatest peamistest keskkonnateguritest. Proovitakse leida, milliseid keskkonnamuutusi võiksid sambla mikrofauna kooslused kajastada, kas neid saaks kasutada bioindikaatoritena. Hüpoteesiks on: samblal elavad mikroorganismid on sobiv indikaator keskkonnamuutuste hindamiseks. See võib väljenduda liikide arvus, organismide arvukuses ning teatud liikide esinemises sammaldel.

2. Materjal ja meetodid

Antud töö on suures osas refereering varem avaldatud teaduslikest artiklitest. Kirjanduse otsingul kasutati põhiliselt andmebaase EBSCO ja Google Scholar. Otsingus kombineeritult kasutatud märksõnade hulgas olid „microfauna“, „bioindicator“, „bryophyte“, „moss“, „nematode“, „rotifer“, „microinvertebrates“, „bryophilic“, „tardigrade“, „testate amoebae“, „microhabitat“. Teemakohased artiklid on kirjutatud enamasti inglise keeles ja sellest tulenevalt on ka märksõnad inglisekeelsed. Eelistatult kasutati usaldusväärseid artikleid eelretsenseeritavatest väljaannetest. Suur osa artiklitest on leitud töös kasutatud allikate viidete põhjal.

3. Sammaltaimed kui biotoop ja ökosüsteem

Samblad kasvavad enamasti niisketes kasvukohtades nii maismaal, meres kui magevees ja neid leidub maailmas ligi 20 000 liiki. Samblaid koos neil elavate organismidega nimetatakse brüosfääriks ning see on maa biosfääri tähtis osa (Lindo & Gonzalez, 2010). Samblad suudavad kasvada substraatidel, kus teised taimed ei suuda, näiteks puukoorel, kividel ja igikeltsal. Lähispolaarsetel aladel võivad nad olla ainsaks taimkatteks näiteks mägedes ja tundrates (Bates, 1998; Yoshikawa, Overduin & Harden, 2004). Sammaldel on tähtis ökoloogiline roll alustaimestik: sarnaselt teiste taimedega pärsivad nad erosiooni tekkevõimalust (Glime, 2017). Neil on oluline osa toitainering: sammalde niiskus soodustab kõdu lagunemist ja varise kontsentreerumist ning mükoriisade tekkimist. Samblad on elupaigaks vetikatele ja selgrootutele. Samblad kasvavad kogumikena ning nende õhuline struktuur aitab puhverdada suuri temperatuurikõikumisi sambla sees ja nende all mullas. Samblad on ühtlasi mitmekülgsed elupaigad olles periooditi kuivanud või niiske. Kuival perioodil on mikrofauna puhkeseisundis. Veele ligipääsu taastumisel taas elustub ka mikrofauna (Bates, 1998). Hüdroperioodilisus kiirendab ka laguprotsesside kiirust (Battle & Golladay, 2001).

Sammaltaimed on püsikud ja suudavad kasvada tingimustes, mil enamik taimi on puhkeseisundis – nt talvel. Nad on aastaringselt elu- ja peidupaigaks mikroselgrootutele, putukatele, kahepaiksetele ja roomajatele ning panustavad sel viisil elurikkusesse. Suurus on sammaltaimede limiteeriv omadus, mis piirab nendes elavate organismide mõõtmed. Periooditi on sammaltaimed puhkeolekus - nad on kuivanud või lume all külmunud ja sel ajal on ka paljud mikroselgrootud, kes pole võimelised mujale liikuma, samalaadses seisundis (Sayre & Brunson, 1971; Merrifield & Ingham, 1998; Glime, 2017). Samblad võivad mõjutada ka organismide elutingimusi, kes otseselt nendel ei ela. Näiteks muudab sammal temperatuuri- ja niiskustingimusi mullal, millel nad kasvavad muutes selle sobivaks elupaigaks erinevatele lüljalgsetele (Glime, 2017).

Sammalt ökosüsteemina vaadeldes võiks selle jagada neljaks osaks: abiootilised tegurid, tootjad, tarbijad ja lagundajad. Sambla peal oleval veekihil leiduvad abiootilised materjalid on mullaosakesed, surnud mikroorganismid ja nende väljaheidet, vees lahustunud orgaanilised ja anorgaanilised ained, taimeosakesed. Need ained on mikrofaunale toiduks ja mõjutavad sammalde kasvukeskkonna viljakust. Veekiht on eluks vajalik samblal

elavatele mikroelgrootutele, suuremate organismide elutegevust mõjutab see vähem. Kui veekiht samblal muutub liiga õhukeseks, et selles liikuda, või aurustub täielikult, peavad mikroelgrootud ellujäämiseks puhkeseisundisse minema, moodustama tsüste või püsimume (Santo *et al.*, 2001; Guidetti *et al.*, 2006; Harikumar & Eswarappa, 2017). Paljud mikroelgrootud on vastupidavad teiste organismide jaoks eluohutlikele tingimustele: suurtele temperatuurimuutustele ja kuivamisele (Sayre & Brunson, 1971; Merrifield & Ingham, 1998). Rakkude veetalletamise võime erineb sammaldel liigiti. Turbasamblad on erilised selle poolest, et neil on suured vett mahutavad rakud ja need samblad on mikrofaunale eriti heaks elupaigaks (Hingley, 1993). Sambla niiskuse suhe kuivkaaluga võib periooditi erineda kümnekordselt. Mõned samblaliigid võivad sisaldada kuni 1000% vett võrreldes oma kuivkaaluga. Väga kuivades oludes päikese käes võib sambla niiskus langeda samale nivoole õhuga ja olla vaid 5% (Sayre & Brunson, 1971; Merrifield & Ingham, 1998; Hájková *et al.*, 2011; Glime, 2017).

Tootjateks sambla ökosüsteemis on sammaltaimed ning neil kasvavad tsüanobakterid (*Ph. Cyanobacteria*) ja koldvetikad (*Cl. Chrysophyceae*) (Feng *et al.*, 2016). Sammaldele võib sattuda ka toitaineid muudelt taimedelt, näiteks puudelt, millel nad kasvavad, ning see on suurele osale sambla mikrofaunast põhiline toitainete allikas (Sayre & Brunson, 1971). Loimureid peetakse ainsateks mikroelgrootuteks, kes sammaltaimi toiduks tarbivad, aga põhiliselt söövad nad teisi mikroelgrootuid, kes sammaldel elavad. Teised mikroelgrootud sammaldest ei toitu, vaid söövad bakteri-, seene- ja vetikarakke ning teisi mikroelgrootuid. Sammaldel on madal toiteväärtus ning need sisaldavad keerulisi proteiine, mis teevad nende seedimise raskeks. Isegi Antarktikas, kus samblad moodustavad põhilise vegetatsioonikihi, ning muude toitainete hulk on väike, ei toitu mikroelgrootud sammaldest (Sayre & Brunson, 1971).

Sammalt saab vaadelda kui mikroelupaika, kuna pakub väikeses piirkonnas ümbritsevast erinevat elukeskkonda. Mikroelupaikade rohkest peetakse ökosüsteemi mitmekesisust rikastavaks teguriks (Michel & Winter, 2009; Brunialti, 2014). Hinnanguliselt sõltuvad vähemalt 25% Euroopa metsade liikidest mikroelupaikade olemasolust. Mikroelupaikade rohkest saab kasutada ökosüsteemide biodiversiteedi hindamiseks, kuid selleks peaks paika panema täpsed parameetrid, mida vaadelda, et elupaika saaks nimetada mikroelupaigaks ja elurikkusesse panustajaks (Brunialti, 2014; Gasparyan *et al.*, 2018).

4. Sambla mikrofauna koosseis: koosluste kvalitatiivne ja funktsionaalne struktuur

4.1 Kvalitatiivne koosseis

Samblal elavad organismid võib jagada nelja rühma põhinedes sellele kui tõenäoline on nende elutsemine sammaldel või kui suure osa oma elust nad samblal veedavad (Lindo & Gonzalez, 2010; Glime, 2017).

Brüobiondid – loomad, kes elavad ainult sammaldel, näiteks ripsloom *Cyclidium sphagnetorum*, kes elab turbasamblal.

Brüofiilid – elavad enamasti sammaldel, aga keda võib leida ka muudes elupaikades.

Brükseenid – veedavad regulaarselt osa elutsüklist sammaldel.

Juhuslikud elutsejad – võivad veeta osa elust sammaldel, aga suudavad ka muus keskkonnas elada.

Eelnevate uurimuste põhjal võib öelda, et suurima tõenäosusega leidub sammaldel järgmiste hõimkondade ja alamklasside esindajaid: ümarussid, keriloomad, loimurid, lestalised, väheharjasussid ja lüljalgsed (Lindo & Gonzalez, 2010). Antud bakalaureusetöös vaadeldakse hüdrobiontset mikrofaunat, kes kuuluvad rühmadesse kodaamööbid, ripsloomad, lameussid, ripskõhtsed, keriloomad, rõngussid, ümarussid, loimurid. Kuna samblad ei paku pidevat veekeskkonda, peavad need organismid mõneski elustaadiumis vastu pidama täielikule veepuudusele. Sellist ajutise veekogu tüüpi mikrobiotoopi saavad asustada selgrootud, kellel on vastavad kohastumused puhkeseisundisse minemiseks. Üldiselt elatakse ekstreemseid tingimused üle krüptobioosi ehk anabioosi seisundis (näit. anhüdrobioosis), munade või tsüstidena (Wright, 2001; Nelson, 2002; Ricci & Fontaneto, 2009). Loomad naasevad aktiivsesse eluvormi kui nad saavad niiskust ja imavad ennast vett täis ning nende mõõtmed taas suurenevad (Sayre & Brunson, 1971; Glime, 2017; Harikumar & Eswarappa, 2017). On ka täheldatud, et ümarusside perekond *Plectus* elutseb sambla erinevates osades vastavalt tingimustele ning võib liikuda ka mulda, mis võib aidata üle elada ekstreemseid ilmastikuolusid (Simmons *et al.*, 2009).

Kodaamööbid on funktsionaalne polüfüleetiline ainuraksete organismide rühm, mis

hõlmab mitmeid kodadega protistide rühmi hõimkondadest Ph. *Amoebozoa* ja Ph. *Cercozoa*. Kodaamööbide taksonoomia on pidevas muutumises, sest varem põhines süstemaatika morfoloogilistel tunnustel, aga nüüd kasutatakse DNA järjestamist ja tehakse uusi avastusi nende fülogeneesi kohta (Kosakyan *et al.*, 2016). Kirjeldatud on umbes 2000 kodaamööbide liiki ja nende suurus jääb vahemikku 20–200 µm. Nad eelistavad niiskeid tingimusi elutsedes jõgedes, järvedes, mullas ja sammaldel (Mitchell, *et al.*, 2004). Kodaamööbe kasutatakse bioindikaatorina, sest neid on palju erinevaid liike ning nad on laialt levinud, nende reproduktsiooniaeg on lühike ning tänu sellele reageerivad nad muutustele kiiremini kui teised ökosüsteemi osad. Ainuraksete reageerimist keskkonnamuutustele on uuritud erinevates ökosüsteemides: muldades, veesüsteemides, vähem sammaldel (Scott & Medioli, 1983; Patterson *et al.*, 2002). Järvede põhjamudas ning turbakihtides säilinud amööbide kodade järgi on määratud varasemaid keskkonnatingimusi ja -muutusi (Charman, 2001; Mitchell, *et al.*, 2008).

Ripsloomad (Ph. *Ciliophora*) on monofüleetiline rühm, kuhu kuulub ligi 3000 erinevat liiki (Finlay *et al.*, 1996). Nende keha katavad ridadena ripsed, mille abil nad liiguvad ning suu ümber olevate ripsete abil suunavad toitu suuavasse. Ripsloomade suurus jääb 10–500 µm vahele. Sammaldel toituvad ripsloomad pudest, bakteritest või vetikarakkudest. Sammaldel elavad põhilised ripsloomade perekonnad ja liigid on *Askenasia* sp., *Chlamydonella* spp., *Enchelyomorpha vermicularis*, *Gastronauta* spp., *Paramecium putrinum*, ja *Trochilia minuta*. Paljud ripsloomad elavad sümbioosis vetikarakkudega, kes toodavad fotosünteesi produkte ja hapnikku ning ripsloomad varustavad vetikaid süsihappegaasiga, erinevate toitainete ja vitamiinidega ning pakuvad niisket elukeskkonda. Vetikarakud on enamasti *Chlorella* või *Scenedesmus* perekonnast. Vetikarakkudega sümbioosis olevad ripsloomad elavad tavaliselt kõrgemates samblataime osades, et tagada valguse ligipääs. Ripsloomad elavad kuivaperioodid üle entsüsteerumise ehk ümmistumise abil (Glime, 2017).

Lameussidest (Ph. *Platyhelminthes*) elavad sammaldel ainult ripsussid (Cl. *Turbellaria*). Lameussidel ei ole võimet minna krüptobioosi, kuid mõned liigid siiski entsüsteeruvad ja moodustavad püsime. Sugukonna *Typhloplanidae* liigid munevad kahte sorti mune, millest ühed kooruvad mõne päeva jooksul, kuid teised on paksema koorega ning suudavad põuaperioodid üle elada. Täiskasvanud loomadel ei ole kuivaperioodide üle elamiseks erilisi kohastumusi, vaid liiguvad niiskematesse tingimustesse. Enamus lameussidest on

liiga suured, et sambla veekihis elada, aga nad leiavad sealt toitu. Lameussid toituvad põhiliselt ainuraksetest, ümarussidest, keriloomadest ja vetikarakkudest (Glime, 2017).

Ripskõhtsed (Ph. *Gastrotricha*) on mikroskoopilised loomad, kelle suurus jääb 70–3500 µm vahele (Kånneby, *et al.*, 2012). Ripskõhtsed on üle maailma levinud ja neid leidub umbes 780 liiki ning pidevalt avastatakse uusi. Enamus ripskõhtsete liikidest eelistavad merelist või soolast elukeskkonda (Curini-Galletti *et al.*, 2012). Meres elavad ripskõhtsed liivas, magevees leidub neid setetes ning taimede peal. Ripskõhtsed on jagatud kahte seltsi, kellest O. *Macrodasyida* esindajaid leidub vaid merelistest keskkondadest ja O. *Chaetonotida* liike elab nii magevees kui merevees. Euroopa ripskõhtsetest elavad 30% magevees (Kånneby *et al.*, 2012).

Maailmas on kirjeldatud umbes 2000 keriloomade (Ph. *Rotifera*) liiki ja paljud neist on kosmopoliitse levikuga, nii merevees, mageveekogudes, kui ka maismaal. Samblal elab üle 200 kerilooma liigi, nende hulgas on mitmeid krüptilisi liike. Samblal elavad klasside *Bdelloidea* ja *Monogononta* esindajad. Cl. *Bdelloidea* liigid elavad kuivaperioodid üle anhidrobioosis kokkutõmbununa ning nii võivad nad tuule abil levida erinevate elupaikate vahel (Ricci & Fontaneto, 2009). Cl. *Monogononta* liikide kohastumuseks ebasoodsate tingimuste üleelamiseks ja levimiseks on püsimumade moodustamine. Perekonna *Elosa* kaks liiki on elavad enamasti turbasamblal ja soodes. Sammaldel võivad keriloomad elada nii mageveekogudes kui maismaal, aga ka maismaal pakub sammal neile veekeskonda. Need elukeskkonnad erinevad selle poolest, et veekogus on ligipääs veele pidevalt tagatud, aga maismaal olevad samblad on periooditi kuivanud ja ligipääs veele on piiratud. Keriloomadele on põhilised piiravad faktorid keskkonnast tingitud, kuna nende levik piiratud ei ole (Wilson, 2011; Glime, 2017).

Rõngusside hõimkonnast (Ph. *Annelida*) kuuluvad sammalde mikrofauna koosseisu väheharjasussid (Subcl. *Oligochaeta*, Cl. *Clitellata* – vöösed). Väheharjasusside keha koosneb identsetest segmentidest ja on kaetud harjastega. Nende toiduks on enamasti bakterid ja vetikad (Sayre & Brunson, 1971). Väheharjasussid elavad magevees, merevees ja maismaal, aga eelistavad niiskeid elutingimusi. Mõned väheharjasusside liigid liiguvad ööpäeva jooksul sambla vart mööda sügavamale või kõrgemale sõltuvalt niiskustingimustest (Glime, 2017).

Ümarussidest (Ph. *Nematoda*) elab sammaldel kõige tihemini perekondade *Plectus* ja *Eudorylaimus* liikide isendeid ja neist enamuse on väiksemad kui 1 cm (Thorp & Covich, 2009; Glime, 2017). Üldiselt on erinevate ümarusside liikide anatoomia väga sarnane, aga siiski leidub olulisi erinevusi maismaal ja vees elavate liikide vahel, nendest kõige olulisemana võiks mainida liikumise assisteerimiseks kujunenud organit keha sabaosas, mille abil maismaal elavad ümarussid ennast pindadele kinnitada saavad. Mõnel veekeskkonnas elaval ümarusside liikidel on toidu hankimiseks nääre, mis eritab substraadile lima, sarnaselt tigudele, kuhu jäävad kinni erinevad teised mikroorganismid (Thorp & Covich, 2009). Väiksematest mikroorganismidest tarbivad ümarussid baktereid, algloomi ja vetikaid. Ümarussid võivad toituda ka teistest ümarussidest, putukate vastsetest või munadest ning limustest. On ka omnivoore, kes toituvad nii mikroobidest kui suurematest loomadest. Ümarussid elavad kuivaperioodi üle krüptobioosis (Merrifield & Ingham, 1998; Thorp & Covich, 2009).

Loimureid (Ph. *Tardigrada*) leidub üle kogu maakera erinevates veeökosüsteemides nii maismaal, mageveekogudes kui meres. Kirjeldatud on ca 900 liiki, kellest enamuse elab maismaal niisketes tingimustes. Loimurite hõimkond on jagatud kaheks klassiks: *Mesotardigrada* ja *Heterotardigrada*. Täiskasvanud loimurite suurus on keskmiselt 250–500 µm. Sammaldes leidub neid eriti palju just kuivades piirkondades, kuna nad on võimelised üle elama ekstreemseid kuivatingimusi. Loimurid elavad sellised perioodid üle anhüdrobioosis – nende ainevahetuse peatub kui keha veesisaldus on langenud alla kriitilise piiri, selles olekus nad ka ei vanane (Kinchin, 1994). Anhüdrobioosi ajal on nende keha veesisaldus väga madal ja nad on tolerantid äärmuslikele tingimustele nagu radiatsioon, kõrged temperatuurid üle 100°C ja väga madalad temperatuurid. Nende eluiga võib küündida 3–30 kuuni kui mitte arvestada anhüdrobioosi perioode (Nelson, 2002). On leitud, et erinevad loimuriliigid eelistavad elupaigana erinevaid samblaliike (Jonsson *et al.*, 2015). Loimurite levikut piiravaid tegureid on vähe uuritud, kuid arvatakse, et põhilised mõjutajad on toidu kättesaadavus, kisklus ja substraadi niiskus, täpsemalt vee auramise kiirus. Põhilised loimuritest toitujad on ämblikud, ümarussid, teised loimurid, lestalised, hooghännalised ja putukate vastsed. Loimurite populatsioone mõjutavad ka parasiitsed ainuraksed ja seened (Wright, 2001; Nelson, 2002).

4.2 Mikrofauna koosluste funktsionaalne koosseis

Sambla mikrofaunat on vaadeldud erinevate funktsionaalsete rühmadena, et mõista grupi ökoloogilist funktsiooni. Kõige tavalisemad on grupeerimine toitumisviisi, liikumisviisi või suuruse järgi. Vaadeldes funktsionaalseid gruppe saab paremini mõista ning järeldusi teha koosluste reageerimise kohta erinevatele häiringutele (Lokko, *et al.*, 2017).

Toitumistüüpide järgi moodustatud funktsionaalseid gruppe on palju käsitletud planktoni ja bentose uuringutes, sealhulgas vees elavaid keriloomi (Lokko *et al.*, 2017). Jonsson *et al.* (2015) vaatlesid sambla mikrofaunat toitumistüüpide järgi jaotatud funktsionaalsetes rühmades. Proovidest leitud ümarussid jaotati toitumistüüpide järgi herbivoorideks, omnivoorideks, röövtoidulisteks, bakterisööjateks ning seentest toituvateks ning märgiti ära, millistel samblaliikidel on ülekaalus erinevad funktsionaalsed rühmad (Jonsson *et al.*, 2015). Kodaamööbid on eraldi funktsionaalne rühm, kelle keha katab koda. Seda morfoloogilist tunnust on grupeerimisena kasutatud paljudes uurimustes (Todorov, 1998).

Sambla mikrofauna on osa erinevatest toidu- ja laguahelatest. Keriloomi on katsetingimustest loimurite kasvatamisel toiduna kasutatud. On leitud üks loimurite liik, kes sööb ümarusse. Ümarussid (perekonnad *Tylenchus*, *Aphelenchoides* ja *Ecphyadophora*) toituvad taimedest, vetika- ja seenerakkudest, mis sambla peal kasvavad imedes välja rakkude sisu. Ümarussid võivad toituda teistest ümarussidest, aga ka bakteritest (perekonnad *Acrobeles*, *Monhysteria*, *Cuticonema* ja *Lectus*). On ka liike, kes toituvad väikestest selgrootutest, nt *Prionchulus muscorum*, ja liike, kes kasutavad kõiki eelnimetatud meetodeid. Üldiselt arvatakse, et põhiline toiduahel brüofiilses süsteemis on selline: sammaltaimed - bakterid ja seened - keriloomad - loimurid. Mikroselgrootuid söövad tahtmatult ka loomad, kes sammaldest toituvad, näiteks lemmingid, euroopa naarits ja mõned linnuliigid, kes rännakul olles sammaldest energiat saavad (Pennak, 1955; Sayre & Brunson, 1971; Glime, 2017). Ainuraksete, ümarusside, keriloomade ja väheharjasusside põhiliseks toiduks on bakterid ja seened, kes lagundavad kõdukihti ning keerulisi orgaanilisi aineid lihtsamateks. Mikroselgrootud toituvad ka varisest, mis on bakterite poolt eeltöödeldud ja tänu sellele lihtsamini tarbitavad ning nende jaoks suurema toiteväärtusega (Sayre & Brunson, 1971). Samblakeskkonna hüdroperioodilisus ehk niiske ja kuiva perioodi vaheldumine aitab kaasa varise kiiremale lagunemisele, sest see

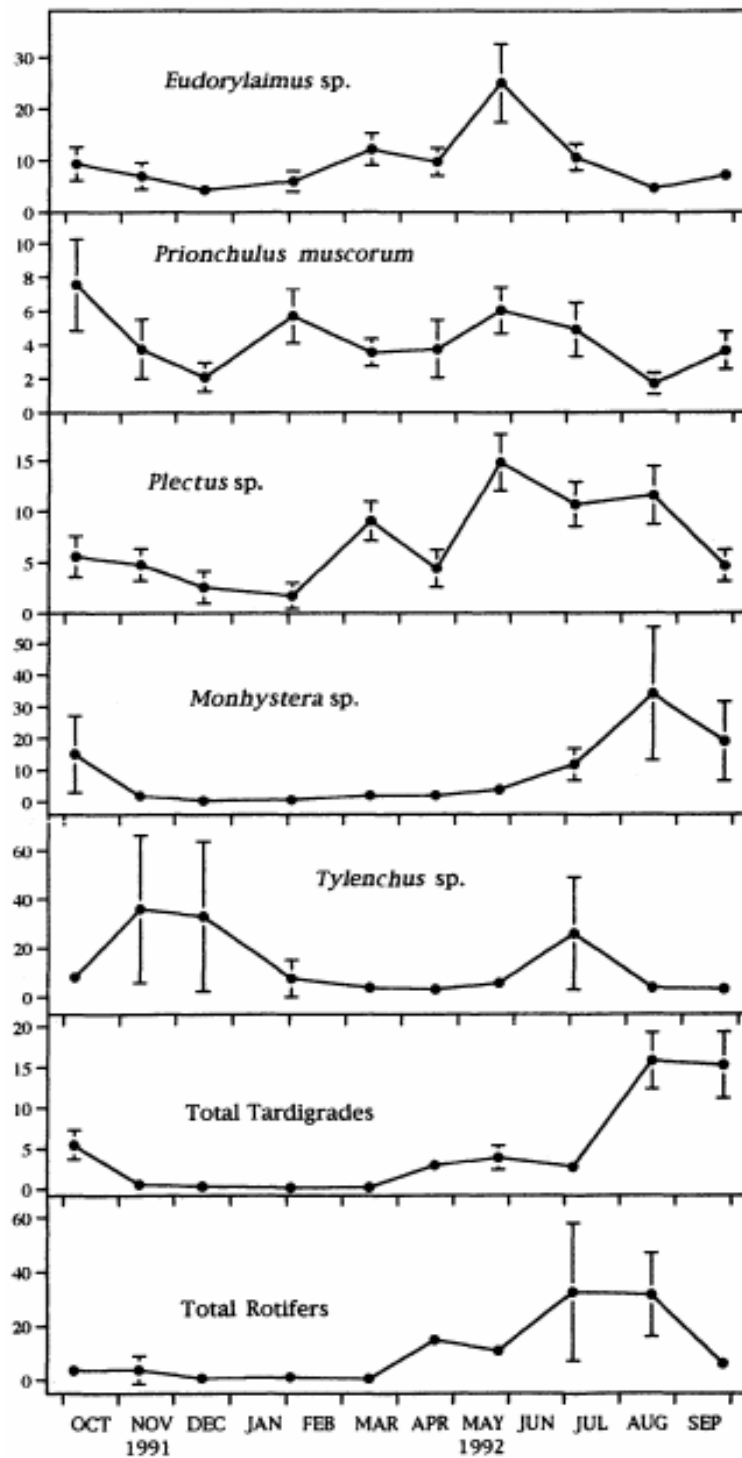
soodustab mikroobide aktiivsust ja arvukuse kasvu. See tähendab, et ka mikroselgrootutel on rohkem toitu bakterite ja piisavalt lagunenu d kõdu näol (Sayre & Brunson, 1971; Webster & Benfield, 1986; Battle & Golladay, 2001).

5. Sambla mikrofauna dünaamika lühemas ja pikemas ajaskaalas

Aastaaegade ja temperatuuride vaheldumise mõju sambla mikrofauna dünaamikale on vähe uuritud ning enamus uurimustest on tehtud aastase või lühema perioodi jooksul. Uurimustest on siiski selgunud, et aastaaegade vaheldumine ning temperatuuride muutumine mõjutab sambla mikrofauna dünaamikat.

Merrifieldi ja Inghami (1998) uurimus, kus võeti samblaproove samast piirkonnast erinevatel kuupäevadel ühe aasta jooksul, näitas, et ümarusside perekondade *Eudorylaimus* ja *Plectus* tihedus erines eri kuupäevadel võetud proovides, aga perekondade *Monhystera*, *Tylenchus* ja *Prionchulus muscorum* arvukus oli kõikides samast kohast võetud proovides sarnane hoolimata erinevatest kuupäevadest. Uurimuses mõõdeti organismide isendite arvu kuiva sambla grammi kohta. Ümarusside keskmiseks arvukuseks mõõdeti 21 isendit veebruaris ja 64 juulis. Mikroselgrootute, kelle tihedus oli ajast sõltuv, arvukus oli kõrgeim hiliskevadel ja suvel. Ümarusse loendati alla ühe isendi grammi kohta läbi terve aasta välja arvatud augustis, kus nende arvukus tõusis 35 is. g⁻¹. Loimurite arvukus muutus aasta jooksul vahemikes 1 is. g⁻¹ novembrist märtsini kuni 2–4 is. g⁻¹ kohta mais ja juulis. Septembris ja oktoobris tõusis arv 15 is. g⁻¹ (joonis 1). Keriloomade tihedus ei olnud mõjutatud proovide võtmise kuupäevast. Üldine trend on, et talvekuudel on mikroloomi samblas vähem ning kevadel ja suvel kasvab tihedus märkimisväärselt. Organismide jaotumist erinevatel perioodidel võib seostada nende liikumisvõime või selle puudumisega (Merrifield & Ingham, 1998).

Morgan (1977) uuris loimuripopulatsioonide aastaajalist dünaamikat ning sai üldiselt sarnased tulemused. Selles uurimuses võeti 28 kuu jooksul iga kuu proove sammaldelt kolmest erinevast piirkonnast ning vaadeldi loimuriliikide *Macrobiotus hufelandii* ja *Echiniscus testudo* arvukust. Isendite arvukus oli kõrgeim mais, juunis ja juulis ning madalaim detsembris ja jaanuaris. Morgan täheldas ühes proovivõtukohas ka teist populatsiooni arvukuse muutuse tsüklit, millest võiks järeldada, et aastas on kaks arvukuse kõrgperioodi, kuid tõestuseks oli liiga vähe andmeid, et seda kindlalt väita.



Joonis 1. Ümarusside perekondade, loimurite ja keriloomade populatsiooni tiheduste muutus aastalõikes mõõdetuna isendite arvuna ühe grammi kuiva sambla kohta (Merrifield & Ingham, 1998).

Morgan (1977) väitis ka, et paljunemisperiood kestis loimuriliigil *Macrobiotus hufelandii* läbi terve aasta, kuna igas proovis leidis isendeid väiksemast suurusklassist ning suuruste erinevusest järeldati, et populatsioonis leidub kogu aeg erineva vanusega isendeid. Populatsiooni arvukust mõjutas ka põlvkonna elutsükkel, mis kestis vahemikus 4–7 kuud ning see rütm ei olnud sõltuv üldisest arvukuse muutusest läbi aasta (Morgan, 1977). Uurimused mullas elavate loimurite kohta on näidanud erinevat dünaamikat läbi aasta. Juunis, juulis ja augustis on arvukus madal ning kevadel ja sügisel on kõrgperioodid (Hallas & Yeates, 1972). Seda võib põhjendada elupaikade erinevusega – mullakeskkonnas on stabiilsemad tingimused, samas kui sammal on otsesemalt ilmastikust mõjutatud.

Autorile teadaolevalt ei ole sambla mikrofauna dünaamika kohta tehtud uurimusi, mis kestaksid pikemalt kui 28 kuud, enamus uurimustest on kestnud ühe aasta või vähem. On tehtud uurimusi, kus proove on võetud mitme aasta jooksul, kuid vaadeldud ei ole arvukuse ega liikide arvu muutust. Sambla mikrofauna kasutamiseks bioindikaatorina peaks nende dünaamikat uurima pikemas ajaskaalas, et täheldada normist kõrvalekalduvaid muutusi.

6. Sambla mikrofauna kooslusi mõjutavad keskkonnategurid

Peamisteks mikroselgrootute kasvu ja levikut piiravateks teguriteks peetakse seniste uurimuste põhjal toidu kättesaadavust, niiskust ja veekihi paksust ning temperatuuri, kuid võib arvata, et nagu igas ökosüsteemis, võivad olla olulised ka biotilised tegurid nagu kisklus, konkurents ja parasitism (Woombs & Laybourn-Parry, 1985; Mitchell *et al.*, 2004; Hájková *et al.*, 2011). Toitainete kättesaadavus on mõjutatud näiteks varise kogusest, millel leiduvad bakterid, kes selle söödavaks muudavad ja ise toiduks on. Varise hulk on mõjutatud aastaajast ja temperatuur on sellega samuti tugevalt seotud. Soojematel temperatuuridel toimub lagunemine kiiremini ja nagu eelmises peatükis mainitud, on sambla mikroselgrootute arvukus kõrgeim suvel ja hilissuvel kui temperatuurid on kõrged (Merrifield & Ingham, 1998).

Temperatuur mõjutab ümarusside suurust ja kasvukiirust ning ainevahetuse kiirust. Madalatel temperatuuridel tarbivad ümarussid vähem energiat. Temperatuur mõjutab erinevast soost ümarusse erinevalt ning nende vanus ja sugu mõjutavad energia omandamist tarbitud toidust. Isased ümarussid suudavad kõrgetel temperatuuridel vähem energiat omandada kui emased ning üldiselt jääb omandatud energia protsent alla 20. Väiksemad liigid panustavad suurema osa oma energiast paljunemisele, aga suuremad pigem somaatilisse kasvu. Woombs'i ja Laybourn-Parry' (1985) uurimistöös olid vaadeldud liigid *Paroigolaimella bernensis* ja *Diplogasteritus nudicapitatus*, ning *Rhabditis curvicaudata*, kellest kaks esimest on näited väiksematest magevee ümarussidest ja viimane suurest (Woombs & Laybourn-Parry, 1985). See uurimus oli tehtud keskkonnas, kus vabalt elavate vee mikroselgrootutel oli toitainete üleküllus, kuid maismaa sammalde veekihi silmselt sarnased tingimused toitainete kättesaadavuses pole. Eeldada võib siiski, et isendite vanus ning keskkonna temperatuur on mõjutajad ka samblakeskkonnas. Ekstreemsetes tingimustes väheneb erinevate liikide arv kooslustes, kuid ühe vastupidava liigi arvukus võib suurened (Pejler, 1995; Mitchell *et al.*, 2004).

Sambla mikrofaunat mõjutab suures ulatuses ka sammalde seisund. Samblad on tundlikud abiootilistele teguritele nagu valgus, niiskus ja mulla viljakus. Samad tegurid mõjutavad ka soontaimi, kes sammalde ümber elavad ning on leitud, et ümbritsevate taimede kooslus mõjutab sammalde biomassi suurust ja sammaldel elavat mikrofaunat. Sammaldel elavate

ümarusside ja loimurite arvukus on positiivselt mõjutatud sammalde primaarproduksioonist, aga negatiivselt ümbritsevate trahheofüütide primaarproduksioonist (Jonsson *et al.*, 2015). Jonsson *et al.* (2015) uurisid 30 metsastunud järvesaare sammalde ja nendel elava mikrofauna koosluste taastumist pärast põlenguid, mis olid põhjustatud välgulöökidest. Põhiliselt püüti leida biootilisi ja abiotilisi tegureid, mis taastumist ja kasvamist enim mõjutavad. Vaadeldavad samblad olid laanikud (*Hylocomium*) ja palusamblad (*Pleurozium*). Sambla mikroorganismidest uuriti ainult ümarusse ja loimureid. Ühest samblaproovist, mille kuivkaal oli 1,3 grammi leiti u 200 liiki ümarusse, kes jagati funktsionaalsetesse gruppidesse toitumistüüpide (taimetoidulised, omnivoorid, röövtoidulised, bakterisööjad, seentest toituvad) järgi. Lehviksammaldel leidis mikroselgrootuid rohkem kui palusammaldel. Toitumistüüpide jaotuse järgi vaadeldes, oli laanikutel ja lehviksammaldel kõige rohkem bakteritoidulisi ümarusse. Toitumisgruppide esindajate arvukus ei olnud mõjutatud saarte pindalast, küll aga oli seentest toituvate ja bakteritest toituvate ümarusside suhe saare suurusest mõjutatud – väikestel saartel olid ülekaalus lehviksammaldel elavad seentest toituvad ümarussid. Kogu uurimuse andmete põhjal oli lehviksammaldel protsentuaalselt kõige vähem bakterisööjaid, laanikutel kõige vähem seentest toituvaid ja palusammaldel kõige vähem omnivoorseid ümarusse. Loimurite populatsiooni tihedus kasvas palusambla ja lehviksambla niiskuse suurenedes, seentest toituvate ümarusside tihedus suurenes palusambla niiskuse tõusuga. Loimurite arvukus oli võrdelises seoses laaniku ja lehviksambla lehe suurusega ja ümarusse mõjutas sarnaselt vaid lehviksambla lehesuurus. Uurimistulemuste põhjal väitsid Jonsson *et al.* (2015), et erinevate pindaladega saartel mõjutas sambla liik mikrofaunat erineval määral, enamasti mõjutas mikroselgrootute arvukust sambla kuivkaalu kohta sambla omadused nagu taime kõrgus ja lehe suurus ning niiskus (Jonsson *et al.*, 2015).

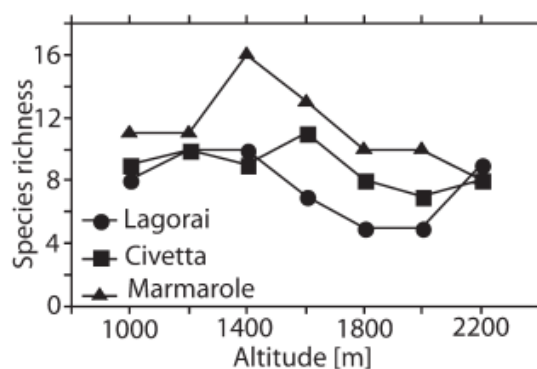
Morgan (1977) vaatles oma uurimuses sademete hulga mõju loimurite arvukusele, ning leiti positiivne seos sademete hulga ja loimurite arvukuse vahel. Samuti avastati, et loimurite arvukus oli positiivses seoses päevavalguse tundide arvuga (Morgan, 1977).

Sambla mikrofauna on mõjutatud erinevatest parasitidest, näiteks seentest. On kirjeldatud erinevaid seeni, kes parasiteerivad loimurite ja keriloomade peal. Seened kahjustavad kõige rohkem noorloomi ja mune. Seente vohamist soodustavad vihasajud ning suur niiskustase, ning kuigi samad tegurid soodustavad ka mikrofauna arvukust, võib neil

teguritel olla ka negatiivne mõju (Morgan, 1977; McInnes, 2002). Wilson *et al.* (2009) näitasid, et uskeriliste anhidrobioos aitab „põgeneda“ parasiitse seene eest. Kui kuiv periood kestis üle 28 päeva, ei suutunud seen seda üle elada ning 90% testitud populatsioonidest said parasiidist vabaks. Looduses aitab anhidrobioosis keriloomadel parasiitidega nakatunud elukohast levida tuul, ning ka seda testiti eksperimentaalsetes tingimustes. 58,8% proovidest, kus pärast puhumise levimist asustus tekkis, jäid parasiidivabaks, ning korduskatse näitas sarnaseid tulemusi (Wilson & Sherman, 2010).

Abiootilistest teguritest mõjutab sambla mikrofauna kooslust näiteks ökosüsteemi vanus. Jonsson *et al.* (2015) tehtud uuringu tulemused näitasid, et ökosüsteemi vananedes suureneb herbivoorsete ja omnivoorsete ümarusside arvukus palusammaldel ning seeni söövate ümarusside arvukus lehviksammaldel. Samas uurimuses vaadeldi ka, kas järvesaarte pindala võiks mõjutada koosluste struktuuri, ning leiti, et erineva pindalaga saartel ei erine ümarusside ega loimurite troofiliste gruppide hulk, pigem mõjutas nende arvukust samblaliik (Jonsson *et al.*, 2015). Samas võib eeldada, et väiksematel saartel olevad ökosüsteemid on vanemad, kuna neid tabab pikselöök väiksema tõenäosusega ja harvem ning kooslused on vähem häiritud.

Mitchell *et al.* (2004) uurimusest selgus, et mägiimaastikul kõrgus kodaamööbide kooslust ei mõjuta, kuigi liikide arvukus kõrgusjoontel kõigub (joonis 2).



Joonis 2. Kodaamööbide liikide arvu sõltuvus kõrgusest kolmes Põhja-Itaalia piirkonnas (Mitchell *et al.*, 2004).

Varasemates uurimustes (Todorov, 1998) on leitud, et madalamal on kodaamööbide arvukus suurem, aga 2004. aasta uurimus seda ei kinnitanud (Mitchell *et al.*, 2004). Samas uurimuses väideti ka, et kodaamööbide koosluse struktuur ei ole mõjutatud mulla happelisusest, millel samblad elavad. Selles teadustöös võetud proovikohtade pinnased ja kliimaatilised tingimused erinesid üksteisest - Marmarole ja Civetta olid paese pinnasega ja rohkem mõjutatud merelisest kliimast ning Lagorai oli pigem ränine pinnas ja mandriline kliima. Lagorai proovidelt leiti vähem erinevaid liike ja isendeid ning Shannon-Wieneri liigirikkuse indeks oli madalam (Mitchell *et al.*, 2004). Seda võiks põhjendada sellega, et merelises kliimapiirkonnas on suurem suhteline õhuniiskus ning rohkem sademeid ja väiksemad temperatuurikõikumised.

7. Kliimamuutuste ja antropogeensete häiringute mõju sambla mikrofauna kooslustele

Üks muutustest, mis sammaldel elavat mikrofaunat mõjutab on keskkonna hapestumine. Muuhulgas panustab keskkonna hapestumisesse fossiilsete kütuste põletamine, mille tulemusel satuvad atmosfääri ühendid (SO_2 ja NO_x), mis veeauruga reageerides muunduvad hapeteks ning sademetega maapinnale jõudes muudavad keskkonna keemilist koostist. Hapestumine panustab ka kasvuhooneefekti ning lämmastikuühendid osoonikihi õhenemisse (European Environment Agency, 2016). Osoonikihi õhenemisega satub maapinnale ka rohkem UV-kiirgust, mis häirib erinevaid ökosüsteeme ja aineringlusi (Zepp *et al.*, 2011).

Madala pH juures on lehtede lagunemine aeglasem, sest mikroobide elutegevus ja arvukus on pärsitud, ning selle tõttu on mikroselgrootutel vähem toitu ja kättesaadavaid toitaineid (Webster & Benfield, 1986). Green *et al.* (1998) uurimuses selgus, et CO_2 kontsentratsiooni tõus vees ja seeläbi happelisuse tõus mõjuvad negatiivselt kodaamööbide arvukusele (Green, *et al.*, 1998). Ka Hájková *et al.* (2011) leidsid, et kõige rohkem mõjutab hüdrobiontseid samblal elavaid mikroselgrootuid vee pH ja vee kaltsiumi sisaldus. Kodaamööbe mõjutas enim fosfaatide ja räni sisaldus, aga keriloomi need muutused vees ei mõjutanud, samuti mitte raua sisaldus ega toitainete üleküllus. Keriloomi mõjutas vaid vee pH ja kaltsiumisisaldus (Hájková *et al.*, 2011).

Sammaldel on radioaktiivsust absorbeeriv omadus. Pärast Chernobyli katastroofi olid samblad radioaktiivsed mitmesaja kilomeetri raadiuses ja see oli mõõdetav kaks aastat pärast katastroofi (Daróczy *et al.*, 1988). Radioaktiivsus võib mõjutada mikrofauna kooslust. Sambla mikroselgrootuid sellega seoses pole uuritud, kuid mulla selgrootutega tehtud katsed näitavad, et radioaktiivsus muudab koosluste struktuuri ning üldine organismide arvukus väheneb (Kolesnikova *et al.*, 2005).

Metsade majandamine mõjutab sammalde kooslusi ning nagu eelnevas peatükis mainitud, eelistavad erinevad samblal elavad mikroselgrootute liigid kasvada erinevatel samblaliikidel sõltuvalt toitumistüübist (Lesica *et al.*, 1991; Jonsson *et al.*, 2015). Eestis kasvab 521 samblaliiki ja neist 79 on väga tundlikud inimtegevusele (Vellak & Paal,

1999). Vellak ja Paal (1999) uurisid metsade majandamise mõju samblakooslustele, ning leidsid majandatavatel metsaaladel 54 liiki samblaid ja majandamata aladelt 74 liiki. Uurimuses selgus, et majandamata aladel leidis rohkem liike, kes eelistavad stabiilsemaid niiskustingimusi võrreldes majandatud metsast leitud liikidega. Majandatud metsas leidis aga rohkem liike, kes eelistavad ligipääsu valgusele (Vellak & Paal, 1999). Erinevate uurimuste (Lesica *et al.*, 1991; Vellak & Paal, 1999; Jonsson *et al.*, 2015) tulemustest võib järeldada, et kuna metsade majandamine mõjutab sammalde liigilise koosluse struktuuri, avaldab majandamine mõju ka samblal elava mikrofauna kooslusele.

Uuritud on lämmastiku ja fosforiga väetamise mõju turbasamblal elavatele kodaamööbidele (*Testaceae*). Mitchell (2004) avastas, et väetamine vähendab kodaamööbide ja kerilooma *Habrotrocha angusticollis* biomassi. Katseala väetati 12 aasta jooksul ning isendite arvukus vähenes 77% võrra. Liikide osakaalus muutusi ei täheldatud. Uurimuses põhjendati isendite arvukuse vähenemist ka sellega, et väetis võis mõjutada toiduks olevate organismide olemasolu. Testitud piirkonnas tõusis soontaimede biomass kolmekordselt ja vähenes turbasambla areaal ning ka sellel oli mõju kodaamööbide vähenemisele. Mainimisväär on ka tulemus, et kodaamööbi *Phryganella acropodia*, keda leidub lisaks turbasamblal ka teistel sammaldel ja metsakõdus, arvukus suurenes pärast väetamisperioodi. Sellest võib järeldada, et turbasamblal ei ole selle liigi jaoks siiski parimad tingimused ja väetamine muutis need sellele kodaamööbile sobivamaks (Mitchell, 2004).

Mitchell *et al.* (2000) väitsid, et pinnavee keemiline koostis mõjutab sambla kodaamööbide rohkust. Põhilised keemilised mõjutajad selle uurimuse järgi on lämmastikuühendid, kaltsium ja sulfaadid. Uuriti soodest võetud samblaproove viies erinevas Euroopa riigis (Soome, Rootsi, Inglismaa, Holland, Šveits). Proovialade saastatuse taset hinnati ammoniumi ja lämmastiku sisalduse järgi pinnavees proovivõtukohtal. Madala saastega piirkonnad olid Soome, Šveits ja Rootsi, ning kõrge saastatusega Holland ja Inglismaa. See väljendus ka kodaamööbide liigirikkuses – kõige rohkem erinevaid liike oli Soomest ja Rootsist võetud proovides. Šveitsi proovides oli kõige vähem erinevaid liike, sest piirkond, kust proov võeti, oli mõjutatud eelnevast turba kaevandamisest ning kooslused ei olnud taastunud (Mitchell *et al.*, 2000). Õhus olevate lämmastikuühendite (NO₂) saaste mõju on samuti uuritud ning leitud, et kodaamööbide arvukus ei ole hea indikaator mõõduka NO₂

saaste määramiseks. Küll aga reageeris saastele üks liik - *Paraquadrula irregularis*, kelle arvukus vähenes. Selle põhjuseks oli ilmselt saastest tekkinud hapestumine, mis häiris liigile omase kaltsiumkarbonaadist koja ehitamist (Nguyen-Viet *et al.*, 2004).

UV-kiirgus on üks veeliste ökosüsteemide stressifaktor, mis mõjutab suurt osa ökosüsteemi osadest (Zepp *et al.*, 2011; Fischer *et al.*, 2013). UV-kiirguse mõju samblaökosüsteemis pole uuritud, kuid katsetingimustes on uuritud *Bdelloidea* klassi keriloomi, keda leidub ka sammaldel. Fischer *et al.* (2013) leidis, et UVB-kiirgus tekitab keriloomade DNAsse mutatsioone ning erinevad liigid reageerivad sellele erinevalt. *Brachionus rubens* suutis edukalt DNA mutatsioonid parandada kahe tunni jooksul pärast kiirguse saamist, aga *Philodina roseola* taastuda ei suutnud ning reproduktsiooni edukus oli mutatsioonidest tugevalt häiritud (Fischer *et al.*, 2013).

Zullini ja Peretti (1985) uurisid plii mõju ümarusside koosluse muutusele. Tööstuslikust piirkonnast, mis teati olevat pliiga saastunud, koguti ühe aasta jooksul iga kuu kaheksast punktist samblaproove. Mõõdeti sambla plii sisaldus, määrati ümarusside liigid, loendati isendite arvukus ning arvatati biomass. Leiti, et ümarusside biomass ning liikide arv vähenes sambla plii sisalduse tõusuga. Eriti tundlik oli plii sisaldusele alamselts *Dorylaimina* (Peretti & Zullini, 1986).

Globaalse soojenemise ja kliimamuutuste mõjutustel ennustatakse Põhja-Euroopa aladele sademete hulga tõusu. Temperatuurid soojenevad ning see tähendab ka veerežiimi muutust – suved muutuvad senisest kuivemaks ning talviti võib arvestada suurema sademete hulgaga (King & Karoly, 2017). Nagu töös analüüsitud uurimustest on selgunud, mõjutavad temperatuur ja niiskustingimused sambla mikrofauna kooslust ning arvukust. Võib arvata, et samblal elava mikrofauna dünaamika muutub. Niiskemad ja soojemad tingimused talvel soosivad arvukuse tõusu ning pikendavad reproduktsiooniperioodi. Praegustes kliimatingimustes tõuseb sambla mikrofauna liikide arvukus kevadel ja suvel, kuid kliimasoojenemise tagajärjel võib see periood liikuda varasemaks ja hakata juba talvekuudel. Niiske keskkond soosib parasiitide arengut (Wilson & Sherman, 2010) ning pikk niiskusperiood võib mikrofauna arvukusele mõjuda ka negatiivselt, kuna niisked tingimused ei ole soodsad parasiitide eest migreerumiseks.

8. Sambla mikrofauna bioindikaatorina

Sambla mikrofaunat ei ole laialdaselt keskkonnaindikatsioonis kasutatud, kuid sellel võiks olla potentsiaali. Organismi tundlikkus häiringutele on mõjutatud tema liikumisvõimest, elutsüklist ning võimest stressist taastuda. Atmosfääri saastatuse indikaatororganismidena on kõige rohkem kasutatud samblikke ja samblaid, mõned uurimused käsitlevad ka samblal elavat mikrofaunat (Nguyen-Viet *et al.*, 2004; Pescott *et al.*, 2015). Mulla saastatuse hindamiseks on kasutatud mikroorganisme, kuid vähem samblal elavat mikrofaunat (Peretti & Zullini, 1986; Rola & Osyczka, 2018). Sambla mikrofauna sobiks hästi atmosfääri saastatuse hindamiseks, sest samblad on otseselt saasteainetega kontaktis ning kuna sammaldesse imenduvad toitained läbi lehtede, jõuavad saasteained veekihti, kus hüdrobiontne mikrofauna elab. Kuigi anhüdrobioos võib aidata keriloomadel seenparasiidiga saastunud elupaigast lahkuda, on saastatus ilmselt suuremal alal kui keriloom rändaks. Anhüdrobioos aitab küll üle elada niiskuse puudumise, kuid saaste võib esineda ka koos niiskustingimustega.

Sambla mikrofaunat oleks kasulik vaadelda funktsionaalsete rühmadena. Kodaamööbe peetakse headeks indikaatororganismideks, kuna nad on laialt levinud ning paljudes elukohtades otseselt saasteainetega kontaktis (Todorov, 1998; Mitchell *et al.*, 2000; Charman, 2001). Kodaamööbid on morfoloogial põhinev funktsionaalne rühm.

Kuigi seni on mikroorganisme põhiliselt grupeeritud toitumisviisi ja morfoloogia alusel, võiks vaadelda gruppe ka liikumisvõime- ja viisi ning suuruse alusel. Veekihi paksusest sõltub, kui suured organismid suudavad selles liikuda ja elada ning teatavasti on sambla veekihi paksus väga muutuv tegur. Suurematel organismidel on ilmselt ka suurem veesisaldus ning veekihi õhenemisega võib nende organismi veesisaldus langeda rutem anhüdrobioosi tasemele kui väiksematel organismidel, kes saavad ka õhemas veekihis liikuda.

9. Järeldused

Eestis on sambla mikrofauna kooslusi vähe uuritud. Tehtud uuringud hõlmavad loimurite morfoloogiat, kuid mitte koosluste struktuure ning neid mõjutavaid tegureid. Eestis on kirjeldatud vaid kahte loimurite liiki: *Eremobiotus alicatai* ja *Isohypsibius marcellinoi*, ning Lätis kahte liiki: *Paramacrobotus richtersi* ja *Macrobotus hufelandi* (Šatkauskiene, 2012; Zawierucha & Kaźmierski, 2012). Loimurid on levinud niisketes keskkondades üle maailma ning võiks arvata, et Eestis ja Balti riikides leidub neid rohkem kui neli liiki. Eestis on uuritud ka kodaamööbide esinemist rabades ning leiti, millised liigid eelistavad erinevaid niiskustingimusi (Avel-Niinemets, Pensa & Portsmuth, 2011).

Põhilised sambla mikrofauna kooslusi häirivad tegurid on antropogeensed. Suurt mõju avaldab keskkonna hapestumine ning globaalsest soojenemisest tulenev veerežiimi muutus. Kui soojemad talved ja suurem sademete hulk võib olla kasulik reproduktsiooniperioodi pikendades ning sambla niiskustasemete stabiliseerides, võib see ka soodustada parasiitsete seente levikut (Wilson, 2011). Seda ei ole uuritud, kumb tegur domineerivam oleks ning kas niiskustaseme tõus ja stabiliseerumine on sambla mikrofauna populatsioonile pikas perspektiivis kasulik või mitte. Selleks peaks tegema pikaajalisi uurimusi, mida seni läbi viidud ei ole. Samas ei saa eeldada, et igas populatsioonis leidub seenparasiite, nii et niiskuse tõus võib siiski olla positiivne. Võib arvata, et sademete hulga ja temperatuuride tõusuga muutuks üldine sambla mikrofauna dünaamika.

Erinevaid mikrofauna taksoneid on uuritud üle maailma erinevatel eesmärkidel.

Bioindikaatorina on uuritud enamasti mulla mikrofaunat, kuid on ka uurimusi sambla mikroselgrootutest. Uuritud on erinevate häiringute mõju sambla mikrofaunale, kuid üldiseid järeldusi pole tehtud, pigem vaid spetsiifiliste saastajate või muutuste kohta. Tulevased uurimused võiksid käsitleda sambla mikroselgrootuid funktsionaalsete rühmadena või eraldi liikidena ning võiksid eristada indikaatorliigid või -grupid, erinevate keskkonnahäiringute kohta. Seni pole selleks piisavalt andmeid kogutud. Küll aga võib väita, et madal pH häirib kodaamööbide koja moodustumist ning hapestunud keskkonnas leidub neid vähe. Samuti on selge, et liigid, kes ei suuda kuivaperioode üle elada ega liikuda niiskematesse elupaikadesse, ei ole arvukalt esindatud hüdroperioodilistes samblakooslustes.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärk oli kirjanduse põhjal anda ülevaade sammaldel olevas veekihis elava mikrofauna koosluste struktuurist ning neid mõjutavatest peamistest keskkonnateguritest ning uurida, kas sambla mikrofaunat saab kasutada bioindikaatorina.

Sambla mikroselgrootud kuuluvad paljudesse erinevatesse taksonitesse ning on kosmopoliitse levikuga. Antud bakalaureusetöös vaadeldi hüdrobiontset mikrofaunat, kes kuuluvad rühmadesse kodaamööbid, ripsloomad, lameussid, ripskõhtsed, keriloomad, rõngussid, ümarussid, loimurid. Mikroselgrootute kohta on tehtud palju uurimusi erinevates mikroelupaikades, kõige rohkem mullas, vähem on uuritud sambla veekihis elavaid mikroorganisme. Hüdrobiontsed sambla mikroselgrootud peavad olema kohastunud erinevate keskkonnatingimustega, sest elukeskkonna tingimused on väga muutlikud: veekihi paksus on mõjutatud temperatuuri- ja niiskustingimustest. Mikrofauna koosseisu mõjutavad lisaks järgmised tegurid: toidu kättesaadavus, kisklus, konkurents, parasiidid, ümbritsevate taimede kooslus ning antropogeensed ja kliimamuutustest tulenevad tegurid. Samuti selgus, et erinevate funktsionaalsete toitumisgruppide liigid eelistavad elada erinevatel samblaliikidel. Töös analüüsitud uurimustes järeldus, et antropogeensed keskkonnamuutused on sambla mikrofauna arvukusele ning liigirohkusele enamasti negatiivse mõjuga, nende tegurite hulka kuuluvad näiteks väetamine, keskkonna hapestumine ja metsade majandamine. Globaalse soojenemise tagajärjel suurenenud sademete hulk võib mikrofauna populatsioonidele mõjuda positiivselt, kuna sellega kaasnevad stabiilsemad niiskustingimused ning pikem reproduktsiooniperiood.

Indikaatorina on parim kasutada organisme, kes on laialt levinud ning reageerivad muutustele kiirelt. Sambla mikrofaunat ei saa vaadelda ühe suure funktsionaalse rühmana, sest erinevaid liike on palju ning nad reageerivad häiringutele erinevalt. Mikrofaunat tuleks vaadelda funktsionaalsete rühmadena toitumisviisi, liikumisviisi või morfoloogia põhjal, olenevalt millise häiringu mõju tahetakse uurida. Vaatlema peaks ühte taksonit või funktsionaalset rühma ühel samblaliigil pikema ajaperioodi jooksul, et saaks hinnata erinevate parameetrite muutumist koos keskkonnategurite muutustega.

Summary

Moss microfauna: community structure and the main controlling environmental factors

The goal of this paper was to give an overview of microfauna living in moss water film, the structure of their communities and the main controlling factors. Also, to find out if moss microfauna could be used as a bioindicator.

Microinvertebrates inhabiting the water film on moss is a part of many taxonomic and functional groups. In this paper the following groups are described: testate amoebae, ciliates, flatworms, gastrotrichs, rotifers, annelids, nematodes and tardigrades. Microfauna has been researched in different microhabitats: mostly in soil habitats, less in moss water film. Moss microinvertebrates need to be resistant to drought since the environment is hydroperiodic. The most important environmental factors influencing the microfaunal community are temperature, water availability, thickness of the water film on moss, availability of nutrients, parasitism, and predators. Different functional groups based on feeding preferences have been shown to prefer different species of moss to thrive on. Anthropogenic changes have also a considerable influence on the microfauna community, the biggest influencing factors are acidification, fertilization, managing forests and the increase of precipitation due to global warming. The latter could also be a positive change as more stable moisture conditions might prolong the reproduction period.

Best bioindicators are organisms with cosmopolitan distribution and who react to the changes in a short period of time. Microinvertebrates on moss should not be discussed as one functional group because it consists of too many different species who react differently to disturbances of the environment. It would be better to divide the microfauna into functional groups by their feeding preferences, locomotion, or morphology depending on which environmental change is examined.

Tänuavaldus

Töö autor soovib tänada töö valmimisel abiks olnud inimesi, eriti juhendajat Taavi Virrot. Autor tänab samuti peret ja sõpru, kes tööle arvamuse andsid ning muul moel toeks olid.

Kasutatud kirjandus

Töös on kasutatud Journal of Zoology viitamisviisi.

- Avel-Niinemets, E., Pensa, M. & Portsmouth, A. (2011). Distribution of Testate Amoebae along a gradient hummock-lawn-hollow in a Sphagnum bog: potential implications for palaeoecological reconstructions. *Pol. J. Ecol.* **59**, 551–566.
- Bates, J.W. (1998). Is “Life-Form” a Useful Concept in Bryophyte Ecology? *Oikos* **82**, 223–237.
- Battle, J.M. & Golladay, S.W. (2001). Hydroperiod Influence on Breakdown of Leaf Litter in Cypress-Gum Wetlands. *Am. Midl. Nat.* **146**, 128–145.
- Bongers, T. & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 224–228.
- Brunialti, G. (2014). Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. *Int. J. Environ. Stud.* **71**, 226–227.
- Charman, D.J. (2001). Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quat. Sci. Rev.* **20**, 1753–1764.
- Curini-Galletti, M., Artois, T., Delogu, V., De Smet, W.H., Fontaneto, D., Jondelius, U., Leasi, F., Martínez, A., Meyer-Wachsmuth, I., Nilsson, K.S., Tongiorgi, P., Worsaae, K. & Todaro, M.A. (2012). Patterns of Diversity in Soft-Bodied Meiofauna: Dispersal Ability and Body Size Matter. *PLoS ONE* **7**, 1.
- Daróczy, S., Bolyós, A., Dezső, Z., Pázsit, Á., Nagy, J. & Nagy, M. (1988). Could mosses be used for the subsequent mapping of the Chernobyl fallout? *Naturwissenschaften* **75**, 569–570.
- European Environment Agency. (2016). *Europe’s Environment - The Dobbris Assessment* (Page). European Environment Agency.
- Feng, J., Zhang, X., Wang, G. & Xie, S. (2016). Morphology and phylogenetic relationships of the chrysophytes associated with two mosses. *Symbiosis* **69**, 151–159.
- Finlay, B.J., Corliss, J.O., Esteban, G. & Fenchel, T. (1996). Biodiversity at the Microbial Level: The Number of Free-Living Ciliates in the Biosphere. *Q. Rev. Biol.* **71**, 221–237.
- Fischer, C., Ahlrichs, W.H., Buma, A.G.J., Poll, W.H. van de & Bininda-Emonds, O.R.P. (2013). How does the ‘ancient’ asexual *Philodina roseola* (Rotifera: Bdelloidea) handle potential UVB-induced mutations? *J. Exp. Biol.* **216**, 3090–3095.

- Gasparyan, A., Sipman, H.J.M., Marini, L. & Nascimbene, J. (2018). The inclusion of overlooked lichen microhabitats in standardized forest biodiversity monitoring. *The Lichenologist* **50**, 231–237.
- Giere, O. (2008). *Meiobenthology: The Microscopic Motile Fauna of Aquatic Sediments*. Springer Science & Business Media.
- Glime, J.M. (2017). *Bryophyte Ecology Volume 2 ebook | Bryophyte Ecology | Michigan Technological University*.
- Green, M.A., Aller, R.C. & Aller, J.Y. (1998). Influence of carbonate dissolution on survival of shell-bearing meiobenthos in nearshore sediments. *Limnol. Oceanogr.* **43**, 18–28.
- Guidetti, R., Boschini, D., Rebecchi, L. & Bertolani, R. (2006). Encystment Processes and the “Matrioshka-like Stage” in a Moss-dwelling and in a Limnic Species of Eutardigrades (Tardigrada). *Hydrobiologia* **558**, 9–21.
- Hájková, P., Bojková, J., Fránková, M., Opravilová, V., Hájek, M., Kintrová, K. & Horsák, M. (2011). Disentangling the effects of water chemistry and substratum structure on moss-dwelling unicellular and multicellular micro-organisms in spring-fens. *J. Limnol.* **70**, 54–64.
- Hallas, T.E. & Yeates, G.W. (1972). Tardigrada of the soil and litter of a Danish beech forest. *Pedobiologia*.
- Harikumar, R.S. & Eswarappa, S.M. (2017). Emerging field of tardigrades and their stress tolerance 3.
- Hingley, M. (1993). *Microscopic life in Sphagnum*. Published for the Company of Biologists by Richmond Pub. Co.
- Hu, B., Qi, R. & Yang, M. (2013). Systematic analysis of microfauna indicator values for treatment performance in a full-scale municipal wastewater treatment plant. *J. Environ. Sci.* **25**, 1379–1385.
- Jonsson, M., Kardol, P., Gundale, M.J., Bansal, S., Nilsson, M.-C., Metcalfe, D.B. & Wardle, D.A. (2015). Direct and Indirect Drivers of Moss Community Structure, Function, and Associated Microfauna Across a Successional Gradient. *Ecosystems* **18**, 154–169.
- Joye, S.B. & Anderson, I.C. (2008). *Nitrogen Cycling in Coastal Sediments - Nitrogen in the Marine Environment (Second Edition) - Chapter 19*.
- Kånneby, T., Todaro, M. & Jondelius, U. (2012). A phylogenetic approach to species delimitation in freshwater Gastrotricha from Sweden. *Hydrobiologia* **683**, 185–202.

- Kinchin, I. (1994). *The Biology of Tardigrades*. Portland Press.
- King, A.D. & Karoly, D.J. (2017). Climate extremes in Europe at 1.5 and 2 degrees of global warming. *Environ. Res. Lett.* **12**, 114031.
- Kolesnikova, A.A., Taskaeva, A.A., Krivolutskii, D.A. & Taskaev, A.I. (2005). Condition of the Soil Fauna near the Epicenter of an Underground Nuclear Explosion in the Northern Urals. *Russ. J. Ecol.* **36**, 150–157.
- Kosakyan, A., Gomaa, F., Lara, E. & Lahr, D.J.G. (2016). Current and future perspectives on the systematics, taxonomy and nomenclature of testate amoebae. *Eur. J. Protistol.* **55**, 105–117.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V. & Hong, W.S. (1991). Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Can. J. Bot.* **69**, 1745–1755.
- Lindo, Z. & Gonzalez, A. (2010). The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems* **13**, 612–627.
- Lokko, K., Virro, T. & Kotta, J. (2017). Seasonal variability in the structure and functional diversity of psammic rotifer communities: role of environmental parameters. *Hydrobiologia*.
- McInnes, S.J. (2002). A predatory fungus (Hyphomycetes: Lecophagus) attacking Rotifera and Tardigrada in maritime Antarctic lakes 4.
- Merrifield, K. & Ingham, R.E. (1998). Nematodes and Other Aquatic Invertebrates in Eurhynchium oreganum from Mary's Peak, Oregon Coast Range. *The Bryologist* **101**, 505–511.
- Michel, A.K. & Winter, S. (2009). Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *For. Ecol. Manag.* **257**, 1453–1464.
- Mitchell, E.A.D. (2004). Response of Testate Amoebae (Protozoa) to N and P Fertilization in an Arctic Wet Sedge Tundra. *Arct. Antarct. Alp. Res.* **36**, 78–83.
- Mitchell, E.A.D., Bragazza, L. & Gerdol, R. (2004). Testate Amoebae (Protista) Communities in Hylocomium splendens (Hedw.) B.S.G. (Bryophyta): Relationships with Altitude, and Moss Elemental Chemistry 14.
- Mitchell, E.A.D., Buttler, A., Grosvernier, P., Rydin, H., Albinsson, C., Greenup, A.L., Heijmans, M.M.P.D., Hoosbeek, M.R. & Saarinen, T. (2000). Relationships among testate amoebae

- (Protozoa), vegetation and water chemistry in five Sphagnum-dominated peatlands in Europe: Testate amoeba, vegetation and water chemistry in bogs. *New Phytol.* **145**, 95–106.
- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J. & Warner, B.G. (2008). Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodivers. Conserv.* **17**, 2115–2137.
- Morgan, C.I. (1977). Population Dynamics of two Species of Tardigrada, *Macrobiotus hufelandii* (Schultze) and *Echiniscus (Echiniscus) testudo* (Doyere), in Roof Moss from Swansea. *J. Anim. Ecol.* **46**, 263–279.
- Nelson, D.R. (2002). Current Status of the Tardigrada: Evolution and Ecology. *Integ Comp Biol.*
- Nguyen-Viet, H., Gilbert, D., Bernard, N., Mitchell, E.A.D. & Badot, P.-M. (2004). Relationship between Atmospheric Pollution Characterized by NO₂ Concentrations and Testate Amoebae Density and Diversity 7.
- Patterson, R.T., Dalby, A., Kumar, A., Henderson, L.A. & Boudreau, R.E.A. (2002). Arcellaceans (thecamoebians) as indicators of land-use change: settlement history of the Swan Lake area, Ontario as a case study. *J. Paleolimnol.* **28**, 297–316.
- Pejler, B. (1995). Relation to habitat in rotifers. In *Rotifera VII*, Developments in Hydrobiology: 267–278. Springer, Dordrecht.
- Pennak, R.W. (1955). Fresh-water invertebrates of the United States. *J. Aquat. Ecosyst. Stress Recovery Former. J. Aquat. Ecosyst. Health* **7**, 126–126.
- Peretti, E. & Zullini, A. (1986). Lead pollution and moss-inhabiting nematodes of an industrial area. *Water. Air. Soil Pollut.* **27**, 403.
- Pescott, O.L., Simkin, J.M., August, T.A., Randle, Z., Dore, A.J. & Botham, M.S. (2015). Air pollution and its effects on lichens, bryophytes, and lichen-feeding Lepidoptera: review and evidence from biological records. *Biol. J. Linn. Soc.* **115**, 611–635.
- Ricci, C. & Fontaneto, D. (2009). The importance of being a bdelloid: Ecological and evolutionary consequences of dormancy. *Ital. J. Zool.* **76**, 240–249.
- Rola, K. & Osyczka, P. (2018). Cryptogamic communities as a useful bioindication tool for estimating the degree of soil pollution with heavy metals. *Ecol. Indic.* **88**, 454–464.
- Santo, N., Caprioli, M., Orsenigo, S. & Ricci, C. (2001). Egg size and offspring fitness in a bdelloid rotifer. In *Rotifera IX*: 71–74. Sanoamuang, L., Segers, H., Shiel, R.J. & Gulati, R.D. (Eds). . Dordrecht: Springer Netherlands.

- Šatkauskienė, I. (2012). Tardigrades (Tardigrada) in Baltic States. *Biologija* **58**.
- Sayre, R.M. & Brunson, L.K. (1971). Microfauna of Moss Habitats. *Am. Biol. Teach.* **33**, 100–105.
- Scott, D.B. & Medioli, F.S. (1983). Agglutinated Rhizopods in Lake Erie: Modern Distribution and Stratigraphic Implications. *J. Paleontol.* **57**, 809–820.
- Simmons, B.L., Wall, D.H., Adams, B.J., Ayres, E., Barrett, J.E. & Virginia, R.A. (2009). Terrestrial mesofauna in above- and below-ground habitats: Taylor Valley, Antarctica. *Polar Biol.* **32**, 1549–1558.
- Thorp, J.H. & Covich, A.P. (2009). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press.
- Thorp, J.H. & Rogers, D.C. (Eds.). (2015). Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. In *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)*: ii. Boston: Academic Press.
- Todorov, M. (1998). Observation on the soil and moss testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Pirin Mountain (Bulgaria). *Acta Zool. Bulg.*
- Vellak, K. & Paal, J. (1999). Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests 26.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. (1986). Vascular Plant Breakdown in Freshwater Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**, 567–594.
- Williams, D.D. (1997). Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* **7**, 105–117.
- Wilson, C.G. (2011). Desiccation-tolerance in bdelloid rotifers facilitates spatiotemporal escape from multiple species of parasitic fungi. *Biol. J. Linn. Soc.* **104**, 564–574.
- Wilson, C.G. & Sherman, P.W. (2010). Anciently Asexual Bdelloid Rotifers Escape Lethal Fungal Parasites by Drying Up and Blowing Away. *Science* **327**, 574–576.
- Woombs, M. & Laybourn-Parry, J. (1985). Energy Partitioning in Three Species of Nematode from Polysaprobic Environments. *Oecologia* **65**, 289–295.
- Wright, J.C. (2001). Cryptobiosis 300 Years on from van Leuwenhoek: What Have We Learned about Tardigrades? *Zool. Anz. - J. Comp. Zool.* **240**, 563–582.

- Yoshikawa, K., Overduin, P.P. & Harden, J.W. (2004). Moisture content measurements of moss (*Sphagnum* spp.) using commercial sensors. *Permafrost Periglacial Processes*. **15**, 309–318.
- Zawierucha, K. & Kaźmierski, A. (2012). The first records of tardigrades (Tardigrada, Eutardigrada) from Estonia.
- Zepp, R.G., Erickson III, D.J., Paul, N.D. & Sulzberger, B. (2011). Effects of solar UV radiation and climate change on biogeochemical cycling: interactions and feedbacks. *Photochem. Photobiol. Sci.* 261.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Merilin Raudna-Kristoffersen,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Sammalde mikrofauna: koosluste struktuur ning seda kujundavad peamised keskkonnategurid,“ mille juhendaja on Taavi Virro,
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus 22.05.2018