

Tartu Ülikool

Loodus- ja tehnoloogiateaduskond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Taimeökoloogia õppetool

Tuuliki Koppel

ROHUMAARDE TAASTAMINE ARBUSKULAARSE MÜKORIISA ABIL

Bakalaureusetöö

Juhendajad: MSc Lena Neuenkamp

Prof. Martin Zobel

Tartu 2014

Sisukord

Sissejuhatus	3
1. Rohumaad.....	4
1.1. Rohumaade taastamine	4
1.1.1. Ökoloogiline taastamine	4
1.1.2. Rohumaade taastamine	5
1.2. Rohumaade taastamise piirangud	6
2. Arbuskulaarne mükoriisa	9
2.1. Arbuskulaarne mükoriisa.....	9
2.1.1. Arbuskulaarse mükoriisa olemus ja struktuur.....	9
2.1.2. Arbuskulaarse mükoriisa areng.....	10
2.1.3. Arbuskulaarne mükoriisa ja toitained	11
2.2. Arbuskulaarse mükoriisa seente kasulikud mõjud taimedele.....	12
2.3. Arbuskulaarse mükoriisa seente peremehespetsiifilisus.....	13
3. Arbuskulaarse mükoriisa seened ja rohumaade taastamine	15
3.1. Arbuskulaarse mükoriisa seente mõju taimepopulatsioonidele.....	15
3.2. Arbuskulaarse mükoriisa seente kasutamine taastamisprojektides	17
3.3. Arbuskulaarse mükoriisa seente taastamisprojektides kasutamise probleemid.....	18
Kokkuvõte	20
Summary	21
Tänuavaldused.....	23
Kasutatud kirjandus.....	24

Sissejuhatus

Poollooduslikud ökosüsteemid on suhteliselt muutumatud, iseeneslikult saabunud looduslike liikidega asustatud ökoloogilised kooslused, mille kujunemisele on inimtegevus kaasa aidanud (eelkõige niites ja karjatades). Pärtel *et al.* (2007) tõdesid, et Eesti poollooduslikud kooslused on tänu paljudele eri tingimustega elupaikadele suure bioloogilise mitmekesisusega. Kuna nendes leidub palju haruldasi ning levila piiril olevaid liike, on nende ökosüsteemide edaspidine püsimine väga oluline kogu Eesti bioloogilise mitmekesisuse säilitamiseks. Selleks, et taolised alad ei võsastuks ja sealne kooslus ei kaoks, tuleb neid pidevalt majandada (Pärtel *et al.*, 2007). Mitmel pool Euroopas, muuhulgas ka Eestis, on viimasel sajandil maakasutus palju muutunud: hüljatud on väikseskaalaline põllumajandus ning see on asendunud intensiivse põllumajandusega. See on aga kahandanud nii poollooduslike rohumaade ulatust kui ka ökoloogilist kvaliteeti (van Dijk, 1991; Joyce & Wade, 1998; Bakker & Berendse, 1999; Critchley *et al.*, 2004; Hedberg & Kotowski, 2010). Näiteks nentisid Rootsi teadlased, et 21. sajandi hakul oli Rootsis poollooduslikke rohumaaid järel vaid 200 000 ha, mis moodustas eelmise sajandi alguse rohumaadest kõigest 10% (Lindborg & Eriksson, 2004 järgi: Ekstam & Forshed, 2000). Seetõttu kuuluvad poollooduslikud rohumaad tänapäeval kõige ohustatumate elupaikade hulka (Hedberg & Kotowski, 2010).

Üheks poollooduslike rohumaade suure liigirikkuse säilitajaks peetakse arbuskulaarset mükoriisat (AM) (Grime *et al.*, 1987; Francis & Read, 1994). Leitud on, et AM-i seente olemasolu ja liigirikkus võivad määrata nii taimekoosluse struktuuri kui ka bioloogilist mitmekesisust (Smith & Read, 2008). Seetõttu võiks kaaluda AM-i seente kasutamist rohumaade taastamises.

Bakalaureusetöö esimeseks eesmärgiks on anda kirjanduse põhjal ülevaade rohumaade kadumise põhjustest ja tuua välja nende taastamisega seotud piirangud. Teiseks kirjeldada arbuskulaarset mükoriisat ning näidata selle kasulikke mõjusid taimedele. Kolmandaks vaadelda arbuskulaarse mükoriisa mõju taimepopulatsioonidele. Töö viimaseks eesmärgiks on tutvustada AM-i seente kasutamist rohumaade taastamises ja osutada selle meetodiga kaasnevatele probleemidele.

1. Rohumaad

1.1. Rohumaade taastamine

1.1.1. Ökoloogiline taastamine

Ökoloogiline taastamine on tegevus, mis algatab või kiirendab ökosüsteemi taastumist, pöörates erilist tähelepanu selle seisundile, terviklikkusele ja jätkusuutlikkusele. Tihti on taastamist vajav ökosüsteem inimtegevuse otsese või kaudse tegevuse pärast vähenenud väärtusega, kahjustatud, ümber kujunenud või täielikult hävinenud. Taastatud ökosüsteem on aga olemasolevates keskkonnatingimustes jätkusuutlik (Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group, 2004; edaspidi SER, 2004).

Taastamises kasutatav sekkumine varieerub suuresti erinevate projektide vahel, olenedes häiringu ulatusest ja kestvusest, maastikku kujundanud kultuurilistest tingimustest ning tänapäevastest piirangutest ja võimalustest. Kõige lihtsamate asjaolude korral tuleb taastades häiring eemaldada või muuta, lubades nii ökosüsteemil ise ökoloogiliste protsesside kaudu taastuda. Keerulisemate asjaolude korral võib taastamine tähendada ka kadunud kohalike liikide kaalutletud taasisustamist ning kahjulike invasiivsete eksootiliste liikide kõrvaldamist (SER, 2004).

SER-i (2004) suuniste järgi peavad taastamisprojektid sisaldama vähemalt järgmist:

1. Selge põhjendus, miks on taastamine vajalik.
2. Taastamiseks määratud koha ökoloogiline kirjeldus.
3. Taastamisprojekti eesmärgid.
4. Etaloni (*reference*) määramine ja kirjeldus.
5. Selgitus, kuidas soovitud taastamine moodustab ümbritseva maastikuga terviku ning kasutatavad organismid ja materjalid.
6. Taastamiseks määratud koha ettevalmistamiseks, taastamiseks ja taastamisjärgseteks tegevusteks vajalikud konkreetsete plaanid, ajakavad ja eelarved, mis sisaldavad ka strateegiaid võimalike paranduste täideviimiseks.
7. Läbimõeldud ja selgesõnaliselt kirja pandud taastamise standardid koos projekti hindamiseks mõeldud seireprotokollidega.
8. Strateegiad taastatud ökosüsteemi pikaajaliseks kaitsmiseks ja säilitamiseks.

Ökosüsteem on taastunud, kui see sisaldab piisavalt biotilisi ja abiotilisi ressursse, et ilma abi või toetuseta edasi areneda. Ökosüsteem hoiab end ise tavalise keskkonnastressi ja

häiringu korral nii struktuurselt kui funktsionaalselt jätkusuutlikuna. Otsustamaks, kas ökosüsteem on taastatud, tuleb tulemusi võrrelda eelnevalt kirjapandud eesmärkidega. Allpool SER-i (2004) loetletud üheksa omadust aitavad määrata, kas taastamine on õnnestunud:

Taastatud ökosüsteem (*restored ecosystem*) ...

1. ... sisaldab soovitava etalonökosüsteemile (*reference ecosystem*) omast liigikogumit, mis tagab sobiva elukoosluse hierarhia.
2. ... koosneb võimalikult paljudest kohalikest liikidest. Taastatud poollooduslikes ökosüsteemides võib arvesse võtta ka eksootilisi, kuid nüüdseks kodustatud liike ning mitteinvasiivseid ruderaal- ja segetaalliike, mis on arvatavasti koevoluteerunud koos nendega. Ruderaaltaimed asustavad häiringukohti, samas kui segetaaltaimed kasvavad põhikultuurtaimede sees.
3. ... esindab kõiki jätkusuutlikkuseks vajalikke gruppe või kui mitte, siis puuduolevatel gruppidel on võimalik ise looduslikult ökosüsteemi tagasi tulla.
4. ... suudab alal hoida oma jätkuvaks stabiilsuseks või soovitud arenguks vajalike liikide reproduktiivseid populatsioone.
5. ... toimib oma ökoloogilisele arenguetapile vastavalt ning väärtalitlust pole.
6. ... ja suurem ökoloogiline üksus mõjutavad teineteist vastastikku nii abiootiliselt kui biootiliselt ning moodustavad koos ühtse terviku.
7. ... pole ohustatud – selle seisundit ja terviklikkust potentsiaalselt ohustavad tegurid on ümbritsevast keskkonnast eemaldatud või on nende tegurite mõju viidud miinimumi.
8. ... on piisavalt plastiline, et vastu pidada kohaliku keskkonna tavalise perioodilise stressi olukorrale.
9. ... taastoodab iseennast etalonökosüsteemiga samal määral ning on võimeline olemasolevate keskkonnatingimuste korral kuitahes kaua jätkusuutlikuna püsima. Olenemata sellest võivad ökosüsteemi elurikkus, struktuur ning talitlemine ökosüsteemi arengu käigus muutuda või perioodilise stressi ja juhuslike häiringute korral kõikuda. Keskkonnatingimuste muutudes võivad muutuda ka taastatud ökosüsteemi liigiline koosseis või teised omadused.

1.1.2. Rohumaade taastamine

Poollooduslikud rohumaad on parasvöötmes ja boreaalses vöötmes ühed liigirikkamad elukooslused (Kull & Zobel, 1991; Santos-Gonzalez *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2012).

Rohumaad on olnud kogu Euroopa maastikus eluliselt tähtsad (Török *et al.*, 2011) ning neid on viimaste aastatuhandete jooksul hooldatud karjatamise ja heinateoga (Eriksson *et al.*, 2002; Santos-Gonzalez *et al.*, 2007). Viimase aastasajaga on rohumaade pindala ja seotus väga palju vähenenud ning see on muutunud ohuks paljude organismigruppide mitmekesisusele (Pärtel *et al.*, 2005). Need poollooduslikud elukooslused kannavad aga Euroopa maastiku looduslikku ja kultuurilist pärandit (Pärtel *et al.*, 1999). Rohumaade taastamist rakendatakse laialdaselt maastiku loomulikkuse suurendamiseks ning bioloogilise mitmekesisuse säilitamiseks (Török *et al.*, 2011).

Poollooduslike rohumaade kadumise peamiseks põhjuseks on kaks suurt muutust põllumajanduses: esiteks on viljakatel muldadel olnud väikesed traditsioonilised talumajapidamised asendatud suurte intensiivselt põllumaad kasutatavate ettevõtetega ning teiseks on hüljatud väheviljakate muldadega põllu- või karjamaad. Maa põllumajandusliku eksploateerimise tõttu kaovad ja killustuvad elupaigad ning suureneb mullaviljakus. Põllukultuuride külvamise, väetamise ja mulla homogeniseerumise pärast väheneb liigirikkus. Kui põllu- ja karjamaad hüljatakse või neid ei hooldata enam piisavalt, tungib peale võsa, mis omakorda vähendab nii rohumaade üldist pindala kui ka nende liigirikkust (Bakker *et al.*, 2012). Näiteks on Rootsi saarel Ölandil asuvatele alvaritele omaste taimeliikide arv hariliku kadaka (*Juniperus communis*) pealetungi tõttu pidevalt vähenenud (Rejmanek & Rosén, 1992). Ohustatud on ka rohumaade fauna (Bakker *et al.*, 2012). Viimase 20 aastaga on Rootsis toitainevaestel muldadel kasvavatest taimedest sõltuvate putukaliikide arv vähenenud, samas kui toitainerikastel muldadel kasvavatest taimedest sõltuvate putukaliikide arv on kasvanud (Öckinger *et al.*, 2006). Euroopa liblikatest on kuni 20% ohustatud (Bourn & Thomas, 2002). Hollandis ja Belgias on viimase 20 aasta jooksul vähenenud ka mõnede tavaliste, laialt levinud liblikaliikide arv. Nad on kadunud põllumaadelt ja linnaaladelt ning nende populatsioone võib leida veel vaid luidetelt, nõmmedelt ja poollooduslikelt rohumaadelt (van Dyck *et al.*, 2009).

1.2. Rohumaade taastamise piirangud

Eelnevast peatükist selgub, et rohumaade liiga intensiivne kasutamine, mulla toitainete sisalduse suurenemine või maakasutuse muutmine vähendavad rohumaade liigirikkust. Kahjustatud ökosüsteemide taastamiseks on vaja vähendada mullas olevate toitainete kättesaadavust ning puuduolevad liigid taasasustada kas mullas allesoleva seemnepanga või

lähiümbrusest edasikanduvate leviste abil. Liikide taasasustamise esimeseks sammuks on nende leviste sattumine taastatavale alale, misjärel saavad need kas säilida mulla seemnepangas või idaneda ja võrsuda täiskasvanud taimedeks. Vaid vähesed taimed suudavad erinevate piirangute tõttu täiskasvanuikka jõuda ning seetõttu peaks liikide edukaks taasasustamiseks sellele alale võimalikult suur kogus leviseid sattuma (Bakker *et al.*, 2012).

Rohumaade taastamiseks kasutatava liikide taasasustamise piiranguks on mulla kõrge toitainete sisaldus, kuna üheks taime- ja loomaliikide kadumise põhjuseks on sageli põllumajanduse intensiivistumise tagajärjel kõrgeenenud mulla toitainete tase (Bakker *et al.*, 2012). Mitmel pool maailmas läbiviidud katsed näitavad, et kõikidel laiuskraadidel arktilisest ja boreaalsest vöötimest kuni troopiliste metsadeni väheneb rohumaade liigirikkus, kui mulda lisandub lämmastikku (Bobbink *et al.*, 2010). Rohumaade kriitiline lämmastiku koormus ehk suurim veel rohumaale ohutu lämmastiku koormus on alla 20 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (Bobbink *et al.*, 1998), samas kui Lääne-Euroopas satub anorgaanilist lämmastikku atmosfääri umbes 2–40 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (Stevens *et al.*, 2010). Enamiku rohumaade produktiivsus on piiratud ainult lämmastiku kättesaadavusega ning seetõttu on rohumaad juba lämmastikutaseme väikese kõikumise suhtes tundlikud. Kui taime produktiivsust piiravad kaks või enam toitainet (lisaks N-ile enamasti veel P ja K), on see süsteem ühe toitainete ajutise kättesaadavuse paranemisele vähem vastuvõtlik (Bakker *et al.*, 2012). Mätaste ja pindmise mullakihi eemaldamine on tõhusad meetodid lämmastikutaseme langetamiseks, samas ei ole need meetodid sama tulemuslikud fosforitaseme langetamisel (Bakker *et al.*, 2012 järgi: Bekker, 2009).

Teatud aladelt juba kadunud ning ilma pikaajalise püsiva seemnepangata taimeliigid suudavad end fragmenteerunud maastikus taasasustada vaid siis, kui neil on piisavalt kaugemale edasikandumist võimaldavad levikumehhanismid. Seega on oluline teada, millised levimise mehhanismid olid kohalikus koosluses valdavad enne maastiku fragmenteerumist (Bakker *et al.*, 2012). Madala intensiivsusega põllumajandus parandas seemnete edasikandumist tänu karjatamisele, niitmisele ja sõnniku laotamisele (Poschlod & Bonn, 1998) ning lautade olemasolule (Losvik & Austad, 2002). Nüüdisaegne intensiivne põllumajandus aga fragmenteerib maastikke, mistõttu poollooduslike rohumaade liigirikkus väheneb (Poschlod & Bonn, 1998; Bakker & Berendse, 1999). Näiteks on Loode-Euroopas piirdeaedade paigaldamine ning jõgede ja ojade reguleerimine seemnete levikuteid tunduvalt vähendanud (Poschlod & Bonn, 1998). Taastumist piirab maastiku fragmenteerumine, kuna lähedalasuvatelt aladelt ei saa seemned levida. Lisaks piirab taastumist rohumaad ühendavate vektorite kadumine, mistõttu ei saa seemned kaugemale levida (Bakker *et al.*, 2012).

Floorast kadunud taimeliikide seemned võivad säilida mulla seemnepangas (Bakker *et al.*, 2012). Rohumaade taimkate ja seemnepank ühtivad tihti ainult 50–60% ulatuses (Bekker *et al.*, 1998), mis näitab, et ligi pooled rohumaa taimestikust olevatest taimedest ei panusta seemnepanka üldse (Bakker & Berendse, 1999). Pärast muutusi taimede levila kvaliteedis või maakasutuses on oluline teada, millistel taimedel on pikaajalised püsivad seemnepangad, sest ainult neid saab taastamise käigus taasasustada (Bakker *et al.*, 2012).

Üheks võimaluseks toitainevaestel muldadel olevate taimekoosluste taastamiseks on taimede ja mullaorganismide vahelistesse suhetesse sekkumine (Bakker *et al.*, 2012). Mõnede taimeliikide taasasustamine on raskendatud isegi siis, kui taastamise käigus on saavutatud toitainevaese mulla tingimused ning seemned on kättesaadavad (van der Heijden *et al.*, 1998). Kuna mullaorganismid levivad aeglaselt, võib just nende puudumine olla taimestiku taastumist piiravaks teguriks (Frouz *et al.*, 2009).

Taastamisel on oluline arvestada kõikide piirangute ja nende tagajärgedega. Taastamisprotsessi esimeseks sammuks on mullas olevate toitainete taseme langetamine vastavalt taastatava koosluse vajadustele (Bakker *et al.*, 2012). Järgnevas sammuks on liikide taasasustamine (Bakker *et al.*, 1996). Liikide kadumise korral võib loota, et sihtliigid on säilinud mulla seemnepangas. Kui nad seal siiski ei ole, tuleb parandada lähedalolevates kooslustes kasvavate sihtliikide levikut taastatavale alale või lisada alale ise sihtliike (Bakker *et al.*, 2012).

2. Arbuskulaarne mükoriisa

2.1. Arbuskulaarne mükoriisa

2.1.1. Arbuskulaarse mükoriisa olemus ja struktuur

Arbuskulaarne mükoriisa on levinuim ning evolutsiooniliselt vanim mükoriisatüüp maailmas (Smith & Read, 2008). Praeguseks on kirjeldatud umbes 150 AM-i moodustavat seeneliiki (Smith & Read, 2008) (Schüssler *et al.*, 2001; Rosendahl, 2008 andmetel 200 liiki), mis on molekulaarsete analüüside põhjal teistest seenetaksonitest eraldatud ning tõstetud nende endisest hõimkonna *Zygomycota* (Ikkesseened) seltsist *Glomales* neile spetsiaalselt loodud uude hõimkonda *Glomeromycota* (Krohmsened) (Morton, 1993; Schüssler *et al.*, 2001). Kuigi see monofüleetiline grupp pärineb samast ühisest eellasest, nagu hõimkonnad *Ascomycota* (Kottseened) ja *Basidiomycota* (Kandseened), pole grupil teiste suurte riigis *Fungi* allesolevate fülogeneetiliste gruppidega selget sugulust (James *et al.*, 2006). Arvatavasti olid need üle miljardi aasta tagusest ajast pärinevad seened (Smith & Read, 2008) tänu oma rollile toitainete omastamises olulised, kui taimed asustasid maismaa (Simon *et al.*, 1993; Remy *et al.*, 1994; Taylor *et al.*, 1995; Redecker *et al.*, 2000a; Heckman *et al.*, 2001). Näiteks on leitud ordoviitsiumi ja siluri ajastust (vastavalt 488–443 ning 443–416 miljonit aastat tagasi) pärinevaid AM-i seente eoste fossiile (Redecker *et al.*, 2000a). Seega kuuluvad AM-i moodustavad seened vanimasse teadaolevasse maismaataimedega sümbioosis elavate organismide gruppi (Redecker *et al.*, 2000b).

Hõimkonna *Glomeromycota* seened on keerulised, kuid väga edukad organismid. AM-i seened on taimedega harmoonilises vastastikmõjus: nad väldivad või suruvad taime kaitsereaktsioonid alla ning suunavad peremeest kahjustamata taime metaboolse voo vastavalt enda vajadustele ümber (Esser, 2012). Sellist biotroofiat saavutavad mehhanismid on tundmatud. Samas on *Glomeromycota* seened saatnud maismaataimi terve evolutsiooni vältel ning nad on ellu jäänud ka suurtes keskkonnamuutustes. Nii on nad ökoloogiliselt ja põllumajanduslikult tähtsad sümbiondid, mis parandavad üle maailma paljudes maismaaökosüsteemides väga erinevate taimetaksonite üldist kohasust (Smith & Read, 2008).

Koguni 80% maismaataimedest moodustavad arbuskulaarset mükoriisat (Goltapeh *et al.*, 2008). AM-i seente potentsiaalsete taimpartnerite hulk on nii lai, et sageli kasutatakse väidet (Gerdemann, 1968): „sümbioos on nii üldlevinud, et kergem on nimetada taimesugukondi, kus sümbioosi ei esine, kui koostada nimekirja sugukondadest, kus see esineb“ (Smith &

Read, 2008, lk. 26). Arbuskulaarsed mükoriisid moodustavad enamik kätte- ja paljasseemnetaimede sugukondade esindajaid, samuti sõnajalgtaimede sporofüüdid ja kollalised. Lisaks koloniseerivad tihti *Glomeromycota* hõimkonnas olevad seened vabalt elavaid sõnajalgtaimede gametofüüte ning helviksammaltaimi. Enamasti ei moodusta AM-i maltsalised (*Chenopodiaceae*), ristõielised (*Brassicaceae*), nelgilised (*Caryophyllaceae*), tatralised (*Polygonaceae*), loalised (*Juncaceae*) ja prootealised (*Proteaceae*) (Smith & Read, 2008).

Arbuskulaarsel mükoriisil on kolm põhilist komponenti: juur, seenestruktuurid juurerakkude sees ja vahel ning mullas asuv ekstraradikaalne mütseel. Need kaks nimetatud mütseelisüsteemi mängivad olulist rolli sümbiootilisel toitainete omastamisel ning kasvavad ja arenevad väga erinevates keskkonnatingimustes. Esimene on suhteliselt konstantne ja juure homöostaasi kaudu reguleeritud. Teine on väga muutlik ja seda mõjutab mulla heterogeensus. Mullas asuv mütseel on seotud uute taimede otsimise ja nii seen- kui taimsümbiondi kasutatavate mineraalsete toitainete omastamisega, samas kui juuresisene mütseel transpordib toitaineid sümbiontide vahel (Smith & Read, 2008).

Arbuskulaarse mükoriisa kaks põhitüüpi on *Arum*-tüüp ja *Paris*-tüüp. Tavalisemaks peetakse *Arum*-tüüpi, kus hüüfid kasvavad rakuvaheruumides ning nende lühikesed kõrvalharud läbivad rakuseinad ja moodustavad rakuluumenisse dihhotoomselt harunedes arbuskuleid. *Paris*-tüüpi mükoriisades kasvavad hüüfid aga otse ühest rakust teise (Smith & Read, 2008).

2.1.2. Arbuskulaarse mükoriisa areng

AM-i seened on obligatoorsed sümbiondid, biotroofid, kelle elutsükli läbimine sõltub nende võimest koloniseerida peremeestaimet (Goltapeh *et al.*, 2008). AM-i seentel on taimejuurte koloniseerimiseks mullas kolm põhilist inokulumi allikat: eosed, nakatunud juuretükikesed ja mütseel (Smith & Read, 2008). AM-i seente peremeestaimet juurte koloniseerimine on mitmeetapiline ning sisaldab keerulisi morfogeneetilisi muutusi sees: spoori idanemine, hüüfiline jagunemine, apressori moodustumine, juure läbistamine, intertsellulaarne kasvamine, arbuskuli moodustamine ning toitainete transport (Goltapeh *et al.*, 2008).

AM-i seened moodustavad struktuure nii sees- (interradikaal) kui väljaspool (ekstraradikaal) peremeestaimet juurt. Pärast seda, kui mullaga edasikanduv seeneniit ühendub peremeesjuurega, moodustab see apressori, mis läbib epidermist ning kasvab rakkude ja

juurekorteksi vahelisse ruumi. Kui seeneniit jõuab korteksisse, läbib intraradikaalne hüüf rakud ning moodustab arbuskuleid (Douds & Johnson, 2007). Arbuskulid on „peremeesrakkudest“ ümbritsetud väga harunenud struktuurid (Blee & Anderson, 1998), mis on toitainete vahetamise võtmekohaks (Cox & Tinker, 1976; Carling & Brown, 1982). Näiteks liigub nendes 4–15 päeva aktiivsetes struktuurides (Cox & Tinker, 1976; Carling & Brown, 1982) glükoos peremehelt seenele ning fosfor seenelt peremehele (Blee & Anderson, 1998). Kui süsivesikute toiduallikas on tagatud, võib ekstraradikaalne seeneniidistik laieneda mulda edasi. Mullas olev seeneniidistik toodab uusi eoseid näiteks siis, kui seen on piisavalt juuri koloniseerinud või kui peremeestaim on vana (Douds & Johnson, 2007). Erinevad AM-i seente liigid parandavad mullaviljakust erineva tõhususega (Abbott & Robson, 1982; Abbott & Robson, 1985; Graham & Abbott, 2000) ning arvatavasti on need erinevused seotud juuresiseste ja -väliste struktuuride paigutusega (Abbott & Gazey, 1994; Dodd *et al.*, 2000).

2.1.3. Arbuskulaarne mükoriisa ja toitained

Nagu enamiku mükoriisatüüpide puhul, liiguvad ka arbuskulaarse mükoriisa fotosünteesis toodetud süsivesikud autotroofilt (peremeestaimelt) heterotroofi (seensümbionti), samas kui mullalahusest omandatud toitained liiguvad vastupidises suunas (Smith & Read, 1997; Jakobsen, 1999). AM-i seente ja autotroofsete taimede sümbioos on tavaliselt mutualistlik, nende pikaajaline hästitöötav vastastikune toime põhineb peamiselt sümbiontidevahelisel kahe-suunalisel toitainete ülekandel. AM-i taimed võivad olla kas fakultatiivsed või obligatoorsed sümbiondid: esimesed on võimelised piisava mineraalsete toitainete varu korral rahuldavalt kasvama ka ilma koloniseerimiseta, teiste ellujäämine sõltub seensümbiondist rohkem. Samas on kõik seened ökoloogiliselt obligatoorsed sümbiondid, kes sõltuvad taimpartnerite orgaaniliste süsinikuühendite varudest ning ei suuda sümbioosi moodustamata oma elutsüklit läbida. Kuni 20% fotosünteesi saadustest kulub seene ülalpidamiseks. Juuresisesed hüüfid omastavad heksoose, need muudetakse lipiidideks ja glükogeeniks ning eksporditakse välisesse mütseeli, mis ei saa keskkonnast orgaanilist süsinikku omastada ega lipiidide sünteesida (Smith & Read, 2008).

AM-i taimed saavad toitaineid omastada kas otse mullast või seensümbiondi kaudu (Smith & Read, 2008). Taimedel aitab toitaineid omastada AM-i seente ekstraradikaalne mütseel (George, 2000). AM-i seente kaudu toitainete omastamine sõltub kolmest protsessist: seeneniidistik omastab mullast toitaineid, toitained liiguvad hüüfide kaudu

taimejuuresisestesse seenestruktuuridesse (hüüf, arbuskulid) ning toitained jõuavad taimerakkudesse (Smith & Read, 2008). AM-i moodustamine mõjutab taimede jaoks kõige rohkem fosfori (P) kättesaadavust (Smith & Read, 2008): AM-i seened aitavad omastada ligi 90% taimede kasvuks vajalikust fosforist (van der Heijden *et al.*, 2006). Seda ühendit nõuavad mõlemad sümbiondid suurtes kogustes, fosfor on mullas väheliikuv ning seda leidub seal tihti vähe raud-, alumiinium- või kaltsiumfosfaatide moodustumise ja mikroobide biomassi immobiliseerimise tõttu. Taimejuurtest palju peenemad seenehüüfid suudavad pisemaid mullapoore läbida, võimaldades nii kasutada tunduvalt suuremat mullamahtu ning seal asuvaid fosforivarusid. Fosfori mullast omastamist mõjutab ka mulla pH – reeglina on anorgaaniline fosfor kõige paremini kättesaadav pH 6,5 juures. Madalama pH korral on raskendatud Fe- ja Al- fosfaatide, kõrgema pH korral aga Ca- fosfaatide kättesaadavus. Seega võivad risosfääri pH lokaliseeritud muutused mõjutada eri fosforiallikate kättesaadavust (Smith & Read, 2008). Teatud tingimustel võivad AM-i seened anda oma panuse lämmastiku suuremaks omastamiseks (Hodge *et al.*, 2001). AM-i seente hüüfid võivad omastada nii ammoniumi kui ka nitraati. Kui AM-i taimed kasvavad paremini ja N₂ fikseerimine täiustub, on see tingitud väiksemast fosforistressist ja hädavajalike mikroelementide omastamisest (Smith & Read, 2008). Samuti on näidatud AM-i taimede kõrgemat tsingi (Zn) ja vase (Cu) omastamist (Mosse, 1957; Daft *et al.*, 1975; Gildon & Tinker, 1983; Kucey & Janzen, 1987; Gnekow & Marschner, 1989; Li *et al.*, 1991).

2. 2. Arbuskulaarse mükoriisa seente kasulikud mõjud taimedele

Juba ammu on teada, et AM-i seened mõjutavad enda peremeestaimede kasvu positiivselt (Mosse, 1973). Kõige paremini on see märgatav madala toitainesisaldusega muldadel, kuna AM-i seened parandavad toitainete mullast omastamist, veetarbimist ning haigustele vastupidavust (Douds & Johnson, 2007). Kui keskkonnas on aga toitaineid ja vett piisavalt ning patogeene pole, ei pruugi AM-i sümbioos kasumlik olla ning AM-i seened hakkavad taimekasvu hoopis piirama (Fitter, 1991; Johnson *et al.*, 1997).

Mükoriisa ekstraradikaalsed hüüfid laiendavad maa-ala, mida juurestik toitainete omastamiseks kasutab, ning tänu sellele saab taim omastada ka mullalahuses olevaid suhteliselt liikumatuid toitaineid, nagu fosfaati, tsinki ja vaske (Douds & Johnson, 2007). Mitterükoriissetel taimedel ulatub mullast fosfori omastamise ala juurekarvade tippudest vaid 1–2 mm kaugemale (Jungk & Claassen, 1986). Samas laiendavad AM-i seente hüüfid

seda ala juurtest kuni 14 cm kaugusele, võimaldades nii mullast efektiivsemalt toitaineid omastada (Mozafar *et al.*, 2001).

Tihti on AM-i hüüfide koloniseeritud muldadel kasvavatel nii AM-i moodustavatel kui ka mittemükoriissetel taimedel suurem õhulõhede juhtivus ja parem põuale vastupidavus (Smith & Read, 2008). Mehhanismid, mille abil AM-id oma peremeestaimede veebilanssi täiustavad, on vaieldavad. Üheks võimaluseks on lihtsalt suurema juurestiku olemasolu, mis võimaldab laiemalt alalt vett otsida. Seenehüüfid muudavad ka mulla sidusust, mistõttu paranevad nii mulla veemahutavus kui sellest vee kättesaadavus (Douds & Johnson, 2007). Näiteks parandab AM-i seente ekstraradikaalne mütseel mullastruktuuri, aidates mütseeliga põimides kaasa stabiilsete mullaagregaatide moodustumisele ning tootes glomaliini, mis suurendab vastupidavust erosioonile (Dodd *et al.*, 2002). Samuti mõjutavad AM-i seened sarnaselt juurekarvadega mulla veejuhtivust, vältides õhuaukude teket ning säilitades juurte ja veega täidetud pooride vahelise kontakti (Smith & Read, 2008). AM-i taimede hea põuataluvus on lisaks efektiivsemale veekasutusele seotud ka fosfori paranenud omastamisega, kuna mullas oleva fosfori kättesaadavus väheneb mulla kuivades (Giri *et al.*, 2005).

AM võib kaitsta peremeestaimi mulla kaudu levivate haiguste ja kahjurite eest. AM-i taimed muutuvad mõnede haiguste suhtes vastupidavamaks juba ainuüksi mükoriisa abil toitainete parema omastamise tõttu (Douds & Johnson, 2007). Selleks, et taimejuured oleksid paremini kaitstud ka teiste juurepatogeenide eest, peavad AM-i seened koloniseerima juured juba enne patogeeni rünnakut (Afek *et al.*, 1990). Eelnev võib vihjata, et AM-i seened ja patogeenid konkureerivad peremehe süsinikuvarude pärast või hoopis, et juurestiku eelnev koloniseerimine tugevdab peremehe kaitsesüsteeme (Benhamou *et al.*, 1994). Lisaks on demonstreeritud patogeenide ja AM-i seente võitlust koloniseerimiskohtade pärast (Pozo *et al.*, 2010). Linderman (2000) on välja pakkunud, et nii, nagu juured mõjutavad risosfääri mikrofloorat, võivad ka mükoriisa hüüfid mõjutada mükorisosfääri mikrofloorat. Mullamikroobidele avaldavad otsest mõju juureeritised või hüüfidest endist tulnud eritised ja teised mullakeemia muutjad (Filion *et al.*, 1999).

2.3. Arbuskulaarse mükoriisa seente peremehespetsiifilisus

Varajased AM-i uurijad Magrou (1936), Stahl (1949) ja Gerdemann (1955) jõudsid järeldusele, et AM-i moodustavad seenetaksonid pole täielikult peremehespetsiifilised ning

seeda teooriat on siiani toetatud. Tänapäeval viitavad paljude vaatluste tulemused siiski liigi tasandil madala või väga madala peremehepetsiifilisuse olemasolule ning seeläbi ka laiale partnerivalikule taime-seene kombinatsioonides (Smith & Read, 2008).

AM-i on võimelised moodustama umbes 150 seene- ja 200 000 taimeliiki. Seene- ja peremeesliikide nõrga seotuse tõttu peaks teoreetiliselt igal seeneliigil olema mitu võimalikku peremeest. Nii tavapärased kui ka molekulaarsed välivaatlused näitavad, et ühe ja sama taime juurestik võib sisaldada mitmeid AM-i seeni ning samas kohas kasvavad erinevad taimeliigid sisaldavad tihti sama seent või seene sekventsivariante. Ka taimede võime juurte kaudu üksteiselt ^{14}C üle kanda näitab, et üks ja sama seeneliik võib koloniseerida mitut taimeliiki. Suur hulk paljude taime- ja seeneliikidega tehtud katseid näitavad, et ühelt taimeliigilt isoleeritud AM-i moodustav seen on suure tõenäosusega võimeline nakatama teist AM-i moodustamiseks võimelist taimeliiki. Madal peremehepetsiifilisus on suhteliselt ebatõhusate levimismehhanismidega AM-i seentele kasulik, võimaldades neil ligipääsu suure hulga taimeliikide orgaanilisele süsinikule ning seega ellujäämist mitmesugustes ökosüsteemides (Smith & Read, 2008).

Samas on piiratud või madalat spetsiifilisust pooldavad argumendid küsitavad (Fitter, 2001). Esiteks pole AM-i seente liigi mõiste piisav ning kirjeldatud liigid näitavad suurt liigisisest muutlikkust. Teiseks, enamik katsetes kasutatavatest seentest on kasvatatud potikultuurides, mistõttu on nad valitud häiringutele vastupidamise ja erinevate katsetaimede koloniseerimise kiiruse järgi: tõenäoliselt on nad generalistid ehk juba eelnevalt valitud kindla peremehe puudumise tõttu. Paljusid seeneliike, mis on kirjeldatud mullast isoleeritud spooride järgi või kindlaks määratud taimejuures olevate sekventsitude alusel, pole suudetud sobivate peremeestaimede või keskkonnatingimuste tõttu potikultuuri viia (Smith & Read 2008). Harley & Smith (1983) väitsid, et erinevalt kunstlikest potikatsetest võib looduslikes oludes peremehepetsiifilisus siiski suurem olla.

Klironomos (2000) näitas oma potikatsetega, et 96% edukate AM-i seente kolonisatsioonide puhul polnud mükoriisat moodustavad seened peremehepetsiifilised. Samas leiti, et iga taime-seene kombinatsiooni puhul erinesid mullast fosfori omastamine, kaitse mitterükoriisete seeninfektsioonide vastu ning produktiivsus. Seega võib oletada, et muutused AM-i seente koosluses mullas võivad oluliselt muuta ka taimekoosluse struktuuri (Klironomos, 2000).

3. Arbuskulaarse mükoriisa seened ja rohumaade taastamine

3.1. Arbuskulaarse mükoriisa seente mõju taimepopulatsioonidele

Mulla mikroobikoosluste olemasolu ja liigiline koosseis mõjutavad lisaks üksikute taimede kasvule ka taimede omavahelisi suhteid (Moora & Zobel, 1996; Schwinning & Parsons, 1996; van der Putten & Peters, 1997), avaldades seeläbi mõju taimekoosluse liigirikkusele ja koosseisule (van der Heijden *et al.*, 2006; Vogelsang *et al.*, 2006). Eriti avaldab AM-i seente olemasolu mõju taimedevahelisele konkurentsile varajase suksessiooniga ökosüsteemides, kus taimed ja muld on väga häiritud ning AM-i seeni tavaliselt pole või on neid vähe ja hajusate laikudena (Allen *et al.*, 1997). AM-i seente olemasolu suurendab mükoriisast sõltuvate taimede konkurentsivõimet, parandades nende võimet mullast toitaineid omandada (Allen & Allen, 1990).

Hilise suksessiooniga kooslustes on enamik taimi AM-i seentega juba nakatunud (Hart *et al.*, 2003). Seetõttu mõjutavad taimekoosluste dünaamikat ja kooseksisteerimist rohkem kolm järgnevat AM-i seente, taime- ja mullakoosluste vahelist mehhanismi: mikroobid muudavad taimedevaheliste ressursside jaotust (kasvamine või kahanemine), ühine seeneniitide võrgustik (*common mycorrhizal network*) kui ühenduses olevate taimede ressursside jagamise võimalus ning taime- ja mullakoosluse vaheline tagasiside mehhanism (Bever *et al.*, 2010).

Enamik liikide kooseksisteerimist seletavaid mudeleid väidavad, et konkureerivad liigid saavad koos eksisteerida vaid juhul, kui neid kõige rohkem piiravad ressursid on erinevad ning kui nad tarbivad konkreetset ressursi teistest liikidest rohkem (Tilman, 1982). Kahe esimese mehhanismi abil muudavad mikroobid taimede omavahelist ressursside pärast konkureerimist (Bever *et al.*, 2010). Kuigi AM-i seened suudavad mitmesuguseid taimeliike nakatada, sõltub nende obligatoorsete biotroofide edukus siiski oluliselt peremeestaimest (Hart *et al.*, 2003). AM-i seentest sõltuvad taimeliigid saavad võrreldes mittemükoriissete taimedega mükoriisast rohkem kasu (van der Heijden, 2002). AM-i seened saavad olla taimedele kasulikud, aidates neil tõhusamalt toitaineid omastada, või kahjulikud, pidurdades taimede kasvu näiteks liigse süsinikunõudlusega (Hart *et al.*, 2003). Lisaks sellele võivad AM-i seened mõjutada naabertaimede kasvu kas positiivselt või negatiivselt. Näiteks on Põhja-Ameerika (Hartnett & Wilson, 1999) ja Austraalia (O'Connor *et al.*, 2002) toitainevaestel rohumaadel tehtud katsetega näidatud, et sümbiont, kes suurendab oma

peremeestaime produktiivsust ja võimaldab tal ellu jääda madalama piirava toitainete taseme korral, võib aidata otseselt kaasa teiste taimeliikide konkurentsist kõrvaldamisele.

AM-i seened edendavad seemnest kasvavate taimede arengut, aidates tärkavatel taimedel moodustada ulatuslikke hüüfide võrgustikke ning varustades taimi toitainetega (van der Heijden, 2004). Kuna AM-i seentel puudub kindel peremehespetsiifilisus, saavad seemikud pärast idanemist kiiresti osaks ümberkaudse taimestiku moodustatud ühisest seeneniitide võrgustikust (Read & Birch, 1988). Ühenduse loomine on elulise tähtsusega, kuna seemiku enda juured ei suuda veel täiskasvanud taimedega toitainete pärast konkureerida (van der Heijden, 2004). Ühise seeneniitide võrgustiku kaudu võib toimuda ka süsiniku ja toitainete ülekande ühelt taimelt teisele (Grime *et al.*, 1987; Newman, 1988; Simard *et al.*, 1997). Selline taimedevaheline toitainete transport võimaldab seemikutel vajadusel ümberkaudse taimestiku arvelt toituda (van der Heijden, 2004). Lisaks kaitsevad AM-i seened seemikuid patogeensete mullaseente kahjulike mõjude eest (Newsham *et al.*, 1995a). Seega käituvad AM-i seened kui sümbiootilised tugisüsteemid, mis aitavad tärkavatel taimedel kasvada ning saada osaks rohumaa taimekooslusest (van der Heijden, 2004).

Taime- ja mullakoosluse vaheline tagasiside (*plant-soil community feedback*) sõltub taimedele kas kasulikest või kahjulikest muutustest mullamikroobide dünaamikas (muutused tiheduses või koosseisus) (Bever *et al.*, 2010). AM-i seente mõju taimekoosluste liigirikkusele uurinud teadustööd on vastuoluliste tulemustega (Hartnett & Wilson, 2002): mõned näitavad AM-i seente positiivset mõju taimede liigirikkusele (Grime *et al.*, 1987; Gange *et al.*, 1993; van der Heijden *et al.*, 1998) ning teised negatiivset mõju (Newsham *et al.*, 1995b; Hartnett & Wilson, 1999). See, kuidas konkreetne mullakooslus taimeliikide kooseksisteerimist mõjutab, sõltub nii peremeestaime otsesest tagasisidest kui ka temaga konkureerivate taimeliikide kaudsest tagasisidest (Bever *et al.*, 1997; Bever, 2003). Mullakoosluse tagasiside mehhanism on kaheosaline: taimekoosluse koosseisu ümberkorraldustest põhjustatud muutused mullakoosluse tiheduses ja/või koosseisus ning neist muutustest tingitud üksikute taimeliikide kasvukiiruste muutumine. Muutused mikroobikooslustes, mis soodustavad lokaalselt rohkearvuliste taimeliikide kasvu, tekitavad vastusena kohaliku skaala bioloogilist mitmekesisust vähendava positiivse tagasiside (Bever *et al.*, 2010). Samas kui muutused mikroobikoosluses vähendavad levinud taimede kasvu, tekib vastusena negatiivne tagasiside, mis võib aidata kaasa taimeliikide kooseksisteerimisele (Bever *et al.*, 1997; Bever, 2003). Üldiselt ongi mullakoosluse tagasiside negatiivne (Bever, 1994; Klironomos, 2002; Kardol *et*

al., 2007; Kulmatiski *et al.*, 2008; Petermann *et al.*, 2008) ning selle intensiivsus on taimeliikide arvukusega positiivses seoses (Klironomos, 2002).

Nüüdisaegne taimekoosluste teooria väidab, et taimede kooseksisteerimiseks on olulised stabiliseerivad mehhanismid (Chesson, 2000). Mikroobide vahendatud ökonišside muutmine ja negatiivne mullakoosluse tagasiside võivad nendele mehhanismidele kaasa aidata, samas ühise seeneniitide võrgustiku kaudu toimuva ökoloogiliselt tähtsate ressursside jaotamise kohta pole veel piisavalt tõendusmaterjali leitud (Bever *et al.*, 2010). Rohumaadel läbi viidud välitööd näitavad selgelt sealseid negatiivse tagasiside mehhanisme (Brandt *et al.*, 2009; Harrison & Bardgett, 2010). Seega võiks algse taimekoosluse mitmekesisuse ja koosseisu taastamisel arvestada ka endise mullakooslusega (Bever *et al.*, 2010).

3.2. Arbuskulaarse mükoriisa seente kasutamine taastamisprojektides

Taimekoosluste taastamisprojektide eesmärgiks on tavaliselt algupäraste taimekoosluste ennistamine. Samas võib juhtuda, et kõik soovitud taimeliigid ei naase. Üheks võimalikuks põhjuseks võib olla mulla bioloogilise koosluse vähene areng, mistõttu see ei suuda toetada mitmekesist taimeliikide kooslust (Baar, 2010). Kuna AM-i seened paiknevad maastikes ja kooslustes laiguti, võib nende konkreetsete seente olemasolu mõjutada taimekoosluste suksessiooni ning taastumist, samuti tulnuktaimede edu uutes elupaikades (Moora & Zobel, 2010).

Mükoriisa võib lisaks taimede kasvule parandada ka nende ellujäämise ja paljunemise edukust ning seega mõjutada teatud liigi võimet moodustada püsivaid populatsioone. See omakorda mõjutab eri taimekoosluste struktuuri. Näidatud on, et AM-i seened on võimelised suurendama Euroopa rohumaaal kasvavate taimede liigirikkust (Grime *et al.*, 1987; Gange *et al.*, 1990; van der Heijden *et al.*, 1998). Kuna teadaolevalt reageerib suurem osa Euroopa loopealsete taimeliikidest AM-i seentele positiivselt (van der Heijden, 2002), siis võis liigirikkus suurenedagi tänu sellele, et AM-i seened toetasid seemikute kooslusesse sisseseadmist (van der Heijden, 2004).

van der Heijden (2004) näitas oma katses, et AM-i seened aitasid seemikutel saada osaks olemasolevast rohumaaast. Üheaastase rohumaa mikrokosmoses olevatesse laikudesse lisati eelnevalt erinevate AM-i seente taksonitega inokuleeritud nelja taimeliigi seemneid. Kontroll-laigu seemneid polnud inokuleeritud. Katse tulemused näitasid, et AM-i seened edendasid

seemiku kasvu, integreerides tärkavad taimed kohe ulatuslikku seeneniitide võrgustikku ning varustades neid toitainetega, enamasti fosforiga (van der Heijden, 2004).

Mõned taimeliigid täiustavad oma keskkonnatingimusi, luues „viljakuse saari“, mis aitavad kaasa ümbruskonnas leiduvate taimeliikide kasvamisele. Lisaks toitainete ja niiskuse akumulatsioonile võivad need saared töötada ka kui mükoriisade „ressursside saared“, mõjutades otseselt AM-i seente spooride dünaamikat ja/või töötades kui spooride lõks (Moora & Zobel, 2010). Kooslustes, kus on madal AM-i seente spooride arvukus või kus need hoopis puuduvad, sõltub AM-i kasvuks vajavate taimede edu mujalt levinud spooride arvukusest. Seega võiks neid lisada kohtadesse, kus AM-i seente esindatus on mullas väike või puudub (Baar, 2010). Šveitsis tehtud katses ilmnes, et AM-i seened suurendasid lubjarikkal pinnasel kasvavate rohttaimede konkurentsivõimet ja kasvu. AM-i seente rakendamine võib seega tänu seemnete idanemise parandamisele ja taimede konkurentsivõime tõstmisele kiirendada soovitud taimekoosluste arengut (van der Heijden *et al.*, 1998). Hollandis läbiviidud potikatsete tulemused näitasid, et AM-i seente lisamine potti edendas oluliselt kodumaiste taimeliikide kasvu. Katse raames läbiviidud tulude-kulude analüüs näitas, et nende lisamise tulud ületasid kulusid. See teeb AM-i seente lisamise taastatavatesse taimekooslustesse väga atraktiivseks (Baar, 2010).

Kuna suuremahulised taastamistegevused nõuavad palju ressursse, saaks kulusid vähendada, luues eelnevalt mainitud „ressursside saari“, mis toimiksid üleüldise ökosüsteemi arenguks kriitilise tähtsusega taimede, mutualistlike seente ja teiste organismide leviste allikatena (Allen *et al.*, 2005). Neid laike võib vaadelda ka kui kohti, kus mükoriisaga taimed loovad sobivaid elupaiku harvemini mükoriisat moodustavatele looduslikele taimedele (Carrillo-Garcia *et al.*, 1999), või kohti, kus ümberistutatud taimed loovad sobiva keskkonna mükoriisat moodustavate seente levimiseks (Rosales *et al.*, 1997; Cuenca *et al.*, 1998).

3.3. Arbuskulaarse mükoriisa seente taastamisprojektides kasutamise probleemid

AM-i seente kasutamine rohumaa taastamises on suhteliselt uus meetod, mistõttu on lahenduseta veel mitu probleemi. Näiteks raskendab AM-i seente kasutamist taastamisprojektides nende nõrk liigikontseptsioon (Renker *et al.*, 2004). AM-i seentel pole täheldatud sugulisel teel paljunemist (Sanders, 1999). Sellest olenemata on mõnede AM-i perekondade puhul märgatud, et lisaks tavapärasele toitainete liikumisele vahetatakse

seeneniidistike võrgustikus ka geneetilist informatsiooni (Giovannetti *et al.*, 1999; Giovannetti *et al.*, 2001). Tõendid kinnitavad, et seeneniidistikus võivad koos eksisteerida geneetiliselt heterogeensed tuumad (Sanders *et al.*, 1996; Kuhn *et al.*, 2001). Lisaks on mõned uurimistööd viidanud, et erinevad perekonnad võivad ka ristuda (Rodriguez *et al.*, 2001). Liigikontseptsiooni keerulise kasutamise tõttu on leitud, et AM-i seente bioloogilist mitmekesisust võiks kirjeldada hoopis geneetilise mitmekesisuse kaudu (Sanders *et al.*, 1996). Tähtis on välja töötada välitöödel kasutatavad molekulaarsed ökoloogilised tööriistad, mis võimaldaksid vahetult vaadelda AM-i seeni ning määrata nende rolli taimekooslustes (Renker *et al.*, 2004).

AM-i seente mõju üksikutele taimedele erineb taimepopulatsioonide ja -koosluste tasemel, kuna viimastes toimuvad mitmed tihedusest ja olemasolevatest liikidest sõltuvad protsessid (Moora & Zobel, 1998; Facelli *et al.*, 1999). Seega peaks taimede kooseksisteerimise paremaks mõistmiseks lisaks kasvuhoonetingimustes kasvavate mudeltaimede uurimisele vaatlema ka AM-i seente mõju taimepopulatsioonide ja -koosluste tasemel. Hart *et al.* (2003) soovivad selleks kahte lähenemisviisi. Kuna AM-i seente mõju taimede kooseksisteerimisele pole ökosüsteemiti ühesugune, oleks esimeseks erinevaid ökosüsteeme võrdlev lähenemisviis. Näiteks saaks uurida AM-i seente võimalikke rolle taimede liigirikkuse säilitamisel, võrreldes liigirikaste ja -vaesete taimekoosluste mükoriisset struktuuri ja dünaamikat. Teiseks oleks manipuleeriv lähenemisviis, mis võimaldaks testida võrdlevat lähenemisviisi, kasutades välja töötatud hüpoteese. Kuna looduslikes ökosüsteemides on raske tingimustega manipuleerida, saaks taime- ja AM-i seente koosluste moodustamiseks kasutada makrokosmoseid (Hart *et al.*, 2003).

Kokkuvõte

Töö esimeses osas seletati lahti ökoloogilise taastamise mõiste ning toodi välja, mida peaks taastamisprojekt SER-i (2004) järgi minimaalselt sisaldama. Peale selle nimetati üheksa taastatud ökosüsteemi põhiomadust, mille abil on võimalik kindlaks määrata taastamisprojekti edu. Bakalaureusetöös anti referatiivne ülevaade liigirikaste poollooduslike rohumaade pindala vähenemise põhjustest ning nende koosluste taastamisega kaasnevatest piirangutest.

Teises osas kirjeldati AM-i seene olemust ja struktuuri, tema arengut ning toitainete omastamist. Lisaks uuriti AM-i kasulikke mõjusid taimedele: täiustunud mullast toitainete omastamist ja veetarbimist ning paremat vastupidavust haigustele ja põuale. Tõdeti, et AM-i seente olemasolu suurendab mükoriisast sõltuvate taimede konkurentsivõimet. Kuna AM-i seened pole rangelt peremehespetsiifilised, leiti, et mullas olev AM-i seente kooslus võiks oluliselt muuta taimekoosluste struktuuri. Seetõttu kirjeldati töös AM-i seente mõju taimepopulatsioonidele ning vaadeldi kolme põhilist taimekoosluste dünaamikat ja kooseksisteerimist mõjutavat AM-i seente, taime- ja mullakoosluste vahelist mehhanismi: mikroobide muudetud taimevaheliste ressursside jaotust, ühist seeneniitide võrgustikku ning taime- ja mullakoosluste vahelist tagasiside mehhanismi. Selgus, et mitmekesisuse seisukohalt mängib eriti olulist rolli taime- ja mullakoosluste vaheline negatiivse tagasiside mehhanism, mille intensiivsus on taimeliikide arvukusega positiivses seoses.

Viimases osas anti lühiülevaade AM-i seente kasutamisest poollooduslike rohumaade taastamises ning toodi välja nende kasutamise seotud probleemid. Kuna seemnete idanemist parandavad ja taimede konkurentsivõimet tõstvad AM-i seened paiknevad kooslustes laiguti, võib nende konkreetsete seente olemasolu mõjutada taimekoosluste taastumist. Töös kirjeldati leviste allikatena toimivate „ressursside saarte“ loomise ideed, mis võib vähendada taastamistegevuste kulusid. Lisaks vaadeldi AM-i seente taastamisprojektides kasutamise probleeme: AM-i seente nõrka liigikontseptsiooni ning AM-i seente mõju vähest uuritust taimepopulatsioonide ja -koosluste tasemel. Nende lahendamine aitaks paremini mõista AM-i seente rolli taimekooslustes ning võimaldaks töötada välja uusi meetodeid bioloogiliselt mitmekesiste poollooduslike rohumaade taastamiseks.

Grassland restoration with the help of arbuscular mycorrhiza

Tuuliki Koppel

Summary

In the first section the current thesis explains the definition of ecological restoration and mentions what kind of measures, according to Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group (2004) restoration projects, must be included. Additionally, there are listed nine attributes of restored ecosystem, as a basis for determining when restoration has been accomplished. The paper gives a short overview of the main reasons why the number of species-rich semi-natural grasslands has declined and names the constraints for restoring these communities.

The second part concentrates mainly on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), describing the structure and development of AMF and their nutrient exchange with host plants. Also, beneficial effects of arbuscular mycorrhiza to plants are investigated, i.e. improved nutrient uptake from soil, water balance as well as increased resistance to pathogens and drought stress. It is concluded that the presence of AMF increases the competitiveness of mycorrhizal-dependent plants. While AMF are not strictly host specific, it is believed that the presence or absence of AMF in the soil can affect the structure of plant communities. Therefore this paper describes mechanisms involving interactions among AMF, plants and the soil environment that can further influence plant species coexistence and the maintenance of biodiversity within plant communities. The mechanisms are as follows: microbial modification of plant resource partitioning (expansion or contraction), common mycorrhizal networks and plant-soil community feedbacks. It can be concluded that negative plant-soil feedback plays a major role in plant species coexistence and thus helps to maintain local diversity.

After focusing on AMF and their effects to plants the current thesis gives an overview of using AMF in restoration of semi-natural grasslands and describes potential problems. AMF accelerates the development of desired plant communities by improving seed germination and increasing plant competition strength. Because AMF are patchily distributed in landscapes and communities, the presence or absence of fungi may influence the restoration of plant communities. Since large-scale restoration activities are expensive, the idea of using cost-reducing „resource islands“ is discussed. These „islands“ would serve as sources of

propagules for plants, mutualistic fungi, and other organisms that may be crucial for ecosystem development.

In the final section the problems of using AMF in restoration projects are examined – the weakness of the species concept for AMF and the need to assess plant responses to AMF at population and community level. Solving these problems would help to understand the role of AMF in plant communities better and would allow to work out new methods for restoring species-rich semi-natural grasslands.

Tänuavaldused

Täna väga oma juhendajaid Lena Neuenkampi ja Martin Zobelit heade nõuannete, innustavate sõnade ja igakülgse abi eest töö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

Abbott LK, Gazey C. 1994. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. *Plant and Soil* **159**: 69–78.

Abbott LK, Robson AD. 1982. Infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Australian Journal of Agricultural Research* **33**: 1049–1059.

Abbott LK, Robson AD. 1985. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **99**: 245–255.

Afek U, Menge JA, Johnson ELV. 1990. Effect of *Pythium ultimum* and metalaxyl treatments on root length and mycorrhizal colonisation of cotton, onion, and pepper. *Plant Disease* **74**: 117–120.

Allen EB, Allen MF. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. In: Grace JB, Tilman D, eds. *Perspectives in plant competition*. Academic Press, 367–389.

Allen MF, Allen EB, Gomez-Pompa A. 2005. Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: Factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology* **13**: 325–333.

Allen MF, Klironomos JN, Harney S. 1997. The epidemiology of mycorrhizal fungal infection during. In: Carroll GC, Tudzynski P, eds. *The Mycota*. Vol. V. Part B. Springer-Verlag, 169–183.

Baar J. 2010. Restoration of plant communities in The Netherlands through the application of arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis* **52**: 87–94.

Bakker JP, Berendse F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology, Evolution* **14**: 63–68.

Bakker JP, Poschlod P, Strykstra RJ, Bekker RM, Thompson K. 1996. Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica* **45**: 461–490.

Bakker JP, van Diggelen R, Bekker RM, Marrs RH. 2012. Restoration of dry grasslands and Heathlands. In: van Andel J, Aronson J, eds. *Restoration Ecology: The New Frontier*. 2nd Edn. Chichester: Blackwell Publishing Ltd, 174–188.

Bekker RM. 2009. 20 jaar ontgronden voor natuur op zandgronden. *De Levende Natuur* **110**: 9–15 (with English summary). (hollandi keeles, Bakker *et al.*, 2012 järgi)

Bekker RM, Bakker JP, Grandin U, Kalamees R, Milberg P, Poschlod P, Thompson K, Willems JH. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* **12**: 834–842.

Benhamou N, Fortin JA, Hamel C, St-Arnaud M, Shatilla A. 1994. Resistance responses of mycorrhizal Ri T-DNA transformed carrot roots to infection by *Fusarium oxysporum* F. sp. *chrysanthemi*. *Phytopathology* **84**: 958–968.

Bever JD. 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology* **75**: 1965–1978.

Bever JD. 2003. Soil community dynamics and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist* **157**: 465–473.

Bever JD, Dickie IA, Facelli E, Facelli JM, Klironomos J, Moora M, Rillig MC, Stock WD, Tibbett M, Zobel M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology, Evolution* **25**: 468–478.

Bever JD, Westover KM, Antonovics J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* **85**: 561–573.

Blee KA, Anderson AJ. 1998. Regulation of arbuscule formation by carbon in the plant. *Plant Journal* **16**: 523–530.

Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* **86**: 717–738.

Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erisman J-W, Fenn M, Gilliam F,

- Nordin A, Pardo L, De Vries W. 2010.** Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications* **20**: 30–59.
- Bourn NAD, Thomas JA. 2002.** The challenge of conserving grassland insects at the margins of their range in Europe. *Biological Conservation* **104**: 285–292.
- Brandt AJ, Seabloom EW, Hosseini PR. 2009.** Phylogeny and provenance affect plant-soil feedbacks in invaded California grasslands. *Ecology* **90**: 1063–1072.
- Carling DE, Brown MF. 1982.** Anatomy and physiology of vesicular-arbuscular and nonmycorrhizal roots. *Phytopathology* **72**: 1108–1114.
- Carrillo-Garcia A, Leon de la Luz JL, Bashan Y, Bethlenfalvay GJ. 1999.** Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonora Desert. *Restoration Ecology* **7**: 321–335.
- Chesson P. 2000.** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 343–366.
- Cox G, Tinker PB. 1976.** Translocation and transfer of nutrients in vesicular arbuscular mycorrhizae, I. The arbuscule and phosphorus transfer: A quantitative ultrastructural study. *New Phytologist* **77**: 371–378.
- Critchley CNR, Burke MJW, Stevens DP. 2004.** Conservation of lowland seminatural grasslands in the UK: A review of botanical monitoring results from agrienvironment schemes. *Biological Conservation* **115**: 263–278.
- Cuenca G, De Andrade Z, Escalante AE. 1998.** Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands. *Biological Fertility of Soils* **26**: 107–111.
- Daft MJ, Hacskeylo E, Nicolson TH. 1975.** Arbuscular mycorrhizas in plants colonising coal spoils in Scotland and Pennsylvania. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB, eds. *Endomycorrhizas*. London, UK: Academic Press, 561–580.
- van Dijk G. 1991.** The status of semi-natural grasslands in Europe. In: Goriup PD, Batten LA, Norton JA, eds. *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Newbury: Joint Nature Conservation Committee Publications, 15–36.

- Dodd JC, Boddington CL, Rodriguez A, Gonzalez–Chavez C, Mansur I. 2000.** Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant and Soil* **226**: 131–151.
- Dodd JC, Dougall TA, Clapp JP, Jeffries P. 2002.** The role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant community establishment at Saphire Hoe, Kent, UK: The reclamation platform created during the building of the Channel tunnel between France and the UK. *Biodiversity and Conservation* **11**: 39–58.
- Douds DD Jr, Johnson NC. 2007.** Contributions of Arbuscular Mycorrhizas to Soil Biological Fertility. In: Abbott LK, Murphy DV, eds. *Soil biological fertility: A key to sustainable land use in agriculture*. Springer, 129–162.
- van Dyck H, van Strien AJ, Maes D, Swaay CAM. 2009.** Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. *Conservation Biology* **23**: 957–965.
- Ekstam U, Forshed N. 2000.** Svenska Naturbetesmarker – historia och ekologi. Värnamo, Sweden: Naturvårdsverket. (rootsi keeles, Lindborg & Eriksson, 2004 järgi)
- Eriksson O, Cousins SAO, Bruun HH. 2002.** Land- use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of Vegetation Science* **13**: 743–748.
- Esser K, ed. 2012.** The Mycota: A comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research: Vol 9 Fungal associations 2nd Edn. Springer: 1–2, 28–32, 39–46, 51–65.
- Facelli E, Facelli JM, Smith SE, McLaughlin MJ. 1999.** Interactive effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis, intraspecific competition and resource availability on *Trifolium subterraneum* cv. Mt. Barker. *New Phytologist* **141**: 535–547.
- Filion M, St-Arnaud M, Fortin JA. 1999.** Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms. *New Phytologist* **141**: 525–533.
- Fitter AH. 1991.** Costs and benefits of mycorrhizas: Implications for functioning under natural conditions. *Experientia* **47**: 350–355.

- Fitter AH. 2001.** Specificity, links and networks in the control of diversity in plant and microbial communities. In: Press MC, Hontley NJ, Levin S, eds. *Ecology: Achievement and Challenge*. Oxford, UK: Blackwell Science, 95–111.
- Francis R, Read DJ. 1994.** The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* **159**: 11–25.
- Frouz J, Van Diggelen R, Pižl V, Starý J, Háněl L, Tajovský K, Kalčík J. 2009.** The effect of topsoil removal in restored heathland on soil fauna, topsoil microstructure and cellulose decomposition – implications for ecosystem restoration. *Biodiversity and Conservation* **18**: 3963–3978.
- Gange AC, Brown VK, Farmer LM. 1990.** A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytologist* **115**: 85–91.
- Gange AC, Brown VK, Sinclair S. 1993.** Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Functional Ecology* **7**: 616–622.
- George E. 2000.** Nutrient uptake. In: Kapulnik Y, Douds DD, eds. *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and function*. Kluwer, Dordrecht, 307–343.
- Gerdemann JW. 1955.** Relation of a large soil-borne spore to phycomycetous mycorrhizal infections. *Mycologia* **47**: 619–632.
- Gerdemann JW. 1968.** Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Annual Review of Phytopathology* **6**: 397–418.
- Gildon A, Tinker PB. 1983.** Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infections and heavy metals in plants. II. The effects of infection on uptake of copper. *New Phytologist* **95**: 263–268.
- Giovannetti M, Azzolini D, Citernesi AS. 1999.** Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology* **65**: 5571–5575.

- Giovannetti M, Fortuna P, Citernesi AS, Morini S, Nuti M. P. 2001.** The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* **151**: 717–724.
- Giri B, Giang HP, Kumari R, Prasad R, Sachdev M, Garg AP, Oelmüller R, Varma A. 2005.** Mycorrhizosphere: Strategies and Functions. In: Buscot, F., Varma, A. (Eds.). *Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions. Soil Biology. Vol. 3.* Springer, Berlin, Heidelberg, 213–252.
- Gnekow MA, Marschner H. 1989.** Role of VA-mycorrhiza in growth and mineral nutrition of apple *Malus pumila* var. *domestica* rootstock cuttings. *Plant and Soil* **119**: 285–293.
- Goltapeh EM, Danesh YR, Prasad R, Varma A. 2008.** Mycorrhizal Fungi: What We Know and What Should We Know?. In: Varma A, ed. *Mycorrhiza*. Springer, Berlin, Heidelberg, 3–27.
- Graham JH, Abbott LK. 2000.** Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **220**: 207–218.
- Grime JP, Mackey JML, Hillier SH, Read DJ. 1987.** Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* **328**: 420–422.
- Harley JL, Smith SE. 1983.** *Mycorrhizal Symbiosis*. London, UK: Academic Press.
- Harrison KA, Bardgett RD. 2010.** Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities. *Journal of Ecology* **98**: 384–395.
- Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN. 2003.** Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology, Evolution* **18**: 418–423.
- Hartnett DC, Wilson GWT. 1999.** Mycorrhizae influence plant community structure in tallgrass prairie. *Ecology* **80**: 1187–1195.
- Hartnett DC, Wilson GWT. 2002.** The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grasslands. *Plant Soil* **244**: 319–331.

Heckman DS, Geiser DM, Eidell BR, Stauffer RL, Kardos NL, Hedges SB. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* **293**: 1129–1133.

Hedberg P, Kotowski W. 2010. New nature by sowing? The current state of species introduction in grassland restoration, and the road ahead. *Journal for Nature Conservation* **18**: 304–308.

van der Heijden MGA. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: In search for underlying mechanisms and general principles. In: van der Heijden MGA, Sanders IR, eds. *Mycorrhizal Ecology*. Ecological Studies, Vol. 157. Springer, Berlin, Heidelberg, 243–265.

van der Heijden MGA. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters* **7**: 293–303.

van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**: 69–72.

van der Heijden MGA, Streitwolf-Engel R, Riedl R, Siegrist S, Neudecker A, Ineichen K, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 2006. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist* **172**: 739–752.

Hodge A, Campbell CD, Fitter A. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* **413**: 297–299.

Jakobsen I. 1999. Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhizas. In: Varma A, Hock B, eds. *Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*. 2nd Edn. Springer, Berlin, Heidelberg, 535–542.

James TY, Kauff F, Schoch CL, Matheny PB, Hofstetter V, Cox CJ, Celio G, Gueidan C, Fraker E, Miadlikowska J, Lumbsch HT, Rauhut A, Reeb V, Arnold AE, Amtoft A, Stajich JE, Hosaka K, Sung G-H, Johnson D, O'Rourke B, Crockett M, Binder M, Curtis JM, Slot JC, Wang Z, Wilson AW, Schüßler A, Longcore JE, O'Donnell K, Mozley-Standridge S, Porter D, Letcher PM, Powell MJ, Taylor JW, White MM,

Griffith GW, Davies DR, Humber RA, Morton JB, Sugiyama J, Rossman AY, Rogers JD, Pfister DH, Hewitt D, Hansen K, Hambleton S, Shoemaker RA, Kohlmeyer J, Volkmann-Kohlmeyer B, Spotts RA, Serdani M, Crous PW, Hughes KW, Matsuura K, Langer E, Langer G, Untereiner WA, Lücking R, Büdel B, Geiser DM, Aptroot A, Diederich P, Schmitt I, Schultz M, Yahr R, Hibbett DS, Lutzoni F, McLaughlin DJ, Spatafora JW, Vilgalys R. 2006. Reconstructing the early evolution of the fungi using a six gene phylogeny. *Nature* **443**: 818–822.

Johnson NC, Graham JH, Smith FA. 1997. Functioning and mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* **135**: 575–586.

Joyce CB, Wade PM. 1998. Wet grasslands: A European perspective. In: Joyce C B, Wade PM, eds. *European wet grasslands: Biodiversity, management and restoration*. Wiley, Chichester, 1–12.

Jungk A, Claassen N. 1986. Availability of phosphate and potassium as the result of interactions between root and soil in the rhizosphere. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **149**: 411–427.

Kardol P, Cornips NJ, van Kempen MML, Bakx-Schotman JMT, van der Putten WH. 2007. Microbe-mediated plant-soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs* **77**: 147–162.

Klironomos JN. 2000. Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant-Microbe Interactions. Microbial biosystems: New Frontiers*.

Klironomos JN. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* **417**: 67–70.

Kucey RMN, Janzen HH. 1987. Effects of VAM and reduced nutrient availability on growth and phosphorus and micronutrient uptake of wheat and field beans under greenhouse conditions. *Plant and Soil* **104**: 71–78.

Kuhn G, Hijri M, Sanders IR. 2001. Evidence for the evolution of multiple genomes in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* **414**: 745–748.

- Kull K, Zobel M. 1991.** High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science* **2**: 715–719.
- Kulmatiski A, Beard KH, Stevens JR, Cobbold SM. 2008.** Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* **11**: 980–992.
- Li XL, Marschner H, George E. 1991.** Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant and Soil* **136**: 49–57.
- Lindborg R, Eriksson O. 2004.** Effects of restoration in plant species richness and composition in Scandinavian semi-natural grasslands. *Restoration Ecology* **12**: 318–326.
- Linderman RG. 2000.** Effects of mycorrhizas on plant tolerance to diseases. In: Kapulnik Y, Douds D D Jr, eds. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 345–365.
- Losvik MH, Austad I. 2002.** Species introduction through seeds from an old, species-rich meadow: Effects of management. *Applied Vegetation Science* **5**: 185–194.
- Magrou MJ. 1936.** Culture et inoculation du champignon symbiotique d'*Arum maculatum*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences* **203**: 887–888.
- Moora M, Zobel M. 1996.** Effect of arbuscular mycorrhiza on inter- and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia* **108**: 79–84.
- Moora M, Zobel M. 1998.** Can arbuscular mycorrhiza change the effect of root competition between conspecific plants of different ages? *Canadian Journal of Botany* **76**: 613–619.
- Moora M, Zobel M. 2010.** Arbuscular Mycorrhizae and Plant-Plant Interactions: Impact of Invisible World on Visible Patterns. In: Pugnaire FI, ed. *Positive Plant Interactions and Community Dynamics*. CRC Press, 79–98.
- Morton JB. 1993.** Problems and solutions for the integration of glomalean taxonomy, systematics biology, and the study of endomycorrhizal phenomena. *Mycorrhiza* **2**: 97–109.
- Mosse B. 1957.** Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-mycorrhizal apples. *Nature* **179**: 922–924.

Mosse B. 1973. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Annual Review of Phytopathology* **11**: 171–196.

Mozafar A, Jansa J, Ruh R, Anken T, Sanders I, Frossard E. 2001. Functional diversity of AMF co-existing in agricultural soils subjected to different tillage. Proceeding of the Third International Conference on Mycorrhizas. July 8-13, 2001. pp. P1 32. Adelaide, South Australia.

Newman EI. 1988. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research* **18**: 243–270.

Newsham KK, Fitter AH, Watkinson AR. 1995a. Multifunctionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology, Evolution* **10**: 407–411.

Newsham KK, Watkinson AR, West HM, Fitter AH. 1995b. Symbiotic fungi determine plant community structure: changes in a lichen-rich community induced by fungicide application. *Functional Ecology* **9**: 442–447.

O'Connor PJ, Smith SE, Smith FA. 2002. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist* **154**: 209–218.

Petermann JS, Fergus AJ, Turnbull LA, Schmid B. 2008. Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology* **89**: 2399–2406.

Poschlod P, Bonn S. 1998. Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: An explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? *Acta Botanica Neerlandica* **47**: 27–44.

Pozo MJ, Jung SC, Lopez-Raez JA, Azcon-Aguilar C. 2010. Impact of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis on Plant Response to Biotic Stress: The Role of Plant Defence Mechanisms. In: Koltai H, Kapulnik Y, eds. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Springer Science+Business Media B. V, 193–209.

van der Putten WH, Peters BAM. 1997. How soil-borne pathogens may affect plant competition. *Ecology* **78**: 1785–1795.

Pärtel M, Bruun M, Sammuli M. 2005. Biodiversity in temperate European grasslands: Origin and conservation. In: Lillak R, Viiralt R, Linke A, Geherman V, eds. *Integrating*

efficient grassland farming and biodiversity. Tartu, Estonia: Estonian Grassland Society, 1–14.

Pärtel M, Helm A, Roosaluuste E, Zobel M. 2007. Bioloogiline mitmekesisus Eesti poollooduslikes ökosüsteemides. In: Punning JM, ed. *Keskkonnauuringute nüüdisprobleeme*. Tallinn: Tallinna Ülikooli Ökoloogia Instituut, 223–302.

Pärtel M, Mändla R, Zobel M. 1999. Landscape history of a calcareous (alvar) grassland in Hanila, western Estonia, during the last three hundred years. *Landscape Ecology* **14**: 187–196.

Read DJ, Birch CPD. 1988. The effects and implications of disturbance of mycorrhizal mycelial systems. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* **94B**: 13–24.

Redecker D, Kodner R, Graham LE. 2000a. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* **289**: 1920–1921.

Redecker D, Morton JB, Bruns TD. 2000b. Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **14**: 276–284.

Rejmanek M, Rosén E. 1992. Influence of colonizing shrubs on species-area relationship in alvar plant communities. *Journal of Vegetation Science* **3**: 625–630.

Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H. 1994. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* **91**: 11841–11843.

Renker C, Zobel M, Öpik M, Allen MF, Allen EB, Vosatka M, Rydlova J, Buscot F. 2004. Structure, dynamics and restoration of plant communities: Do arbuscular mycorrhizae matter?. In: Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T, Halle S, eds. *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*. Washington: Island Press, 189–229.

Rodriguez A, Dougall T, Dodd JC, Clapp JP. 2001. The large subunit ribosomal RNA genes of *Entrophospora infrequens* comprise sequences related to two different glomalean families. *New Phytologist* **152**: 159–167.

Rosales J, Cuenca G, Ramirez N, De Andrade Z. 1997. Native colonizing species and degraded land restoration in La Grand Sabana, Venezuela. *Restoration Ecology* **5**: 147–155.

Rosendahl S. 2008. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **178**: 253–266.

Sanders IR. 1999. No sex please, we're fungi. *Nature* **399**: 737–739.

Sanders IR, Clapp JP, Wiemken A. 1996. The genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural ecosystems: a key to understanding the ecology and functioning of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* **133**: 123–134.

Santos-Gonzalez JC, Finlay RD, Tehler A. 2007. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities in roots in a seminatural grassland. *Applied and Environmental Microbiology* **73**: 5613.

Schwinning S, Parsons AJ. 1996. Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology* **84**: 799–813.

Schüssler A, Schwarzott D, Walker C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution. *Mycological Research* **105**: 1413–1421.

Simard SW, Perry DA, Jones MD, Myrold DD, Durall DM, Molina R. 1997. Net transfer of carbon between tree species with shared ecto-mycorrhizal fungi. *Nature* **388**: 579–582.

Simon L, Bousquet J, Lévesque RC, Lalonde M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* **363**: 67–69.

Smith SE, Read DJ, eds. 1997. Mycorrhizal symbiosis. 2nd Edn. UK, London: Academic Press.

Smith SE, Read DJ, eds. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3rd Edn. UK, London: Academic Press, 11–189, 523–610.

Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group. 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. www.ser.org, Tucson: Society for Ecological Restoration International.

Stahl M. 1949. Die mycorrhiza de lebermoose mit besonderer beruchtsichtigung der thallosen formen. *Planta* **37**: 103–148.

Stevens CJ, Dupre C, Dorland E et al. 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution* **158**: 2940–2945.

Taylor TN, Remy W, Hass H, Kerp H. 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* **87**: 560–573.

Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press.

Török P, Vida E, Deak B, Lengyel S, Tóthmérész B. 2011. Grassland restoration on former croplands in Europe: An assessment of applicability of techniques and costs. *Biodiversity and Conservation* **20**: 2311–2332.

Vogelsang KM, Reynolds HL, Bever JD. 2006. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist* **172**: 554–562.

Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M. 2012. Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science* **23**: 796–802.

Öckinger E, Hammarstedt O, Nilsson SG, Smith HG. 2006. The relationship between local extinction of grassland butterflies and increased soil nitrogen levels. *Biological Conservation* **128**: 564–573.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, _____ Tuuliki Koppel _____,

(autori nimi)

(sünnikuupäev: _____ 19.02.1991 _____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
_____ Rohumaade taastamine arbuskulaarse mükoriisa abil _____

(lõputöö pealkiri)

mille juhendajad on _____ Lena Neuenkamp ja Martin Zobel _____,

(juhendajate nimed)

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, **27.05.2014**