

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND
TAIMEÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Eva Lind

ERI PÄRITOLU AM SEENEKOOSLUSTE
MÕJU TAIMEDI KONKURENTSSUHETELE

Magistritöö (30 EAP)
Ökoloogia ning elustiku kaitse

Juhendaja: PhD Mari Moora

TARTU 2016

Eri päritolu arbuskulaarse mükoriisa seenekoosluste mõju taimede konkurentssuhetele

Arbuskulaarse mükoriisa (AM) seenekoosluste varieeruvus erinevates ökosüsteemides on kirjeldatud mitmetes uurimustes. Eri päritolu AM seenekoosluste mõju taimede kasvule ning taimede vahelisele konkurentsile on siiski veel vähe mõistetud. Antud töös viidi läbi faktoriaalne kasvuhoonekatse, et uurida lubjarikkalt rohumaa ning metsast pärinevate AM seenekoosluste mõju taimede kasvule ning nende konkurentsivõimele. Konkurentsetes tingimustes suurendas rohumaa päritolu AM seenekooslus taimede biomassi enam kui metsa päritolu seenekooslus. Tõenäoliselt tulenes rohumaa AM seenekoosluse soodustavam mõju mullas esinevate seenpartnerite laiemast ning sobivamast valikust. Lisaks osutus mutualistlikuma AM seenekoosluse olemasolu määravaks just piiratud ressursside tingimustes, kus seentelt saadav abi võimaldas taimedel konkurentsias kasvada.

Märksõnad: arbuskulaarne mükoriisa (AM), AM seenekooslus, konkurentne vastus, lubjarikas rohumaa, mets

CERCS: B270 Taimeökoloogia

The effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities of different origin on plant competitive interactions

Variation of arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities in different ecosystems has been described in many studies. However, the effect of AMF communities of different origin on plant growth and plant competition is poorly understood. In this study we conducted a factorial greenhouse experiment to test the effect of AMF communities originating from calcareous grassland and forest on plant growth and plant competitive ability. When in competition, AMF community originating from grassland caused a greater increase in plant biomass than AMF originating from forest. It is likely that the more positive effect of AMF communities from grassland was due to the presence of a broader range of more beneficial fungal partners in soil. In addition, the presence of more mutualistic AM fungal community became especially important in limited resources, as the benefit received from fungi enabled plants to grow in competition.

Keywords: arbuscular mycorrhiza (AM), AM fungal community, competitive response, calcareous grassland, forest

CERCS: B270 Plant ecology

SISUKORD

1	Sissejuhatus	4
2	Kirjanduse ülevaade	6
3	Materjal ja metoodika	13
3.1	Katses kasutatud taimeliigid	13
3.1.1	Fokaalliigid	13
3.1.2	Konkurentliik	14
3.2	Katses kasutatud muld	14
3.3	Katse ülesehitus	15
3.4	Juurekolonisatsiooni määramine	15
3.5	Statistiline analüüs	16
4	Tulemused	17
4.1	AM seenekoosluse päritolu ning konkurentsi mõju taimede biomassile	17
4.2	Mükoriisne kolonisatsioon	20
5	Arutelu	22
	Kokkuvõte	26
	Summary	27
	Tänuavaldused	29
	Kasutatud kirjandus	30

1 SISSEJUHATUS

Aastaid on taimeökoloogide huvi keskmes olnud mehhanismid, mis võimaldavad taimede koeksisteerimist. Sellist koeksisteerimist on üritatud seletada mitmeti. Arvatakse, et taimed saavad üksteist välja tõrjumata jagada elupaika ning ressursse seetõttu, et nad erinevad ökoloogiliste nõudluste poolest ehk iga taim kuulub vastavalt ressursivajadusele omaette nišši (Tilman 1988). Samuti võiks koeksisteerimist soodustada teiste taime omaduste nagu juurepikkus, fenoloogia ning idanemistingimused varieerumine. Kuna aga taimede eluks vajalikud ressursid (vesi, valgus ja toitained) siiski sageli kattuvad ning vabade niššide arv on piiratud, hakkavad taimed omavahel ressursside pärast konkureerima. See peaks viima nõrgemate konkurentide väljatõrjumisele tugevamate poolt ning järelkult ka koeksisteerivate taimede arvu vähenemiseni (van der Heijden et al. 2003), mistõttu peaksid esinema valdavalt monokultuurid (Hart et al. 2003, Bever et al. 2010).

Üks võimalik mehhanism, mis vahendab taimede koeksisteerimist ja säilitab mitmeliigilisust konkurentsetes tingimustes, on arbuskulaarset mükoriisat (AM) moodustavate seente mõju taimedele. AM seeni peetakse vanimateks maismaataimedega sümbioosis elavateks organismideks, kes kuuluvad kõik eranditult hõimkonda krohmseened (*Glomeromycota*). Seened, keda on tänaseks kirjeldatud üle 200 morfoliigi (van der Heijden et al. 2015), on üldlevinud paljudes ökosüsteemides ning hinnanguliselt on 74% taimeliikidest arbuskulaarmükoriissed (Brundrett 2009). AM näol on tegu vastastikku kasuliku suhtega, kus taim varustab seent orgaanilise süsinikuga ning seen aitab taimel hankida mineraalaineid ja vett. AM seened võivad määrata toitainete jaotumise taimeliikide vahel ning seetõttu tuua osadele taimedele kasu, teistele aga kahju (van der Heijden et al. 2003).

AM seente mõju taimede konkurentssuhetele on uuritud juba aastakümneid, kuid valdav osa eksperimentidest on läbi viidud laboris kergesti kultiveeritavate seentega. Nende kasutamine ei ilmesta aga kuigivõrd hästi looduslike olusid. Kultuuri viidud seened on sageli ruderaalsed, globaalse levikuga ning mulla häiringuid taluvad liigid, kes esindavad vaid väikest osa looduslikust AM seente kooslusest (Moora ja Zobel 2010). Mõistmaks AM sümbioosi tegelikku ökoloogilist olulisust, oleks tarvis eksperimentides ühendada nii looduslikult koos esinevad taimeliigid kui ka looduslik mikroobikoosus (Williams et al.

2011).

Neuenkamp et al. (2014) uurisid, kuidas muutub AM seente mitmekesisus mööda maakasutuse gradienti lubjarikkal rohumaal, osaliselt kinnikasvanud rohumaal ning metsas. Nad leidsid, et rohumaal- ning metsamullast pärit AM seenekooslus erineb nii kompositsioonilt kui liigirikkuselt, kusjuures suurem liigirikkus registreeriti rohumaal. Mil määral ja millises ulatuses reageerib taimekooslus aga seenekoosluse muutustele mööda antud gradienti, on veel teadmata. Käesoleva magistr töö eesmärk oligi uurida erinevat päritolu seenekoosluse mõju taimede kasvule ning nende vahelisele konkurentsile. Selleks viidi läbi faktoriaalne kasvuhuonekatse, kus hinnati kolme taimeliigi kasvuvastust alvari- ning metsamullast pärit seenekooslusele üksi ning koos konkurendiga kasvades. Tuginedes eelnevatele uurimustele, kus on kirjeldatud AM seente suurem mitmekesisus rohumaamullas (Moora et al. 2014, Neuenkamp et al. 2014) ning mükoriisa tasakaalustav mõju liikide vahelisele konkurentsile (Moora ja Zobel 2010), püstitati antud töös hüpoteesid:

- 1) Mükoriissel sümbioosil on positiivne mõju taimede kasvuvastusele konkurentsetes tingimustes.
- 2) Erinevat päritolu AM seenekooslus mõjutab taimeliikide kasvuvastust erinevalt, sealhulgas alvarimulla seenekooslusel on kasvuvastusele soodsam mõju.

2 KIRJANDUSE ÜLEVAADE

Traditsiooniliselt on taimede vahelisi suhteid ja neid vahendavat AM mõju uuritud eksperimentaalsetes tingimustes, kus on võrreldud AM seentega koloniseeritud isendeid koloniseerimata isenditega (Moora ja Zobel 1996, Pietikäinen ja Kytöviita 2007, Williams et al. 2011). Tüüpiliselt saavad kolonisatsioonist rohkem kasu mükoriissed taimeliigid, kellele tagatakse seeläbi ka konkurentsivõimelisemad tingimused. Seega võib AM seente olemasolu konkurentsi mitte mükotroofsete taimede jaoks võimendada. Taoline lähenemine, kus võrreldakse seensümbiontide olemasolu või puudumist, võimaldab uurida AM seente suureskaalalist mõju. Suures skaalas ehk maastiku tasandil mõjutab taimede koeksisteerimist AM seente olemasolu ning levik. Katsed, kus on uuritud seente suureskaalalist mõju, ilmestavad eelkõige varasuktsessioonilisi ökosüsteeme, kus muld ja taimekate on häiringu tõttu hävinud ning AM seened puuduvad või neid on vähe ja nad on paigutunud hajusalt (Hart et al. 2003). Kuna aga AM seened erinevad oma talitluselt ning suureskaalalistes uuringutes AM seente koosseisu arvesse ei võeta, on taolistest eksperimentidest keeruline teha järeldusi ökosüsteemide kohta, kus enamus taimi on mükoriissed ning seensümbiondid on kättesaadavad (Moora ja Zobel 2010).

Mitmed hilisemad uuringud ongi arvesse võtnud AM seente väikeseskaalalised mõjud, mis avalduvad siis, kui enamik taimedest on AM seentega juba kontakti loonud. Väikeses skaalas mõjutavad taimede koeksisteerimist juba kompleksed taimede ning AM seente vahelised suhted, sealhulgas olulised tegurid võivad olla peremehespetsiifilisus, AM seente mitmekesisus, nn mikroobne tagasiside ning ühine seeneniitide võrgustik (Hart et al. 2003). On ilmne, et taimede koeksisteerimise paremaks mõistmiseks on tarvis arvesse võtta nii AM seente suure- kui väikeseskaalalised mõjud. Kuigi AM seente toimimine suures skaalas on võrdlemisi hästi uuritud, on teadmised väikeseskaalalistest mõjudest veel üsna piiratud. Suutmatuse tõttu eristada morfoloogiliste tunnuste põhjal üksikuid seeneliike, on väikesel skaalal AM seente mõju uurimine oluliselt raskendatud. Seetõttu sõltub mükoriisete uuringute edukus erinevate molekulaarsete meetodite kasutuselevõtust ning edasiarendusest.

Sellest aga, mil moel AM seened taimede vahelist konkurentsi ning ka koeksisteerimist mõjutavad, võivad anda parema ettekujutuse kahtlemata mitmesugused

konkurentskatsed. Erinevate taimkatsete käigus ongi selgunud, et AM võib taimedevahelist konkurentsi nii tasakaalustada, võimendada kui üldse mitte mõjutada, sealhulgas AM seente kohalolu pigem võimendab liigisisest konkurentsi, sümbiontide tasakaalustav mõju konkurentstile ilmneb aga liikide vaheliste interaktsioonide puhul (Moora ja Zobel 2010). Arvatakse, et AM seened vahendavad taimede vahelisi suhteid kahe potentsiaalse mehhanismi kaudu.

Esiteks on mõned seened peremeestaimetele kasulikumat kui teised. AM seened erinevad võimelt parandada mineraaltoitumist, ammutada vett ning kaitsta patogeenide eest (Hart et al. 2003, Moora ja Zobel 2010). Järelikult võib sõltuda teatud taimeliigi esinemine ning edukus konkurentsis sellest, milline taime- ning milline seenetakson kohtuvad.

Nii van der Heijden et al. (2003) kui Scheublin et al. (2007) näitasid oma eksperimendis, et taimede konkurentssuhetes ei ole oluline ainult AM seente olemasolu, vaid ka nende identiteet võib märkimisväärset rolli mängida. Erinevad AM seened erinesid võimelt hankida taimedele toitaineid ning mõjutasid seeläbi ka konkurentsi tulemust. Näiteks viisid Scheublin et al. (2007) läbi potikatse, kus uurisid erinevate AM seene isolaatide mõju kolme kooskasvava taime konkurentstile. Selgus, et kolm AM seene isolaati, kes olid geneetiliselt lähedalt seotud, põhjustasid katsetaimedes erinevaid kasvuvastusi. van der Heijden et al. (2003) eksperimendi, kus kasvatati kaht eri taimeliiki kolme erineva AM seenetaksoniga, tulemused näitasid aga, et erinevad seenetaksonid jaotavad konkureerivate taimede vahel ressursse erineval määral. Näiteks sisaldas harilik käbihein (*Prunella vulgaris*) fosforit 56% ulatuses, kui taime oli inokuleeritud ühe AM seenetaksoniga, teise seenetaksoniga inokuleerides oli fosfori sisaldus vaid 21%. Käbiheinaga koos kasvav sulgaruluste (*Brachypodium pinnatum*) sai seevastu sellest ebaefektiivsest seeneisolaadist teiste töötlusega võrreldes enim kasu. Taoline ebavõrdne ressursijaotus illustreerib, kuidas erinevate seente olemasolu mõjutab küll taimedevahelist konkurentsi, kuid selle mõju ulatuse määramisel võib oluliseks osutada eelkõige konkreetne seenetakson.

Taime- ning seeneliigi sobivus on päevakorda tõstnud ka arutelu nn mikroobse tagasiside toimimisest (Hart et al. 2003, Bever et al. 2010). Tagasiside all peetakse silmas olukorda, kus taim mõjutab mikroobikooslust ning muutus mikroobikoosluses põhjustab omakorda muutusi taime kasvus. Kui muutused seenekoosluses suurendavad kohalikul domineerivate taimeliikide esinemist, tekitab see positiivse tagasiside mehhanismi, mistõttu väheneb taimekoosluse mitmekesisus kohalikul skaalal. Kui aga muutused seenekoosluses põhjustavad domineerivate taimeliikide esinemise vähenemise, võib negatiivne tagasiside mõjuda soodustavalt taimede kooseksisteerimisele (Bever et al. 2001, 2010, Bever 2002). Kuigi on kinnitatud ka positiivse tagasiside toimimist (van der Heijden et al. 1998, Ronsheim

ja Anderson 2001), on mitmetes eksperimendites rohumaaadel täheldatud just negatiivse tagasiside esinemist (Bever et al. 2010). Bever (2002) leidis, et süstlehise teehega (*Plantago lanceolata*) sümbioosis suurenes AM seen *Scutellospora calospora* kohasus, kuid teeleht ise seenega kooslust kasu ei saanud. See-eest põhjustas teehe suurimat kasvu mükoriisa teiste AM seentega *Archaeospora trappei* ning *Acaulospora morrowia*, viimased olid edukaimad aga kooselus konkureeriva taimeliigi kõrrelisega *Panicum sphaerocarpon*. Selline asümmeetriline suhe tekitab negatiivse tagasiside, mis võimaldas nendel konkureerivatel taimedel koos eksisteerida. Kui teeleht muutuks koosluses domineerivaks, suureneks ka seen *S. sphaerocarpon* esinemine. Viimane vähendaks aga jällegi teehe kasvukiirust ning suurendaks konkureeriva kõrrelise rohkust. Kui koosluses domineeriks aga kõrreline, saaksid sellest kasu *A. trappei* ning *A. morrowiae*, kes soodustaksid omakorda teehe esinemist. Seega võivad taimed kaudselt soodustada nendega konkureerivate taimede esinemist.

Alati ei pruugi üks seenetaxon taimede liigirikkusele suurimat mõju avaldada. Mõnedes katsetes on ilmnunud hoopis AM seente mitmekesisuse soodustav mõju taimedevahelisele konkurentsile (Facelli et al. 2010, Wagg et al. 2011b) ning seeläbi ka produktiivsusele. Wagg et al. (2011b) uurisid nelja üksiku AM seenetaxoni ning nelja kombineeritud seenetaxoni mõju aasristiku (*Trifolium pratense*) ning Itaalia raiheina (*Lolium multiflorum*) konkurentssuhetele. Selgus, et kõigi nelja seenetaxoni kombineeritud töötluses suurenes aasristiku biomassi tootmine rohkem kui iga üksiku seenetaxoni üksi kasvades. AM seened hankisid ristikule rohkem toitaineid ja seeläbi suurenes taime edukus konkurentsivõime raiheinaga, kelle kasv oli mükoriisetses oludes hoopis alla surutud. Järelikult võib teatud tingimustes AM seente liigiline mitmekesisus leevendada taimede vahelist konkurentsi ja suurendada biomassi suuremal määral kui üksikud seenetaxoni.

Tihti võib taimeliigi edukuse konkurentsivõime määrata ka tema mükoriisne sõltuvus. Taimed, mille biomass suureneb märgatavalt AM seente esinemisel, reageerivad positiivselt kolonisatsioonile ning on mükoriisast sõltuvad. Teatud tingimustes, tavaliselt vähese valguse ning madala temperatuuriga keskkonnades või tugevalt väetatud muldadel, võib taime biomass seensümbiontide juuresolekul aga väheneda (Zobel et al. 1997, Ayres et al. 2006). Mitmetes eksperimendites on näidatud, et erinevasse funktsionaalsesse gruppi kuuluvad taimeliigid reageerivad erinevalt AM seente kolonisatsioonile (Hartnett ja Wilson 1999, Wagg et al. 2011b, Sabais et al. 2012). Näiteks arvatakse liblikõielised taimed olevat tugevalt mükoriisid, sest lämmastiku fikseerimine on kulukas ning sümbioos AM seentega võimaldab paremat fosforiga varustatust. Seega peaks suureneva liblikõieliste konkurentsivõime AM seentega koloniseeritult (Wilson ja Hartnett 1998, Scheublin et al. 2007, Sabais et al. 2012, Lin et al. 2015). Tõepoolest, Wagg et al. (2011b) poolt läbi viidud eksperimendis sai

mükoriisne ristik AM seentest oluliselt rohkem kasu kui konkureeriv kõrreline. C3 taimed näitavad aga vastupidist trendi – nende puhul oli konkurentne vastus seente juuresolekul oluliselt pärsitud, sest nende narmasjuurestik võimaldab tõhusat fosfori omastamist ning seensümbiontide ülalpidamine võib osutada ebavajalikuks (Wilson ja Hartnett 1998, Lin et al. 2015). Mõned autorid on arvamusel, et taimede mükoriisuse põhjal on võimalik teha järeldusi ka liikide vahelise konkurentsi tulemuse ning seeläbi taimekoosluse mitmekesisuse ning struktuuri kohta (van der Heijden et al. 1998, Hartnett ja Wilson 1999, van der Heijden 2002, Hart et al. 2003, Urcelay ja Díaz 2003). Urcelay ja Díaz (2003) pakkusid empiiriliste andmete põhjal välja lihtsustatud mudeli, kus seotakse omavahel taimede mükoriisne sõltuvus, domineerivus ning koosluse liigirikkus. Liigirikkusele avaldab soodsaimat mõju olukord, kus subordinaadid on tugevalt mükoriissed. Liigirikkus tõuseb ka siis, kui nii dominandid kui subordinaadid on mükoriisast sõltuvad. See võib toimida tänu ühisele seeneniitide võrgustikule, mille kaudu dominantilt subordinaadile ressursse jaotatakse. Kui enamik taimi koosluses on aga mittemükoriissed või vähe mükoriisast sõltuvad, ei avalda AM seened vähemalt lühikeses perspektiivis liigilisele koosseisule mõju. Seega, teades subordinaatide mükoriisse sõltuvuse ulatust, on võimalik ennustada, kas koosluse liigiline mitmekesisus AM seente esinemisel suureneb või väheneb. Mudeli paikapidavust toetab ka Lin et al. (2015) poolt läbi viidud metaanalüüs, kes leidsid 304 uurimistöö põhjal, et AM seente mõju liikidevahelisele konkurentstile ning liigilisele mitmekesisusele sõltub tõepoolest suures osas just dominantsete taimeliikide koloniseeritusest. Seevastu olukorda parasvöötme rohumaadel, kus suures osas domineerivadki arbuskulaarmükoriissed liigid (Zobel et al. 1997), ei pruugi dominantide ning subordinaatide mükoriisus nii hästi kirjeldada.

Teiseks taimedevahelisi interaktsioone mõjutavaks mehhanismiks peetakse ühist seeneniitide võrgustikku, mida mööda liiguvad toitained ning süsinik ühelt indiviidilt teisele. Assimilaatide jaotus võiks võrdustada omakorda naabrite kasvuerinevusi ning seeläbi mõjutada nende konkurentsivõimet (Hart et al. 2003). Siiski pole taimeökoloogid seenevõrgustiku kaudu toimuva ressursside transpordi olulisuses ühisele arvamusele jõudnud (Bever et al. 2010). Kuigi on tehtud kindlaks, et süsinik liigub fotosünteesivate taimede ning mükoheterotroofide (seentel parasiteerivad mittefotosünteesivad taimed) vahel moodustunud ühises seeneniitide võrgustikus (Selosse et al. 2006), on tõendeid ressursside jaotusest fotosünteesivate taimede vahel veel vähe (Moora ja Zobel 2010). Seevastu kinnitavad ühise seeneniitide võrgustiku olulisust uuringud, kus on leitud, et taimed ei pruugi jagada ressursse otse, vaid toovad kasu oma naabritele kaudselt, kui nad panustavad kohaliku seenepopulatsiooni ning juba eksisteeriva juurevälise mütseeli toimimisse (Selosse et al. 2006). Näiteks uurisid Walder et al. (2012) seda, mil määral investeerivad koos kasvavad

taimed ühiste seenesümbiontide ülalpidamiseks ja kui suur on sümbioosist saadav tulu. Nad kasvatasid koos C3 taime harilikku lina (*Linum usitatissimum*) ning C4 taime harilikku sorgot (*Sorghum bicolor*), kes olid ühendatud kas liigi *Glomus intraradices* või liigi *Glomus mosseae* seeneniitide võrgustikku. Kuna C3- ja C4-tüüpi taimedel on erinevad isotoopkoostised, st nad erinevad süsiniku stabiilsete isotoopide vahekorra poolest, võimaldab see mõõta süsiniku liikumist eri taimede vahel ehk taimede panust AM toimimisse. Lisaks määrati ¹⁵N ja ³³P isotoobi markerite abil kindlaks taimede mükoriisasse investeerimise tasuvus ehk kui palju saadi seene abil ühisest võrgustikust toitaineid. Selgus, et suurema biomassiga sorgo panustas mõlema seenega töötluses vähemalt kaks korda rohkem süsinikku seenevõrgustiku toimiseks kui lina. Ometi sai lina liigiga *G. intraradices* töötluses ühisest seenevõrgustikust 80% kuni 90% märgistatud lämmastikust ning fosforist. Seega paranes lina kasv tänu toitainete suurele kättesaadavusele ning vähesele seende paigutatud süsinikukulule. Seevastu panustas naabertaim sorgo ühisesse seeneniitide võrgustikku hulgaliselt süsinikku, kuid sai seenest vähe tulu (6-20%) vastu. Kuna sorgo biomassi töötlused ei mõjutanud, siis ei tulenenud lina suurem kasv mitte naabertaimelt, vaid toitainete arvelt, mida ühiskasutuses olevast võrgustikust efektiivsemalt hangiti. Seega ei pruugi ühise seeneniitide võrgustiku kaudu toimuv ressursside vastastikune vahetus seene ja taime vahel toimuda nõ õiglase kaubanduse põhimõtetel, kus mükoriisast saadav tulu võrdub selle ülalpidamiseks mineva kuluga (Pietikäinen ja Kytöviita 2007), vaid esineb pigem ebavõrdne ressursside jaotus (van der Heijden 2002, van der Heijden et al. 2003). Veelgi enam, taoline ühise võrgustiku ebavõrdne kasutamine võib viia mitte ainult konkurentsisis enim kasu saanud taimeliigi, vaid kogu produktsiooni suurenemisele (Walder et al 2012). Samuti võib ühine seeneniitide võrgustik eksisteerida ilma, et põhjustaks taimpartneritele märkimisväärset kulu, seda eriti juhul, kui seende paigutatud süsiniku kulu on peamise süsinikudoonori jaoks ebaoluline.

Kuigi seenevõrgustiku kaudu toimuva toitainete transpordi ulatuses täiskasvanud taimede vahel ollakse veel kahtleval seisukohal, nõustuvad mitmed autorid ühise seeneniitide võrgustiku olulisuses noore ja täiskasvanud taime vahelistes suhetes. Eksperimentaalsed tõendid ühise võrgustiku mõjust seemikute ellujäämusele on aga kahetised (Selosse et al. 2006, van der Heijden ja Horton 2009). AM seeneniitide võrgustiku positiivset mõju seemnelisele uuenemisele on hinnatud mitmetes eksperimentides (Hartnett ja Wilson 1999, Moora et al. 2004, van der Heijden 2004). Kuna on ebatõenäoline, et noore taime juured suudaksid konkureerida täiskasvanud taime omadega, võimaldaks seemikute sidumine juba eksisteerivasse seeneniitide võrgustikku saada kasu laialdasest toitaineid transportivast võrgustikust, millele neil vastasel juhul ligipääsu ei oleks, ning püsida seeläbi paremini konkurentsitingimustes. Märkimisväärses osas uurimustest on täheldatud aga vastupidist

trendi ning seemikute kasv on ühisesse seeneniidistikku seotuna pärsitud (Moora ja Zobel 1996, Merrild et al. 2013). Merrild et al. (2013) kasvasid tomati (*Solanum lycopersicon*) seemikuid koos täiskasvanud kurgitaimega (*Cucumis sativus*), kes oli moodustanud sümbioosi seeneliigiga *Rhizophagus irregularis*. Seemikute ühendamine juba eksisteerivasse seenevõrgustikku vähendas oluliselt tomatitaimede kasvu, kusjuures negatiivne mõju oli põhjustatud eelkõige fosfori defitsiidist. Peamine kasvu pidurdav element transporditi ühise võrgustiku kaudu eelistatult suuremale ning vanemale taimele, kes tagab omakorda seenele vastu rohkem süsinikku, ning seeläbi suurendati konkureerivate taimede kasvuerinevusi veelgi. Seega demonstreeriti antud katses hoopis ühise seeneniitide võrgustiku negatiivset mõju noortaimede kasvule ning konkurentsivõimele.

Eelnevad näited ilmestavad hästi AM seente olulisust taimede konkurentssuhete vahendamisel. Sageli on need mõjud aga mitmepidised ning kompleksed, sest eksperimentide tulem sõltub nii taime- kui seeneliikide valikust. Lisaks taimede ning seente omavahelisele sobivusele on määrav ka abiootiline keskkond, mis võib seada piirangud AM seente esinemisele ning mitmekesisusele. Vähehaaval on suurenenud tööde arv, kus on kirjeldatud AM seente koosluste varieeruvust nii ajas (Davison et al. 2011) kui ruumis (Uibopuu et al. 2009, Davison et al. 2012, Saks et al. 2013, Moora et al. 2014, Gazol et al. 2016). Mitmes uurimuses on näidatud, et erinevalt majandatavad ökosüsteemid hõlmavad erinevat AM seente kooslust ning neil võib olla erinev mõju taimede kasvule (Moora et al. 2004, Uibopuu et al. 2012, Williams et al. 2011). Moora et al. (2014) leidsid, et nn avatud kasvukohas (rohumaal, intensiivselt ning säästvalt majandatav põllumaal) on AM seente kooslus mitmekesisem kui metsa kasvukohas (põlismets ning kuuseistandus). Seente mitmekesisem kooslus võiks tagada omakorda taimede suurema kasvuvastuse. Uibopuu et al. (2009) eksperimendist selguski, et põllumaa mullast pärinevad seensümbiondid edendasid mõne taimeliigi kasvu suuremal määral kui seened, kes pärinesid lähedal asuvast metsast. Kuigi parasvöötme segametsade taimejuuri koloniseerivate AM seente rikkus võib olla võrdlemisi kõrge (Saks et al. 2013), on metsamullast leitud seenetaksoneite arv siiski mõõdukas (Davison et al. 2012). Samuti võib AM seenekoosluse rikkusele ebasoodsat mõju avaldada intensiivne maakasutus ning metsa majandamine. Näiteks registreeriti põlismetsas suurem seenetaksoneite mitmekesisus kui majandatavas kuusikus. Moora et al. (2014) ning ka Uibopuu et al. (2012) poolt läbi viidud katsest selgus, et suktessiooniliselt vanast metsaökosüsteemist pärinev AM seenekooslus edendas alustaimestiku kasvu enam kui majandatava noore metsa seenekooslus. Mõistmine, kuidas reageerib taimekooslus AM seentele erinevalt majandatavates ökosüsteemides, võimaldab omakorda efektiivsemat ökosüsteemide taastamist ning säilitamist.

Kuna väikesel skaalal iseloomustab looduslikke ökosüsteeme mulla heterogeensus, oleks alust eeldada, et AM seente roll erineb ka eri viljakusega muldadel. Konkurentskatses kahes erinevas mullatüübis ning nelja erineva AM seenetaksoniga kasvatatud taimedega leidsid Wagg et al. (2011a, 2011b), et kuigi AM seened tasakaalustasid konkurentsi ning suurendasid taimede produktsiooni, siis mehhanismid, mis taimede biomassis muutusi põhjustasid, sõltusid eelkõige abiootilistest tingimustest. Madalama viljakusega mullas oli üksik seenetakson taime kasvu edendamises samavõrra efektiivne kui mitmeliigiline seenekooslus. Kõrgema viljakusega mullas oli konkurentssuhetes rohkem kasu aga mitmeliigilisest AM seente kooslusest kui võimalikust parimast seenetaksonist. Järelikult võivad erinevates abiootilistes keskkondades esineda ka seente vahel mitmesugused soodustavad või antagonistlikud suhted, mis mõjutavad omakorda taimede biomassi ning seeläbi koosluse struktuuri.

3 MATERJAL JA METOODIKA

3.1 Katses kasutatud taimeliigid

Potikatses uuriti kahe loodusliku AM seenekoosluse ning konkurentsi mõju kolmele taimeliigile. Fokaalliikide valikul oli oluline, et kõik uuritavad liigid kasvavad koos konkurentliigiga ka looduslikult. Kõik katses kasutatud taimeliigid moodustavad arbuskulaarset mükoriisat (Wang ja Qiu 2006) ning esinevad Eestis sagedalt (Eesti efloora).

3.1.1 Fokaalliigid

Leontodon hispidus L. (kare seanupp) on korvõieliste (*Asteraceae*) sugukonda kuuluv mitmeaastane rohttaim (eElurikkus). Kasvab keskmiselt 10-40 cm kõrguseks. Lehed esinevad juurmise kodarikuna, on enamasti lõhestumata, hambulise servaga, karvased või paljad. Varred on 1 või 2 õisikuga, karedakarvased, harva paljad või väikeste kõrglehtedega, ning nende tipus on üks õitsemise eel longus kollane korvõisik, mille läbimõõt on ligi 3 cm. Õitseb juunist augustini. Pärast õitsemist valmivad pappused, mis on hallikasvalgete lendkarvakestega. Oluliseks tunnuseks on ka seemnete lendkarvakeste pikkus: välimised on sisemistest 2–4 korda lühemad (Eesti efloora). Eelistab lubjarikast mulda. Kasvab mõõdukalt niisketel niitudel, loodudel ja metsaservadel.

Plantago lanceolata L. (süstlehine teeleht) on mitmeaastane rohttaim teeleheliste (*Plantaginaceae*) sugukonnast (eElurikkus). Tüüpiliselt 10-60 cm kõrgune. Süstjad, 0.5-2 cm laiad ja karvased lehed esinevad rosetina. Õisik on piklikmunajas, kroonlehed helepruunid ning tolmukad kollased, kroonist 4-5 korda pikemad. Õitseb maist septembrini ning paljuneb seemnete abil. Süstlehine teeleht on taimeökoloogias põhjalikult uuritud mudelorganism (Bever 2002, Ayres et al. 2006). Laia ökoloogilise amplituudiga liik võib kasvada nii niisketel aruniitudel, loopealsetel, metsaservadel, võsastikes kui põldude ääres (Eesti efloora).

Prunella vulgaris L. (harilik käbihein) on huulõieliste (*Lamiaceae*) sugukonda kuuluv mitmeaastane taim (eElurikkus). Kasvab keskmiselt 8-40 cm kõrguseks. Käbiheinale on iseloomulik püstine vars ning piklikmunajad, rootsulised varrelehed. Õite kandlehed on ümarad ning õied on sinakad, koondudes tihedasse tipmisesse piklikusse õisikusse. Õitseb juunist septembrini. Paljuneb seemnetega ja vegetatiivselt roomavate ning juurduvate varte abil (Eesti efloora). Käbihein on tüüpiline rohttaim lubjarikastel rohumaadel (Moora ja Zobel 1996, van der Heijden et al. 1998, 2003), segametsa alustaimestik (Uibopuu et al. 2012), võsastikes, teepeenardel ja elamute ümbruses.

3.1.2 Konkurentliik

Festuca rubra L. (punane aruhein) on mitmeaastane rohttaim kõrreliste (*Poaceae*) sugukonnast (eElurikkus). Kasvab hõreda muruna või väikeste mätastena harilikult 20-80 cm kõrguseks. Varrelehed on lamedad, kuni 2,5 mm laiused, ülaküljel pikkade karvadega. Juurmised lehed on kahekorra, 5 sügava vaoga, nende laius on kuni 1,3 mm. Värvuselt on lehed tume- või hallikasrohelised, alumiselt pinnalt läikivad. Alumised lehetuped on karvased. Taime alusel on vanad õhukesed pruunikad või punakad lehetuped. Keeleke on väga lühike või peaaegu puuduv (Eesti efloora). Pööris on 6-10 cm pikk, rohekaslilla, üks alumine haru suhteliselt pikem, ohted on lühikesed. Õitseb mais ja juunis. Punane aruhein on väga suure kohastumisvõimega liik, mistõttu kasvab väga erinevates kooslustes ning on Eestis tavaline liik. Leidub peamiselt kuivadel loo- ja pärisniitudel, hõredates palu-, loo- ja laanemetsades, madalsoodes ja märgades siirdesoodes, puisniitudel, harva umbrohuna aedades ja põldudel. Punane aruhein moodustab nii arbuskulaarset kui ektomükoriisat (Wang ja Qiu 2006).

3.2 Katses kasutatud muld

Potikatses kasutatud mullad koguti Lääne maakonnast Hanila vallast (58°37'29"N 23°32'27"E). Alvarimuld pärineb poollooduslikult kuiva looniidu kasvukohatüübiga rohumaalt ning metsamuld kastikuloo-männikust (Paal 1997, Pärtel et al. 1999). Mullatüüp on kivisel karbonaatsel lähtekivimil kujunenud rähkmuld (Eesti mullastiku kaart. Maa-amet. 2016).

Kasvusubstraadiks segati kokku 1:1:1 suhtes kvartslüv ning mõlemad mullad, sealhulgas lüv ning üks muldadest oli steriliseeritud ning teine muld toimis AM seente

loodusliku inokulumina. Olenevalt töötlustest oli elusmuld pärit kas alvarilt või metsast. Mittemükoriisses töötlustes ehk kontrollis oli kogu kasvusubstraat steriliseeritud. Steriliseerimine tehti Harjumaal asuvas steriliseerimisjaamas Scandinavian Clinics Estonia OÜ doosiga 1 kGy (kilogrei).

3.3 Katse ülesehitus

Potikatse viidi läbi Tartu Ülikooli Oa tänaval asuvas kasvuhoones. Selle käigus kasvatati kolme taimeliiki kolmes mullatüübis koos konkurendiga ning ilma konkurendita. Fokaallikideks olid *Leontodon hispidus*, *Plantago lanceolata* ning *Prunella vulgaris*, mille seemned koguti 2013. aasta suvel Laelatu puisniidult Läänemaal. Konkurendiks valiti *Festuca rubra* (sort KAUNI, partii nr EE12-59663, kategooria C, sertifitseeritud seeme, tootjariik Eesti). Taimeseemned steriliseeriti 0,01%-lises kaaliumpermaganaadi lahuses ning külvati autoklaavitud (121°C 60 min) jäme- ning peenliiva (fraktsiooniga 0-0,8mm ning 0,63-2mm) segusse.

Peale 5-nädalast idanemisperioodi istutati 04. juunil 2014 üks fokaalliigi isend igasse kasvusubstraadiga täidetud potti (läbimõõt 10,5 cm, kõrgus 12 cm). Taimi kasvatati potis kas üksi või koos nelja konkurendiga.

Iga mulla (alvarimuld, metsamuld, mittemükoriisne kontroll) ning konkurentsi (konkurendiga, konkurendita) töötlus kolme erineva fokaalliigiga oli kümnes korduses ning seega oli potte kokku $3 \times 2 \times 3 \times 10 = 180$. Tagamaks võimalikult looduslikku ning ühtset mulla mikroorganismide kooslust, ent vältimaks AM seente sattumist antud töötlustesse, lisati igasse potti 40 ml steriliseerimata metsa- ja rohumaamulla segust välja pestud mikroobilahust (sõela poori läbimõõt 50 µl; (Koide ja Li 1989)).

Taimed kasvasid 15 nädalat regulaarse kastmis- ja 16h valgusrežiimil. Esimese kolme nädala jooksul surnud taimed asendati. Iga 4 nädala möödudes vahetati pottide asukoht lavatsil, et ühtlustada valguse mõju taimedele. Kasvuperioodi lõppedes võeti eraldi üles taimede võsud ja juured. Taimaosad kuivatati 55°C juures 24 tundi ja seejärel kaaluti.

3.4 Juurekolonisatsiooni määramine

Juurekolonisatsioon määrati kõigist kolmest fokaalliigist ning mõlema mullatüübi töötlustest pooltel ehk kokku kuuekümmel taimeisendil. Arbuskulaarsele mükoriisale

iseloomulike struktuuride esinemist kontrolliti ka konkurentliigil ning steriilses töötles kasvanud fokaallikidel. Peenjuured värviti trüpaansinisega, et muuta AM seentele iseloomulikud struktuurid paremini nähtavaks (Koske ja Gemma 1989).

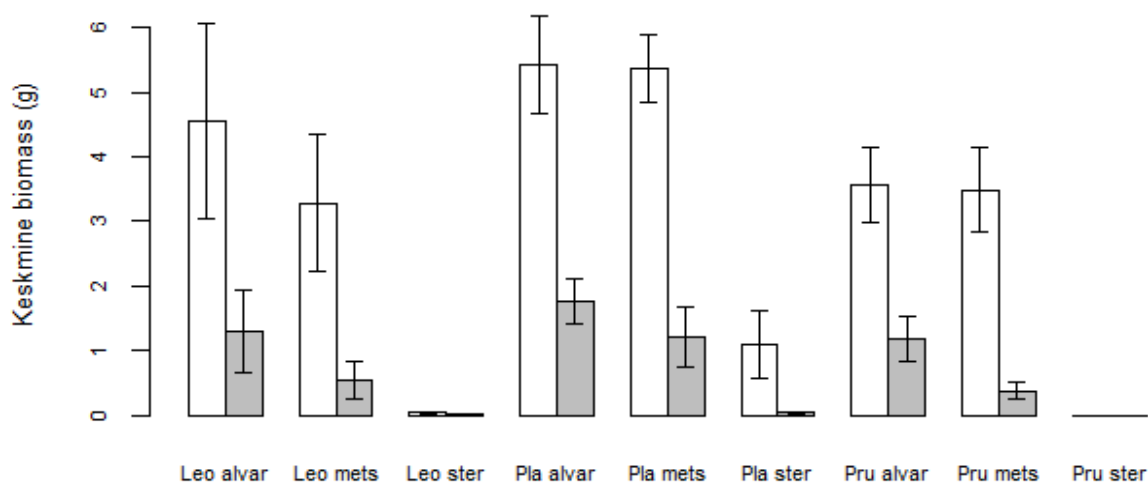
Värvitud juured asetati paralleelselt mikroskoobi alusklaasile ning määrati protsent koloniseeritud juurepikkusest, kasutades suurendatud *grid-line intersect* meetodit (McGonigle et al. 1990). Vaateväljas registreeriti okulaari mõõtskaala püstteljega ristuvad AM seente struktuurid: hüüfid, arbuskulid, vesiikulid ning hüüfikeerud, kasutades Olympus CH20 mikroskoopi suurendusega 400x. Iga juureproovi kohta tehti 120 vaatevälja vaatlust. Üldkolonisatsioon määrati kui püstteljega ristuvate seenstruktuuridega vaateväljade protsent 120-st vaateväljast. Lisaks arvutati erinevate AM struktuuride -hüüfid, arbuskulid, vesiikulid ning hüüfikeerud- kolonisatsiooniprotsent, loetledes ainult vastavate struktuuridega püstteljel ristuvad vaateväljad.

3.5 Statistiline analüüs

Taimeliigi, AM seeneinokulumi päritolu ning konkurentsi mõju hindamiseks biomassiparameetritele (maapealne, maa-alune, kogu biomass) ning juure mükoriisese kolonisatsioonile kasutati kolmefaktorilist dispersioonanalüüsi (three-way ANOVA). Taimeliigi ning konkurentsi mõju biomassiparameetritele steriilses kontrolltöötles analüüsiti kahefaktorilise dispersioonanalüüsiga (two-way ANOVA). Suurem osa steriilses töötles kasvavatest *Prunella vulgaris* taimedest surid 8. kasvunädalal, mistõttu steriilse töötles analüüsi kaasati vaid liigid *Leontodon hispidus* ja *Plantago lanceolata*. Hindamaks taimeliigi ning inokulumi päritolu mõju konkurenti biomassiparameetritele kasutati kahefaktorilist dispersioonanalüüsi, mis viidi läbi samuti vaid kahe eelmainitud liigiga. Biomassiandmed viidi logaritmimega ANOVA eeldustele vastavaks ning juure kolonisatsiooniprotsendi transformeerimiseks kasutati siinuse pöördfunktsiooni (arcsin). Töötles vahelist erinevust kontrolliti Tukey HSD post-hoc võrdluse käigus, kasutades olulisuse nivood 0.05. Taimede kasvuvastuse ning kolonisatsiooni ulatuse vahelise seose hindamiseks kasutati lineaarset regressiooni. Analüüs teostati programmpaketi R (versioon 3.2.3) abil.

4 TULEMUSED

4.1 AM seenekoosluse päritolu ning konkurentsi mõju taimede biomassile



Joonis 1. Keskmine (\pm SE) biomass taimeisendi kohta üksi (valge tulp) ning konkurendiga (hall tulp) alvari-, metsa- ning steriilsel mullal kasvades. Leo – *Leontodon hispidus*, Pla – *Plantago lanceolata*, Pru – *Prunella vulgaris*.

Mitterükoriinne töötlus vähendas oluliselt taimede biomassi (joonis 1). Kuna 95% steriilses töötluses kasvanud *P. vulgaris* taimedest suri enne katse lõppu, teostati kahefaktoriline dispersioonanalüüs liikidega *L. hispidus* ning *P. lanceolata*. Taimeliigil ning konkurentsil oli oluline peamõju taimede biomassandmetele steriilses kontrolltöötluses. Esines koosmõju liigi ning konkurentsi vahel. Taimede võsu, juure ning kogu biomass oli oluliselt suurem mitterükoriinses töötluses üksi kui konkurendiga kasvades (Tabel 1), sealjuures vähendas konkurent *L. hispidus* kogu biomassi 4 ning *P. lanceolata* biomassi 27 korda.

Konkurendi *F. rubra* võsu, juure ning kogu biomass oli oluliselt suurem steriilses töötluses kui alvari või metsa AM seenekooslusega kasvades ($p < 0.001$, TukeyHSD), inokulumi päritolu konkurendi biomassi ei mõjutanud. Samuti ei sõltunud konkurendi biomass fokaaltaime liigist.

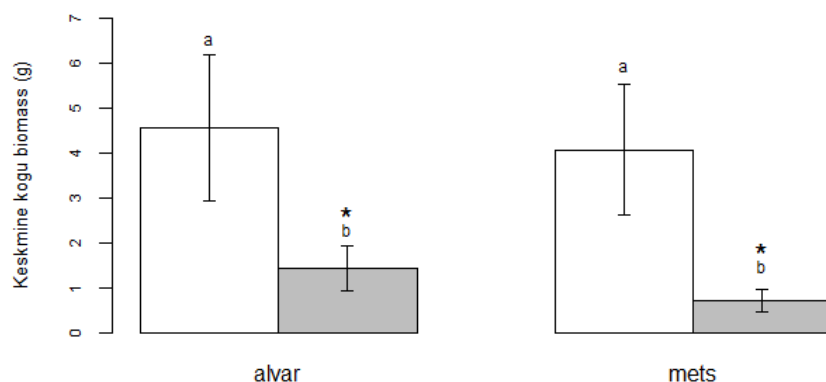
Tabel 1. Taimeliigi (kaks taset: *L. hispidus*, *P. lanceolata*), ning konkurentsi (kaks taset: konkurentsi ei ole ja konkurents on) mõjud logaritmitud maapealsele, maa-alusele ning kogu biomassile steriilses kontrolltöötluses. Analüüsi läbiviimiseks kasutati kahefaktorilist dispersioonanalüüsi.

	df	Kogu biomass		Võsu biomass		Juure biomass	
		F	p	F	p	F	p
Liik	1;34	112.85	< 0.001	94.19	< 0.001	108.6	< 0.001
Konkurents	1;34	127.57	< 0.001	115.07	< 0.001	113.5	< 0.001
Liik*Konkurents	1;34	20.37	< 0.001	18.36	< 0.001	18.9	< 0.001

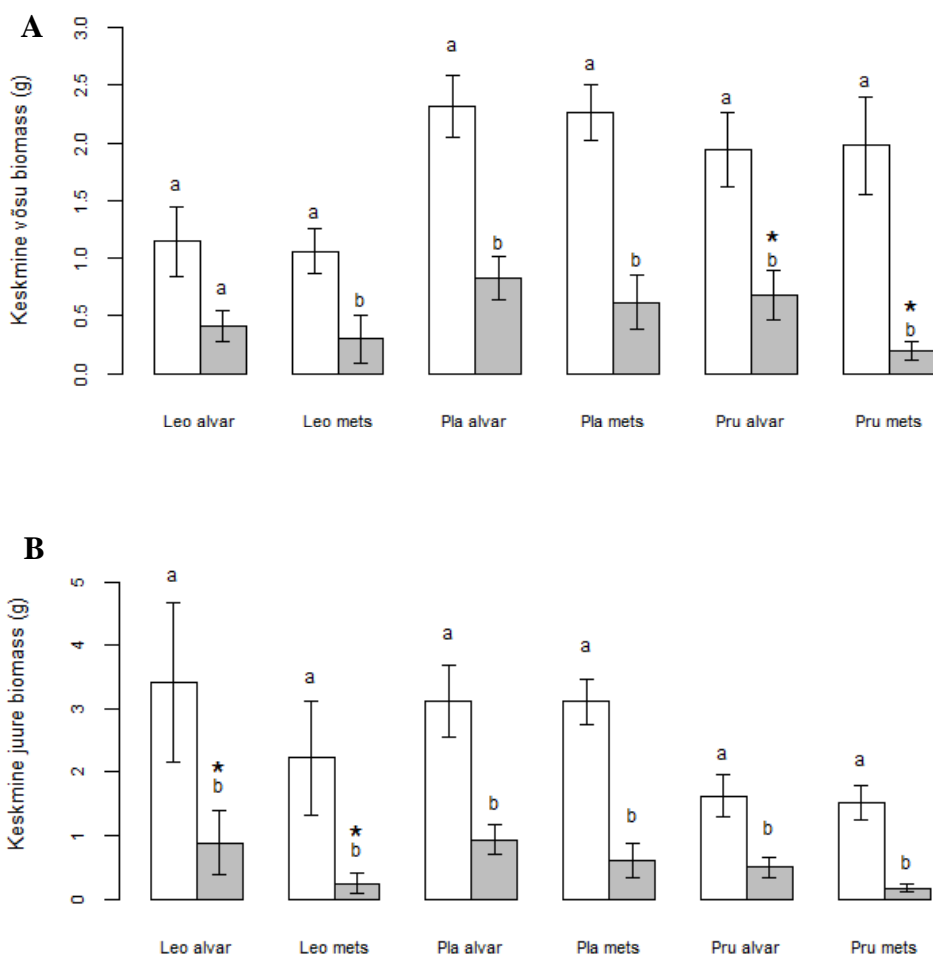
Taimeliigil, mulla päritolul ning konkurentsil oli oluline peamõju kõikidele biomassiparameetritele (Tabel 2). Taimede võsu, juure ning kogu biomass oli oluliselt suurem alvari- kui metsa AM seenekooslusega kasvades ($p < 0.001$, TukeyHSD). Konkurents vähendas kõigi taimeliikide võsu, juure ning kogu biomassi (Tabel 2). Esines koosmõju AM seenekoosluse päritolu ja konkurentsi vahel (Tabel 2, joonis 2) – taimeliigid reageerisid sarnaselt erinevat päritolu inokulumile konkurentsitingimustes. *P. vulgaris* võsu ($p < 0.001$, joonis 3A) ning kogu ($p = 0.011$) biomass olid konkurentsetes tingimustes oluliselt suuremad alvari- kui metsa AM seentega kasvades. Alvari seenekoosluse soodustav mõju juure biomassile konkurendiga kasvades ilmnis liigil *L. hispidus* ($p = 0.017$, joonis 3B).

Tabel 2. Taimeliigi (kolm taset: *L. hispidus*, *P. lanceolata*, *P. vulgaris*), AM seenekoosluse päritolu (kaks taset: alvar ja mets) ning konkurentsi (kaks taset: konkurentsi ei ole ja konkurents on) mõjud logaritmitud võsu, juure ning kogu biomassile. Analüüsi läbiviimiseks kasutati kolmefaktorilist dispersioonanalüüsi.

	df	Kogu biomass		Võsu biomass		Juure biomass	
		F	p	F	p	F	p
Liik	2;105	12.617	< 0.001	21.243	< 0.001	12.245	< 0.001
Muld	1;105	13.071	< 0.001	10.820	0.0014	13.125	< 0.001
Konkurents	1;105	154.236	< 0.001	159.874	< 0.001	142.347	< 0.001
Liik*Muld	2;105	0.735	0.4817	1.795	0.1712	0.498	0.6093
Liik*Konkurents	2;105	0.735	0.4819	2.467	0.0898	0.225	0.7989
Muld*Konkurents	1;105	12.602	< 0.001	13.416	0.0004	12.345	< 0.001
Liik*Muld*Konkurents	2;105	0.604	0.5484	1.282	0.2818	0.460	0.6327



Joonis 2. Keskmine kogu (\pm SE) biomass üksi (valge tulp) ning konkurendiga (hall tulp) alvari- ning metsa AM seenekooslusega kasvades. Olulised erinevused konkurentsitöötluses on tähistatud erinevate tähtedega, kogu biomassi oluline erinevus alvari ning metsa mullal on tähistatud tärniga vastavalt Tukey testile ($p < 0.05$).



Joonis 3. Keskmine (\pm SE) võsu (A) ja juure (B) biomass taimeliigi kohta üksi (valge tulp) ning konkurendiga (hall tulp) alvari- ning metsa AM seenekooslusega kasvades. Leo – *Leontodon hispidus*, Pla – *Plantago lanceolata*, Pru – *Prunella vulgaris*. Olulised erinevused konkurentsitöötluses on tähistatud erinevate tähtedega, taimeliikide võsu ja juure biomassi oluline erinevus alvari ning metsa mullal on tähistatud tärniga vastavalt Tukey testile ($p < 0.05$).

4.2 Mükoriisne kolonisatsioon

Nii alvari kui metsa päritolu seentega nakatunud fokaallikidel (Tabel 3) kui konkurenttaimel registreeriti arbuskulaarmükoriisne kolonisatsioon. Steriilses töötluses kasvanud taimedel AM seente kolonisatsiooni ei täheldatud.

Üldkolonisatsiooni näitajad olid arvuliselt võrdsed hüüfide kolonisatsiooniprotsendi näitajatega. Üldkolonisatsioon erines liigiti, kuid mitte erineva päritoluga AM seenekoosluste vahel (Tabel 4). AM seente kolonisatsioon *L. hispidus* juurtes oli oluliselt suurem kui liigil *P. lanceolata* ($p < 0.001$, TukeyHSD) või *P. vulgaris* ($p = 0.056$, TukeyHSD). Konkurents suurendas üldkolonisatsiooni ($p = 0.037$), lisaks esines koosmõju taimeliigi ning mulla vahel ($p = 0.0093$, Tabel 4).

Analüüsides eri seenstruktuuridega (arbuskulid, vesiikulid) osutus samuti oluliseks liigi peamõju, olulist erinevust kolonisatsioonis erinevat päritolu inokulumide vahel ei ilmnenud (Tabel 4).

Üldkolonisatsioon korreleerus negatiivselt võsu ($r = -0.35$, $p = 0.051$), juure ($r = -0.27$, $p = 0.0395$) ning kogu biomassiga ($r = -0.30$, $p = 0.0188$).

Tabel 3. Hüüfide, arbuskulite, vesiikulite ning hüüfikeerude keskmine kolonisatsiooniprotsent (\pm SE). Kõigist töötlustest uuriti 5 taimeisendit.

Liik	Muld	Konkurents	Hüüfid (%)	Arbuskulid (%)	Vesiikulid (%)	Hüüfikeerud (%)
<i>Leontodon hispidus</i>	Alvar	Ei	88.5 \pm 2.6	56.0 \pm 4.6	4.6 \pm 3.5	4.3 \pm 1.8
		Jah	89.5 \pm 2.0	49.7 \pm 5.1	1.2 \pm 0.7	2.0 \pm 0.8
	Mets	Ei	88.8 \pm 3.5	58.4 \pm 6.8	1.0 \pm 0.7	1.0 \pm 0.3
		Jah	91.7 \pm 2.8	50.0 \pm 4.5	5.8 \pm 2.5	1.7 \pm 0.7
<i>Plantago lanceolata</i>	Alvar	Ei	62.3 \pm 9.4	10.7 \pm 2.5	4.3 \pm 2.5	0.8 \pm 0.3
		Jah	73.3 \pm 6.3	22.2 \pm 8.2	3.8 \pm 1.6	0.5 \pm 0.3
	Mets	Ei	77.4 \pm 8.5	27.8 \pm 9.1	5.5 \pm 1.7	0.2 \pm 0.2
		Jah	84.5 \pm 2.2	33.7 \pm 6.8	8.0 \pm 1.8	1.3 \pm 0.8
<i>Prunella vulgaris</i>	Alvar	Ei	87.2 \pm 2.9	37.0 \pm 3.1	15.5 \pm 4.7	0.5 \pm 0.5
		Jah	85.8 \pm 3.9	40.3 \pm 6.4	5.8 \pm 1.9	0.7 \pm 0.3
	Mets	Ei	63.0 \pm 4.9	18.3 \pm 3.3	3.3 \pm 1.8	0.5 \pm 0.3
		Jah	86.7 \pm 3.6	48.2 \pm 6.1	6.5 \pm 2.7	0.5 \pm 0.3

Tabel 4. Taimeliigi (kolm taset: *L. hispidus*, *P. lanceolata*, *P.vulgaris*), AM seenekoosluse päritolu (kaks taset: alvar ja mets) ning konkurentsi (kaks taset: konkurents ei ole ja konkurents on) mõjud üldkolonisatsioonile ning vesiikulite ja arbuskulite kolonisatsioonile. Analüüsi läbiviimiseks kasutati kolmefaktorilist dispersioonanalüüsi.

	df	Üldkolonisatsioon		Arbuskulite kolonisatsioon		Vesiikulite kolonisatsioon	
		F	p	F	p	F	p
Liik	2;48	7.7611	0.0012	25.274	< 0.001	3.678	0.0326
Muld	1;48	0.0979	0.7557	1.052	0.3102	0.392	0.5345
Konkurents	1;48	4.6283	0.0365	2.498	0.1205	0.151	0.6995
Liik*Muld	2;48	5.1647	0.0093	2.441	0.0979	3.295	0.0456
Liik*Konkurents	2;48	0.7839	0.4624	4.450	0.0169	0.967	0.3876
Muld*Konkurents	1;48	1.1496	0.2890	0.711	0.4034	8.319	0.0059
Liik*Muld*Konkurents	2;48	1.5094	0.2313	2.126	0.1304	1.052	0.3573

5 ARUTELU

Läbiviidud katse tulemusena saadi kinnitust eelnevalt püstitatud hüpoteesile, et mükoriissel sümbioosil on positiivne mõju taimede kasvuparameetritele konkurentsetes tingimustes. Kõik fokaalliigid reageerisid positiivselt mükoriissele kolonisatsioonile ning nii alvari- kui metsapäritolu seenekooslus suurendas taimede biomassi, võrreldes steriilse kontrolltöötusega. Üksi kasvades olid mõlemad seenekooslused taimedele samavõrd kasulikud. Rohumaa ja metsa seente erinev mõju taimede kasvule ilmnes aga konkurentsetes tingimustes, sealhulgas alvari seenekooslusel oli taimede biomassiparameetritele soodustavam mõju kui metsa seenekooslusel.

Mitmetes uurimustes on näidatud AM seenekoosluste varieeruvus nii mööda maakasutuse gradienti (Uibopuu et al. 2009, Moora et al. 2014, Neuenkamp et al. 2014) kui ka näiteks erinevalt majandatud metsades (Davison et al. 2011). Lisaks on leitud, et eri ökosüsteemidest pärit seenekooslustel on erinev mõju taimede kasvule ning esinemisele (Moora et al. 2004, Uibopuu et al. 2009, 2012, Williams et al. 2011). Neuenkamp et al. (2014) registreerisid suurema AM seente liigirikkuse Hanila looniidult kui loomännikust. Antud potikatses näidati, et alvarimulla mitmekesisemal seenekooslusel on positiivsem mõju fokaaltaimede kasvuparameetritele kui liigivaesemal metsa seenekooslusel, kuid see mõju avaldub ennekõike konkurentsetes tingimustes. Seenpartnerite olemasolu osutub määravaks just piiratud ressursside tingimustes, kus tõhusam toitainetega varustus tagab kiirema kasvu ning omakorda parema konkurentsivõime.

AM seente mitmekesisuse soodustavat mõju taimedevahelisele konkurentsile on täheldatud korduvalt (van der Heijden et al. 1998, Facelli et al. 2010, Wagg et al. 2011a, 2011b) ning sageli sõltub konkurentsile tulemus just konkreetsetest seenetaksonitest (van der Heijden et al. 2003, Scheublin et al. 2007). Läbiviidud eksperimendi tulemustest võib järeldada, et alvarimullas oli fokaaltaimede jaoks sobivam ja kasvu enam soodustavam valik seenpartnereid. Erinevusi töötluste vahel üritati ühtlustada mikroobilahusega, mida lisati igasse töötlusesse (Koide ja Li 1989). Kuigi ei ole võimalik täielikult välistada, et kasvusubstraadid ei erinenud muude mulla mikroorganismide (nt nematoodid) osas, võib eeldada, et vaadeldud erinevused taimede biomassis olid põhjustatud erinevustest eelkõige eri

päritolu AM seenekoosluste vahel. Lisaks ei erinenud fokaalliikide AM seentega koloniseeritus alvari- ning metsamullal kasvades.

Alvari AM seenekoosluse abistav mõju konkurentsis oli märgatav kõigi fokaalliikide puhul, selle statistiline olulisus biomassiparameetritele ilmnes aga liikide *L. hispidus* ning *P. vulgaris*, kuid mitte *P. lanceolata* puhul. *P. lanceolata* kasvuvastust eri päritolu AM seenekooslusele on hinnatud varemgi. Uibopuu et al. (2012) leidsid, et *P. lanceolata* biomass ei erinenud suktsessiooniliselt noore ning vana metsa ökosüsteemi seenekooslusega kasvades. Ka antud katses ei erinenud *P. lanceolata* biomass alvari ning metsa päritolu AM seentega töötlustes, kuigi kasvas oluliselt kehvemini mükoriisete sümbiontideta. Võib arvata, et *P. lanceolata* näol on tegemist generalistliku taimeliigiga, kes suudab luua toimiva ühenduse laia valiku seensümbiontidega nii üksi kui konkurendiga kasvades. Seevastu *P. vulgaris* ja *L. hispidus*, kes kasvasid ühtviisi hästi üksi nii alvari- kui metsamulla seentega, said konkurentsetes oludes just alvari päritolu seenekooslusest rohkem kasu. Kas taimede kasvu edendas enim taimedele omaste tõhusate seenetaksonite esinemine alvarimullas või hoopis mitmeliigilise seente koosseisu komplementaarne mõju, on molekulaarselt seenetaksoneid määramata võimatu öelda. Tuginedes aga Neuenkamp et al. (2014) tulemustele, milles näidati, et antud kasvukohad erinevad nii AM seente liigirikkuselt kui kompositsioonilt, võib arvata, et alvari seenekoosluse soodustav mõju tulenes just seenpartnerite laiemast valikust ning paremast kvaliteedist.

Metsa ökosüsteemi AM seenekooslusi vaesustavat mõju on kirjeldatud mitmes uurimuses (Becklin et al. 2011, Moora et al. 2014, Gazol et al. 2016). AM seenekooslus Lõuna-Aafrika männiistanduses oli tunduvalt liigivaesem kui looduslikes kasvukohtades (Gazol et al. 2016). Samuti registreeriti väiksem seente mitmekesisus kuuseistandusest ja põlismetsast kui rohu- või põllumaalt (Moora et al. 2014). Seda mustrit on üritatud selgitada mitmeti. Moora et al. (2014) täheldasid, et metsa kasvukohas oli mulla pindmise kihi pH madalam kui nn avatud kasvukohas. Tõepoolest, okaspuude varis hapestab mulda ning toitainete kättesaadavus keskkonnas väheneb. Lisaks võib happeline varis pärssida seemnete idanemist ja kasvu ning seeläbi suruda alla AM moodustavaid taimi alustaimestik. On näidatud, et AM seente liigirikkusele võivad ebasoodsat mõju avaldada ka konkureerivad suhted okaspuudel ektomükoriisat moodustavate seentega (Becklin et al. 2012).

Potikatse tulemused toetavad mitmete autorite arvamust, et AM seentel on liikide vahelisele konkurentstile soodustav mõju (Moora ja Zobel 2010). Kuna enamuse Euroopa lubjarikka rohumaa liike on arbuskulaarmükoriisid (van der Heijden 2002), siis oli ka antud eksperimendi eesmärk uurida AM seente mõju mükoriisast sõltuvatele fokaaltaimedele. Tõepoolest, kõik taimeliigid kasvasid oluliselt kehvemini mittemükoriisettes töötlustes ning

eriti tundlik seensümbiondi puudumisele oli *P. vulgaris*, kellest suri steriilsetes töötlustes enamuse juba kaheksandal kasvunädalal. Erinevalt teistest fokaalliikidest oli *P. lanceolata* võimeline kasvama steriilsetes oludes üksi. Konkurendiga koos kasvades vähenes aga taime biomass 27 korda, illustreerides seensümbiontide abi puudumise olulisust konkurentsetes tingimustes. *P. lanceolata* ebaedu põhjuseks mittemükoriissetes tingimustes konkureerides võib pidada ka konkurendi *F. rubra* väiksemat mükoriisust. Kuigi antud eksperimendi eesmärk oli uurida fokaalliikide konkurentset vastust, annab *F. rubra* suurim biomass steriilsel mullal alust arvata, et konkurentliik oli fokaalliikidega võrreldes mükoriisast vähem sõltuv. Perekond *Festuca* liike peetaksegi fakultatiivselt mükoriisseks (Wilson ja Hartnett 1998). Näiteks oli *Festuca ovina* biomass samuti suurim steriilses töötlustes kui ühe seenega või 4 seenetaksoniga kombineeritult kasvades (van der Heijden et al. 2006). Kõrrelistel on tugevalt harunenud narmasjuurestik, mis tagab tõhusama toitainetega varustatuse ning omakorda väiksema vajaduse seente abile. Arvatakse, et just mükoriisse sõltuvuse ulatus määrab taimeliigi edukuse konkrentsis (Wilson ja Hartnett 1998, van der Heijden et al. 2002, Urcelay ja Díaz 2003, Scheublin et al. 2007, Sabais et al. 2012, Lin et al. 2015). Võib arvata, et steriilsel mullal ei suutnud fokaaltaimed seensümbiondi puudumisele vähem tundliku konkurendiga võistelda. Mükoriissetes töötlustes osutus määravaks aga fokaalliikide mükoriisus ning seente abil olid taimed suutelised konkrentsis kasvama.

Seensümbiontide abistavat mõju taimede konkurentssuhetele ilmestab ka fokaalliikide üldkolonisatsiooni suurenemine konkurentsetes tingimustes. Varasemates töödes on täheldatud nii taimejuurte koloniseerituse vähenemine taimede tiheduse suurenemisel (Koide ja Dickie 2002, Schroeder ja Janos 2004, Sabais et al. 2012) kui ka vastupidine trend (Baird et al. 2010). Arvatakse, et konkurentsetes tingimustes võib seente ülalpidamine osutada kulukaks, sest süsinikühendid suunatakse pigem maapealsesse biomassi ning kolonisatsioon väheneb. Tõenäoliselt osutus meie katses määravaks ennekõike konkrents toitainete pärast ning limiteeritud ressursside tingimustes ületas seentest saadav tulu nende ülalpidamiseks mineva kulu.

On selge, et taimedevahelise konkrentsi tulemus ei sõltu vaid taimeliikide võimest haarata ressursse ning konkureerida toitainete nimel, vaid ka seensümbiontidest, kes nende juurtes elavad. Enamus eksperimente, milles on uuritud erinevate AM seente mõju taimede koeksisteerimisele, on läbi viidud laboris kergesti kultiveeritavate seentega. Need esindavad aga vaid piiratud arvu looduses esinevatest seentest ning lausa 60% keskkonnast molekulaarselt määratud AM seentest ei kattu kultuuri viidud AM seentega (van der Heijden et al. 2008). Kuigi vähehaaval on suurenenud eksperimentide arv, milles on hinnatud looduslike seenekoosluste mõju taimede kasvule (Moora et al. 2004, Uibopuu et al. 2009,

2012), ei ole neis arvesse võetud aga taimede vahelist konkurentsi (va Williams et al. 2011), mida peetakse üheks olulisemaks taimede kasvu ning levikut piiravaks teguriks (Gurevitch et al. 2006). Antud potikatses ilmnes alvari päritolu seenekoosluse positiivsem mõju taimede biomassile just konkurentsetes tingimustes, mis ilmestab hästi taimedevaheliste suhete arvessevõtmise olulisust. Kahtlemata annaks fokaallikide juurtes esinevate AM seente molekulaarne analüüs veelgi täpsema ülevaate seenekoosluste vahelisest taksonoomilisest ja funktsionaalsest erinevusest.

KOKKUVÕTE

Arbuskulaarset mükoriisat (AM) peetakse vanimaks ning levinuimaks mükoriisatüübiks maismaataimedel. AM seened parandavad taimede toitainetega varustatust ning võivad seeläbi mõjutada taimede kasvu ning taimedevahelisi suhteid. Aina enam koguneb tõendeid, et AM seenekooslused varieeruvad nii ajas kui ruumis ning erinevatest ökosüsteemidest pärit AM seenekooslustel võib olla erinev mõju taimede kasvule. Eelnevas uurimuses näidati, et erinevalt majandatavatest ökosüsteemidest - lubjarikkalt rohumaalt ning metsast - pärit AM seenekooslused erinesid nii mitmekesisuselt kui kompositsioonilt, sealhulgas rohumaalt registreeriti suurem AM seente liigirikkus. Kuidas reageerivad aga taimed eri päritolu AM seenekooslustele mööda antud gradienti, on veel teadmata.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli välja selgitada alvari ning metsa päritolu AM seenekoosluste mõju taimede kasvule ning nende vahelistele konkurentssuhetele. Selleks viidi läbi faktoriaalne potikatse, kus kasvatati kolme arbuskulaarmükoriisset taimeliiki alvari- ja metsamulla seentega üksi ning koos konkurendiga.

Katse kinnitas algset hüpoteesi, et AM seentel on positiivne mõju taimede kasvule konkurentsetes tingimustes. Veelgi enam, eri päritolu AM seenekooslustel oli erinev mõju taimede kasvuvastusele ning alvari päritolu seenekooslus suurendas taimede biomassi enam kui metsa päritolu seenekooslus. Võib arvata, et alvari seenekoosluse soodustavam mõju tulenes alvarimullas esinevate seenpartnerite laiemast ning sobivamast valikust. Alvari seente taimede kasvu edendav mõju ilmnis aga ennekõike konkurentsetes tingimustes. Mutualistlikuma seenekoosluse olemasolu võib osutada määravaks just piiratud ressursside tingimustes, kus tõhusam toitainetega varustatus tagab kiirema kasvu ning omakorda parema konkurentsivõime.

Katse tulemused näitavad, et eri päritolu AM seenekooslustel on oluline mõju taimede kasvule ning konkurentssuhetele. Lisaks illustreerivad tulemused vajadust võtta arvesse ka taimede vahelist konkurentsi, kui soovime hinnata AM seente mõju taimekoosluse struktuurile. Mõistes AM seente rolli taimede vaheliste suhete vahendajana võimaldaks meil omakorda ennustada paremini taimekoosluste tundlikkust ning vastupidavust inimtekkelistele muutustele.

SUMMARY

The effect of AMF communities of different origin on plant competitive interactions

Arbuscular mycorrhiza (AM) is the ancestral and most common type of mycorrhiza in terrestrial plants. AMF improve plant nutrition and may therefore influence plant growth and plant interactions. There is accumulating knowledge that AM fungal communities vary in space and time and AMF originating from different ecosystems may have different effect on plant growth. In previous study it was shown that AMF communities originating from differently managed ecosystems - calcareous grassland and forest - differed in fungal diversity and composition and higher AM fungal richness was detected in grassland. How do plants respond to AMF communities of different origin along this gradient is still, however, unknown.

The aim of this theses was to determine whether AM fungal communities originating from calcareous grassland and forest have a different effect on plant growth and competitive interactions between plants. We conducted a factorial pot experiment in which we grew three mycorrhizal plant species on soil inoculum originating from calcareous grassland and forest in the presence and absence of competitor species.

The greenhouse experiment confirmed our initial hypotheses that AMF have a positive effect on plant growth in competition. Furthermore, AM fungal communities of different origin exhibited different effect on plant growth and grassland inoculum caused a bigger increase in plant biomass than inoculum from forest. It is likely that the more pronounced effect of AMF community originating from grassland was due to the presence of a broader range of more beneficial fungal partners in grassland soil. Moreover, the positive plant growth effect of grassland AMF became apparent in competition. The presence of more mutualistic AM fungal community may become essential in limited resources, as better nutrition leads to bigger growth and greater competitive ability.

This study indicates that AMF communities originating from different ecosystems have an important effect on plant growth and competition. These results also highlight the need to take plant competitive interactions into account when estimating the impact of AMF

on plant community structure. Understanding the role of AMF in regulating plant interactions helps us thereby to better predict the resistance and susceptibility of natural communities to human-induced changes.

TÄNUAVALDUSED

Tuhat tänu oma juhendajale Mari Moorale põneva teema, kannatliku meele, väärtuslike nõuannete ning toetavate sõnade eest. Ülle Saks, Maret Gerz, Lena Neuenkamp ja Teele Jairus – suur aitäh, et aitasite nõu ning jõuga!

KASUTATUD KIRJANDUS

- Ayres RL, Gange AC, Aplin DM. 2006. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and intraspecific competition affect size, and size inequality, of *Plantago lanceolata* L. *Journal of Ecology* 94: 285–294.
- Baird JM, Walley FL, Shirtliffe SJ. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi colonization and phosphorus nutrition in organic field pea and lentil. *Mycorrhiza* 20: 541–549.
- Becklin KM, Pallo ML, Galen C. 2012. Willows indirectly reduce arbuscular mycorrhizal fungal colonization in understory communities. *Journal of Ecology* 100: 343–351.
- Bever JD. 2002. Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 269: 2595–2601.
- 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, Schultz PA, Pringle A, Morton JB. 2001. Arbuscular Mycorrhizal Fungi: More Diverse than Meets the Eye, and the Ecological Tale of Why The high diversity of ecologically distinct species of arbuscular mycorrhizal fungi within a single community has broad implications for plant ecology. *BioScience* 51: 923–931.
- Brundrett MC. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* 320: 37–77.
- Davison J, Öpik M, Daniell TJ, Moora M, Zobel M. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in plant roots are not random assemblages. *FEMS Microbiology Ecology* 78: 103–115.

- Davison J, Öpik M, Zobel M, Vasar M, Metsis M, Moora M. 2012. Communities of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Detected in Forest Soil Are Spatially Heterogeneous but Do Not Vary throughout the Growing Season. *PLoS ONE* 7: e41938.
- Facelli E, Smith SE, Facelli JM, Christophersen HM, Andrew Smith F. 2010. Underground friends or enemies: model plants help to unravel direct and indirect effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant competition. *New Phytologist* 185: 1050–1061.
- Gazol A, Zobel M, Cantero JJ, Davison J, Esler KJ, Jairus T, Öpik M, Vasar M, Moora M. 2016. Impact of alien pines on local arbuscular mycorrhizal fungal communities – evidence from two continents. *FEMS Microbiology Ecology*. Advance Access.
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA. 2006. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Sunderland. pp. 225-256.
- 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 and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80: 1187–1195.
- van der Heijden MGA. 2002. Arbuscular Mycorrhizal Fungi as a Determinant of Plant Diversity: in Search of Underlying Mechanisms and General Principles. In: van der Heijden MGA, Sanders IR (Ed.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 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, Bardgett RD, Van Straalen NM. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296–310.
- van der Heijden MGA, Horton TR. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1139–1150.

- 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, Martin FM, Selosse M-A, Sanders IR. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* 205: 1406–1423.
- 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.
- van der Heijden MGA, Wiemken A, Sanders IR. 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist* 157: 569–578.
- Koide RT, Dickie IA. 2002. Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant and Soil* 244: 307–317.
- Koide RT, Li M. 1989. Appropriate controls for vesicular–arbuscular mycorrhiza research. *New Phytologist* 111: 35–44.
- Koske RE, Gemma JN. 1989. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological Research* 92: 486–488.
- Lin G, McCormack ML, Guo D. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungal effects on plant competition and community structure. *Journal of Ecology* 103: 1224–1232.
- McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 115: 495–501.
- Merrild MP, Ambus P, Rosendahl S, Jakobsen I. 2013. Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants. *New Phytologist* 200: 229–240.

- Moora M, Davison J, Öpik M, Metsis M, Saks Ü, Jairus T, Vasar M, Zobel M. 2014. Anthropogenic land use shapes the composition and phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology* 90: 609–621.
- Moora M, Öpik M, Sen R, Zobel M. 2004. Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology* 18: 554–562.
- 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. 2010. Arbuscular Mycorrhizae and Plant–Plant Interactions. Impact of Invisible World on Visible Patterns. In: F.I. Pugnaire (Ed.), *Positive Plant Interactions and Community Dynamics*. London: CRC Press. pp. 79–98.
- Neuenkamp et al. 2014. Response of soil AMF diversity to land use change in a grassland ecosystem. First Global Soil Biodiversity Conference – Assessing soil biodiversity and its role for ecosystem services. p. 02.12-05.12. Dijon, France.
- Paal J. 1997. Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon. Tallinn: Keskkonnaministeeriumi Info-ja Tehnokeskus. pp. 34-38, 81-85.
- 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.
- Pietikäinen A, Kytöviita M-M. 2007. Defoliation changes mycorrhizal benefit and competitive interactions between seedlings and adult plants. *Journal of Ecology* 95: 639–647.
- Ronsheim ML, Anderson SE. 2001. Population-level specificity in the plant-mycorrhizae association alters intraspecific interactions among neighboring plants. *Oecologia* 128: 77–84.
- Sabais ACW, Eisenhauer N, König S, Renker C, Buscot F, Scheu S. 2012. Soil organisms shape the competition between grassland plant species. *Oecologia* 170: 1021–1032.

- Saks Ü, Davison J, Öpik M, Vasar M, Moora M, Zobel M. 2013. Root-colonizing and soil-borne communities of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate forest understorey. *Botany* 92: 277–285.
- Scheublin TR, Van Logtestijn RSP, Van Der Heijden MGA. 2007. Presence and identity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species. *Journal of Ecology* 95: 631–638.
- Schroeder MS, Janos DP. 2004. Plant growth, phosphorus nutrition, and root morphological responses to arbuscular mycorrhizas, phosphorus fertilization, and intraspecific density. *Mycorrhiza* 15: 203–216.
- Selosse M-A, Richard F, He X, Simard SW. 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology & Evolution* 21: 621–628.
- Tilman D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press. pp. 360.
- Uibopuu A, Moora M, Öpik M, Zobel M. 2012. Temperate forest understorey species performance is altered by local arbuscular mycorrhizal fungal communities from stands of different successional stages. *Plant and Soil* 356: 331–339.
- Uibopuu A, Moora M, Saks Ü, Daniell T, Zobel M, Öpik M. 2009. Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest understorey plant species. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 2141–2146.
- Urcelay C, Díaz S. 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6: 388–391.
- Wagg C, Jansa J, Schmid B, van der Heijden MGA. 2011a. Belowground biodiversity effects of plant symbionts support aboveground productivity. *Ecology Letters* 14: 1001–1009.
- Wagg C, Jansa J, Stadler M, Schmid B, van der Heijden MGA. 2011b. Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant–plant competition. *Ecology* 92: 1303–1313.
- Walder F, Niemann H, Natarajan M, Lehmann MF, Boller T, Wiemken A. 2012. Mycorrhizal Networks: Common Goods of Plants Shared under Unequal Terms of Trade. *Plant Physiology* 159: 789–797.

Wang B, Qiu Y-L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299–363.

Williams A, Ridgway HJ, Norton DA. 2011. Growth and competitiveness of the New Zealand tree species *Podocarpus cunninghamii* is reduced by ex-agricultural AMF but enhanced by forest AMF. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 339–345.

Wilson GWT, Hartnett DC. 1998. Interspecific Variation in Plant Responses to Mycorrhizal Colonization in Tallgrass Prairie. *American Journal of Botany* 85: 1732–1738.

Zobel M, Moora M, Haukioja E. 1997. Plant Coexistence in the Interactive Environment: Arbuscular Mycorrhiza Should Not Be out of Mind. *Oikos* 78: 202–208.

Internetileheküljed

Digitaliseeritud Eesti mullastiku kaart (1:5000). 2006-2015. Eesti Maa-amet. [http://xgis.maaamet.ee/xGIS/XGis?app_id=UU38&user_id=at&punkt=473324.7,6498406.7&zoom=1166.81455799995&setlegend=FUU7550=1,SHYBR_ALUS07_24L=1,SALUS_PK_EMK=0,FDALUS_PKVV=1,FDALUS_PK=0&LANG=1]

eElurikkus. Eesti elurikkuse andmebaas. [<http://elurikkus.ut.ee/index.php?lang=est>]

Eesti eFloora. Interaktiivne taimemääraja. [<http://efloora.ut.ee/efloora/e-Floora.html>]

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Eva Lind

(27.09.1990)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Eri päritolu AM seenekoosluste mõju taimede konkurentssuhetele”, mille juhendaja on Mari Moora,

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, 20.05.2016