

Tartu Ülikool  
Ökoloogia ja maateaduste instituut  
Botaanika osakond  
Taimeökoloogia õppetool

Jaak Pärtel

## **Krohmseente globaalne levik ja ohtrus**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse

Juhendajad: kaasprof. Inga Hiiesalu, prof. Martin Zobel, kaasprof. John Davison

Tartu 2025

# Infoleht

## Krohmseente globaalne levik ja ohtrus

Taimede oluliste sümbiontide, arbuskulaarset mükoriisat moodustavate krohmseente globaalset levikut ning ohtrust looduslikes kooslustes on senini vähe uuritud. Bakalaureusetöös koondati olemasolevad teadmised krohmseente biogeograafia kohta. Samuti analüüsiti krohmseente funktsionaalsete ja taksonoomiliste rühmade globaalset levikut ning arutleti erinevate leviku- ja ohtrusemustrite põhjuste üle. Leiti, et laiemalt on levinud juuresisese biomassi ülekaaluga (risofiilsed) ja eostega kultuuri viidavad (ruderaalsed) virtuaaltaksonid (VT-d). Sugukondade vahel üldjuhul erinevused puudusid (v.a *Glomeraceae*, mis oli tihti teistest levinum või ohtram). Mulla- ning juureproovidest määratud seenekoosluste funktsionaalsete rühmade osakaalud erinesid. Tööst järeldub, et krohmseente biogeograafias funktsionaalse mitmekesisusega arvestamine võib näidata seni tundmata mustreid ning väärrib suuremat tähelepanu tulevikus.

Märksõnad: krohmseened, arbuskulaarne mükoriisa, biogeograafia, levik, ohtrus

CERCS koodid ja nimetused: B230 Mikrobioloogia, bakterioloogia, viroloogia, mükoloogia; B270 Taimeökoloogia

## Global distribution and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi

The global distribution and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), important symbionts of plants, have been little studied in natural ecosystems. This BSc thesis summarizes existing knowledge about the biogeography of this fungal group. It also analyses the global distribution of functional and taxonomic groups of AMF and discusses the causes of different distribution and abundance patterns. The most widespread virtual taxa (VTs) were found to be those with predominantly intraradical biomass (rhizophilic) and those that produce spores and can therefore be cultured (ruderal). Generally, no major differences were found between families (except *Glomeraceae*, which was often more widespread or abundant compared to other families). Functional group proportions differed between soil and root samples. The results suggest that considering functional diversity in the study of AMF biogeography may reveal previously unknown patterns and deserves greater attention in the future.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi, arbuscular mycorrhiza, biogeography, distribution, abundance

CERCS codes and names of the fields: B230 Microbiology, bacteriology, virology, mycology; B270 Plant ecology

## Sisukord

Infoleht .....	2
Sissejuhatus .....	5
Kirjanduse ülevaade .....	6
Krohmseened .....	6
Hõimkonna üldisloomustus.....	6
Morfoloogia ning paljunemine .....	6
Taksonoomia .....	7
Arbuskulaarne mükoriisa .....	9
Eluviis .....	10
Olulisus ökosüsteemides .....	11
Maismaaorganismide biogeograafia uurimine .....	13
Leviku ning ohtruse olemus.....	13
Mikroobide ohtruse hindamine .....	13
Krohmseente levik ja ohtrus .....	14
Materjal ja metoodika.....	16
Andmestik.....	16
Analüüsimeetodid.....	17
Tulemused .....	19
Mullaproovid .....	19
Kohalik suhteline ohtrus .....	19
Globaalne levikusagedus .....	20
Globaalne ohtrus .....	21
Juureproovid .....	22
Kohalik suhteline ohtrus .....	22
Globaalne levikusagedus .....	23
Globaalne ohtrus .....	24

Arutelu.....	26
Tulemuste analüüs .....	26
Funktsionaalsete ning taksonoomiliste rühmade mõju ohtrusele .....	27
Kohalik ja globaalne ohtrus .....	28
Proovitüübi mõju .....	28
Perspektiivid .....	29
Kokkuvõte .....	30
Summary .....	31
Tänu sõnad .....	32
Kasutatud kirjandus.....	33
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.....	42

## Sissejuhatus

Krohmseened (hõimkond *Glomeromycota*) moodustavad arbuskulaarset mükoriisat enamikuga maismaataimedest (Brundrett & Tedersoo, 2018), panustades taimede vee ja mineraalainete omastamise ja kaitsesse patogeenide vastu (Smith & Read, 2010). Krohmseened panustavad mulla funktsionaalsesse mitmekesisusse (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016) ning on üks tähtsamaid mullaelustiku rühmasid (Vahter & Nõges, 2017). Arbuskulaarne mükoriisa mõjutab taimede konkurentsisuhteid (Lin *et al.*, 2015) ning seeläbi taimekoosluste struktuuri ning dünaamikat (Davison *et al.*, 2020).

Seniajani on krohmseente taksonite ohtrusest ning kooslustest teada suhteliselt vähe (Bouffaud *et al.*, 2016; Davison *et al.*, 2020) ning globaalselt kogutud krohmseente andmestike põhjal on avaldatud vaid üksikuid töid (Davison *et al.*, 2015; Lutz *et al.*, 2025; Větrovský *et al.*, 2023), kuid need on keskendunud mitmekesisusele, mitte funktsionaalsetele rühmadele ning elukäigustrateegiale. Hiljuti on krohmseente ökoloogiat uuritud ka keskkonnatingimustest tuletatavate nišiparameetrite alusel (Davison *et al.*, 2021), mis annab edaspidiseks võimaluse ühildada biogeograafilise töö tulemused niširuumi uuringutega.

Käesoleva bakalaureusetöö kirjanduse ülevaate eesmärk on iseloomustada olemasolevaid teadmisi krohmseente ning ka teiste mikroorganismide üldise leviku ja ohtruse kohta. Esitatakse süntees praegustest arusaamadest krohmseente taksonoomia ning ökoloogia osas ning seente molekulaarsel määramisel põhineva ohtruse ja leviku uurimistest.

Töö empiirilise osa eesmärk on kirjeldada krohmseente funktsionaalsete ja taksonoomiliste rühmade arvukuse- ja levikumustreid maailmas. Empiirilises osas kasutati üle maailma kogutud mulla- ja juureproovide molekulaarset andmestikku, mille abil uuriti seoseid krohmseente liikide levikusageduse, kohaliku ohtruse ning liigiomaste ökoloogiliste parameetrite vahel. Konkreetseks eesmärgiks oli uurida, kuidas krohmseente taksonoomiliste ja funktsionaalsete rühmade ohtrus varieerub globaalsel skaalal ja kuidas proovitüüp (juur või muld) seda mõjutab.

Bakalaureusetöös püstitati järgnevad uurimisküsimused: 1) kas krohmseente funktsionaalsed ja taksonoomilised rühmad erinevad üksteisest ohtruse ja leviku poolest; 2) millised on krohmseente ohtruse ja leviku mustrid lokaalsel ja globaalsel skaalal; ning 3) kuidas erinevad krohmseente ohtruse ja leviku mustrid mulla- ning juureproovide vahel?

# Kirjanduse ülevaade

## Krohmseened

### Hõimkonna üldiseloostus

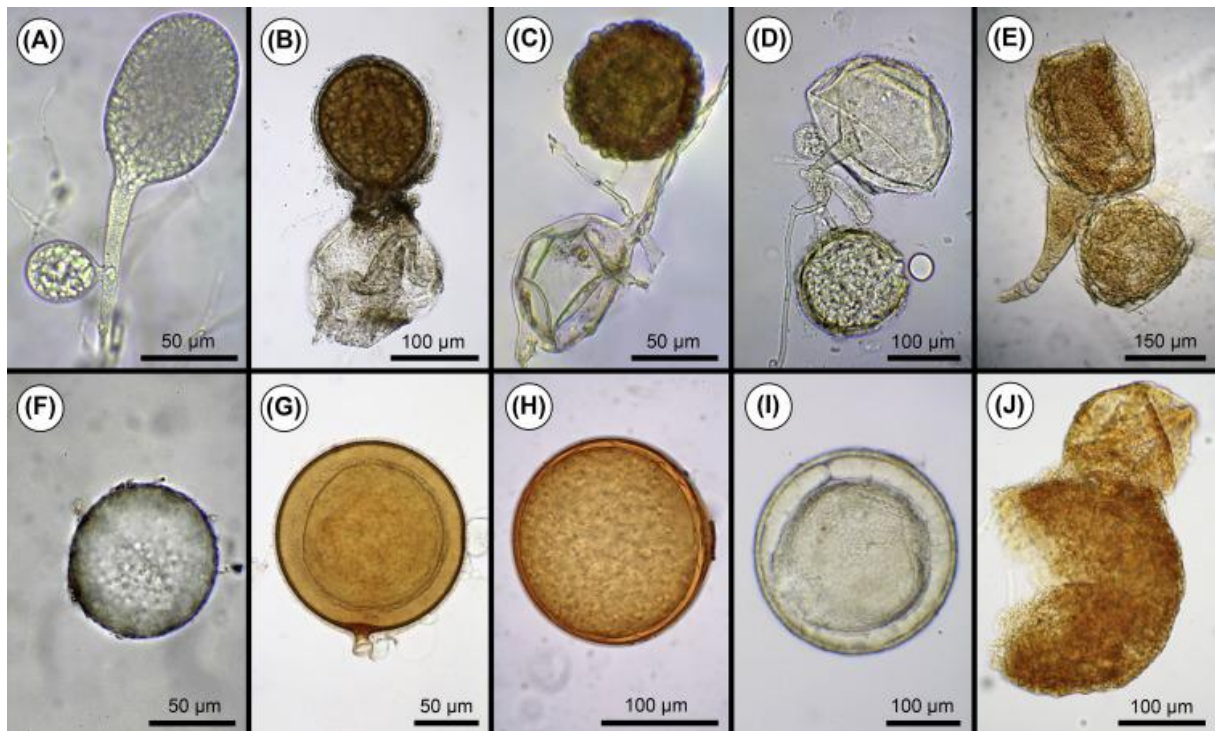
Krohmseened (*Glomeromycota* C. Walker & A. Schüßler) on monofüleetiline hõimkond seeneriigi (*Fungi* R.T. Moore) alamriigis *Mucoromyceta* (Tedersoo, Sánchez-Ramírez, Kõljalg, Bahram, Döring, Schigel, T. May, M. Ryberg & Abarenkov). Uuema taksonoomia kohaselt paigutuvad krohmseened alamhõimkonda *Glomeromycotina* (C. Walker & A. Schüßler) Spatafora & Stajich). Kruhm või krohm tähendab võru murdes põõsast (Eesti Keele Instituut, 1994) ning viitab seenerühma iseloomulikele arbuskulitele (K. Pärtel, isiklik suhtlus, 01.11.2024). Krohmseente eestikeelne termin pärineb Eesti mükoloogiaühingult (*Ibid.*).

Krohmseened moodustavad arbuskulaarset mükoriisat enamikuga maismaataimedest (Smith & Read, 2010; Brundrett & Tedersoo, 2018), sealhulgas nii sammalde, sooneostaimede, paljasseemnetaimede kui ka katteseemnetaimedega (Johnson & Gehring, 2007). Krohmseente sümbioosi taimedega peetakse oluliseks faktoriks taimede maismaa koloniseerimisel ning mükoriisasuheteks vajalikke geene on leitud maismaataimede ühisest eellasest alates (B. Wang *et al.*, 2010). Taimede endosümbioosi arengus osalevad SYM geenid (ingl *common SYM genes*) (Carbonnel & Gutjahr, 2014) on evolutsiooniliselt konserveerunud ning esinevad ka tänapäevastes taimedes, välja arvatud rohevetiktaimedel (Bonfante & Genre, 2010). Antud seenehõimkonna vanuseks on vähemalt 460 miljonit aastat, millele viitavad fossiilid krohmseente eostest ja hüüfidest (Redecker *et al.*, 2000).

### Morfoloogia ning paljunemine

Krohmseened moodustavad mulda hüüfe ning juurtesse hüüfe, vesiikuleid ning arbuskuleid (Smith & Read, 2008), mõned liigid toodavad levimiseks eoseid, samuti levivad krohmseened hüüfitükkide või juurelõikudega (Camargo-Ricalde, 2002). Krohmseente hüüfid on rakuvaheseinteta ning ühe hüüfi tsütoplasmas esineb sadu kuni tuhandeid tuumi (Rosendahl, 2008). Vesiikulid moodustatakse juuresiseselt ning need organid on varuainete ladustamiseks kui ka paljunemiseks (Smith & Read, 2008). Krohmseente eosed on mittesugulised ja teiste seenerühmadega võrreldes suhteliselt suure diameetriga (Walker, 2013), mis võib võrreldes teiste seenerühmadega olla levikut piiravaks teguriks (Chaudhary *et al.*, 2020). Morfoloogilised eristustunnused taksonite vahel on eoste kuju ning värvus (Susila *et al.*, 2022), eose kesta tekstuur ja hüüfide kinnitumise morfoloogia (Dodd *et al.*, 1996; joonis 1). Eosed on

krohmseente ainsad struktuurid, mida annab teatud kindlusega liigi tasemeni määrata (Smith & Read, 2008).



Joonis 1. Sugukonna *Acaulosporaceae* liikide mitmekesise morfoloogiaga eosed. (A) *Archaeospora trappei* (B) *Entrophospora* sp. (C) *Acaulospora brasiliensis* (D) *Ambispora fennica* (E) *Otophora bareae* (F) *Archaeospora trappei* (G) *Entrophospora* sp. (H) *Acaulospora* sp. (I) *Ambispora leptoticha* (J) *Peridiospora tatachia/Sacculospora baltica* (Walker *et al.*, 2018)

Kuigi üldiselt peetakse krohmseeni asekuaalselt paljunevate organismide hulka, sest neil puuduvad sugulisele paljunemisele viitavad struktuurid (Mateus *et al.*, 2022), on leitud teatud sugulise paljunemise mehhanismide olemasolu: esineb kümneid meiosisile viitavaid genee (Halary *et al.*, 2011) ning samuti on tõestatud rekombinatsiooni esinemine (Riley & Corradi, 2013). On täheldatud anastomoose idanevatest eostest kasvavate hüüfide vahel, mis viitab võimalikule geneetilise info vahetusele eoste vahel (Croll *et al.*, 2009). Krohmseente ebatavaline paljunemisviis võib olla põhjuseks, miks liigisisene geneetiline varieeruvus on suur (Mathieu *et al.*, 2018), mis omakorda raskendab nende taksonoomia kirjeldamist ning ökoloogia uurimist (Bruns *et al.*, 2018).

### Taksonoomia

Kui varasemalt on seenerühmasid jaotatud morfoloogia järgi, siis tänapäeval põhineb taksonoomia molekulaarsetel andmetel (Oehl *et al.*, 2011). Krohmseente hõimkonda kirjeldati esmakordselt 2001. aastal ribosoomi 18S väikese subühiku rRNA geeni (ingl *ribosomal 18S*

*small sub-unit rRNA gene*, edaspidi lühendatud kui SSU; Öpik *et al.*, 2008) järjestuste põhjal ning see jagab ühiseid eellasi kott- (*Ascomycota*) ning kandseentega (*Basidiomycota*) (Schüßler *et al.*, 2001). Hõimkond jaotatakse neljaks seltsiks: *Glomerales*, *Diversisporales*, *Archaeosporales* ning *Paraglomerales* (Young, 2012). Index Fungorumi taksonoomia järgi on töö koostamise ajal hõimkonnas 16 sugukonda (*Index Fungorum*, 2025). Morfoloogilisi liike ladinakeelse nimega on eri andmetel kirjeldatud 230 (Schüßler & Walker, 2010) või kuni 355 liiki (*amf-phylogeny.com*, *s.a.*).

Krohmseni puhaskultuuris kasvatada on keeruline (Dodd *et al.*, 1996), sest nad kasutavad peremeestaimede rakust saadud süsivesikuid (Bonfante & Genre, 2010). Puhaskultuuri saab krohmseni viia peremeestaimede inokuleerimisel üksikute eostega lõks-kultuuris (ingl *trap-culture*) (Maússe-Sitoe & Dames, 2024). Teine kasutusel olev meetod on juur-kultuur (ingl *hairy root culture*), kus taime (enamasti porgandi) peenjuuri kasvatatakse kontrollitud tingimustes söötmel ning nakatakse eostega (Kokkoris & Hart, 2019).

Liikide puhaskultuuride ning nende referentsjärjestuste puudumise tõttu pole enamikel krohmseente fülogruppidel (ingl *phylogroups*) seost kirjeldatud liiginimega (Rosendahl, 2008). Seetõttu on ühe praktikana kasutatud virtuaaltaksoneid ehk VT-sid („taksonid, mis on piiritletud vaid DNA järjestuste põhiseelt“; Öpik, 2012, lk 96), mis on määratud SSU järjestuste  $\geq 97\%$  sarnasusega (Öpik *et al.*, 2009). Andmebaasis MaarjAM oli 03.11.2024 seisuga 387 erinevat VT-d (Öpik *et al.*, 2010). Samuti kasutatakse krohmseente sekveneerimisel ITS (ingl *internal transcribed spacer*) ning LSU (ribosoomi suure subühiku rRNA geeni) spetsiifilisi järjestusi (Öpik & Davison, 2016), mille alusel moodustatakse operatsioonilisi taksonoomilisi ühikuid (ingl *operational taxonomic unit*, edaspidi lühendatud OTU) (Mõtsla, 2016).

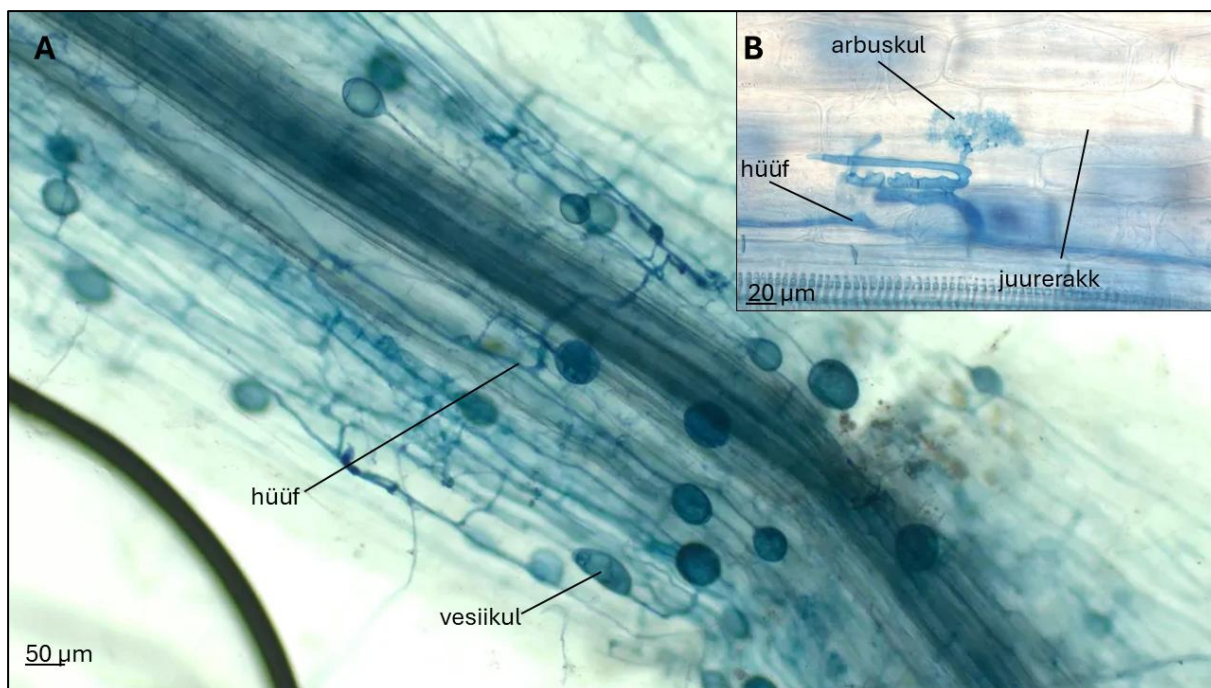
Mõnede teadlaste hinnangul annab kõigi kolme järjestuse kombinatsiooni kasutamine kompromissi ITS-i suure varieeruvuse ning SSU konservatiivsuse vahel (Krüger *et al.*, 2012). Samas tagavad SSU baasil moodustatud VT-d taksonite püsivuse võrreldes OTU-dega ning võimaldavad eri uurimuste tulemusi kergesti võrrelda. ITS markeri baasil on tuvastatud arbuskulaarse mükoriisaga 97% sarnasuse lävega OTU-sid hõimkonnas *Glomeromycota* 8517 ning sarnase mükoriisa struktuuriga hõimkonnas *Mucoromycota* 600 OTU-t (üksikleidud on välja filtreeritud), kuid enamik leitud OTU-dest esines vaid ühes proovis (Lutz *et al.*, 2025). Viimati mainitud töö on üks hiljutisemaid püüdlusi analüüsida ka krohmseente liigisisest mitmekesisust.

### **Arbuskulaarne mükoriisa**

Arbuskulaarne mükoriisa (joonis 2), mis moodustub krohmseente ning taimede vahel, on saanud nimetuse taimerakkudes nähtavate arbuskulite järgi (Piliarová *et al.*, 2019). Põhilised arbuskulaarse mükoriisa osad on taime juur, seeneniidistik ning muud struktuurid juure sees ning juurest väljas paiknev mütseel (Smith & Read, 2010). Sümbioosist tulenev peamine kasu taimele on fosfori efektiivsem omastamine läbi seene hüüfide ning seened saavad selle vastu taimelt süsinikku (Bucher, 2007). Hüüfid on kuni sada korda väiksema diameetriga kui juurekarvad ning pääsevad seega läbi kitsamate pooride ning suurendavad imavat pinda (F. Wang *et al.*, 2022). Krohmseeded lihtsustavad ka vee ning peale fosfori ka ülejäänud mineraaltoitainete omastamist (Clark & Zeto, 2000). Samuti pakuvad sümbiontsed seened taimele suuremat vastupanuvõimet stressoritele (Marro *et al.*, 2022), sealhulgas juurepatogeenidele (Sikes, 2010).

Arbuskulaarse mükoriisa teke algab taimepoolsetest signaalidest, mis mõjutavad seene talitlust ning on edukas, kui seen koloniseerib taime juure. Taime mükoriisasümbiondile suunatud signaalirajas osalevad mulda eritavad taimehormoonid strigolaktoonid (ingl *strigolactones*) (Besserer *et al.*, 2006) ning flavonoidid (Abdel-Lateif *et al.*, 2012), millele seened vastavad *myc*-faktori eritamisega mulda (Oldroyd, 2013).

Krohmseeded koloniseerivad taime peenjuure läbi apressooriumi, struktuuri, mis kinnitub taime epidermisele ning liigub taime epidermi rakkude vahelt läbi (Giovannetti & Citernesi, 1993). Hüüfid kasvavad juures rakkude vahel ning läbi juure rakukesta. Taime rakukesta sisse moodustuvad arbuskulid, põõsasja kujuga struktuurid, läbi mille toimub taim- ja seenpartneri vaheline toitainete ja vee vahetus (Parniske, 2008), suurendades kahe sümbiondi vahelist kontaktpinda (Lewis, 2016). Taime- ning seeneraku vahele moodustub arbuskuli ümber transpordifunktsiooniga periarbuskulaarne membraan, mis on taimeraku membraani jätk (Pumplin & Harrison, 2009). Arbuskulid on olulised, kuid küllaltki lühiealised ajutised struktuurid püsides taimerakus 2–4 päeva pärast arenemist (*Ibid.*).



Joonis 2. Arbuskulaarne mükoriisa läbi mikroskoobi, (A) foto värvitud hariliku nisu (*Triticum aestivum*) juures paiknevatest krohmseente hüüfidest ning vesiikulitest (foto Vahter & Lepmets, 2023); (B) arbuskul juurerakus (foto Tanel Vahter, erakogu), autori kompositsioon ning annotatsioonid

### Eluviis

Krohmseened on obligatsed biotroofid ning vajavad kasvamiseks ning paljunemiseks peremeestaima olemasolu (Parniske, 2008). Ilma peremeestaimeta on krohmseentel võimalik elada vaid mõned nädalad elutsükli aktiivses faasis (Bonfante & Genre, 2010). Krohmseentel esineb teataval määral peremehespetsiifilisust – funktsionaalsetel taimerühmadel on täheldatud omased sümbiontide kooslused (Öpik *et al.*, 2009), kuid on leitud ka krohmseenkoosluste erinevust sarnastel liikidel (Sýkorová *et al.*, 2007).

Krohmseeneliike saab sugukondade tasemel jagada kolmeks funktsionaalseks rühmaks, võttes aluseks biomassi paigutuse (Weber *et al.*, 2019). Edafofiilsed (ingl *edaphophilic*, termin edaafiline tähendab „mullast tingitud, sellesse puutuv, mulla-“; Eesti Keele Instituut, 2012) on sugukonnad, mille põhiline biomassi paigutus on mullasisestes hüüfides; risofiilsed (ingl *rhizophilic*), mille põhiline biomassi paigutus on juuresisestes hüüfides; ning esivanemlikud (ingl *ancestral*), mille biomassi on võrreldes teistega madalam ning ei eelista üht või teist biomassi paigutusviisi (Weber *et al.*, 2019). Sugukonniti jaotuvad funktsionaalsed grupid Weber *et al.* (2019) järgi järgnevalt: risofiilsed on *Glomeraceae*, *Claroideoglomeraceae* ning *Paraglomeraceae*; edafofiilsed on *Gigasporaceae* ja *Diversisporaceae*; ning esivanemlikku rühma kuuluvad *Archaeosporaceae*, *Ambisporaceae*, *Pacisporaceae* ning *Acaulosporaceae*.

Risofiilsete krohmseente üks arvatavaid positiivseid rolle on juurepatogeenide leviku tõkestamine (Sikes *et al.*, 2010), kusjuures on leitud, risofiilsete krohmseente ja seenpatogeenide arvukus juurtes on seotud positiivselt (Weber *et al.*, 2019). Edafofiilsed krohmseened aitavad suure juureväliste hüüfide biomassi abil taimedel kätte saada vett ning toitaineid, eriti kui taimejuured on jämedad ning peenjuured vähearenenud (Sikes *et al.*, 2010). Esivanemlikel krohmseentel on madal hüüfide biomass nii juures kui juurest väljaspool, olles vastupidavad põuatingimustele (Weber *et al.*, 2019). Kuna on leitud, et krohmseente liigirikkuse ja taimede produktiivsuse vahel on positiivne seos (Maherali & Klironomos, 2007), võivad esivanemlikud liigid omada komplementaarsuse mõju, pakkudes taimedele täiendavaid funktsioone lisaks riso- ja edafofiilidele (Weber *et al.*, 2019).

### **Olulisus ökosüsteemides**

Krohmseente olulisus väljendub üldiselt taimekasvu soodustamises nii looduslikes kui ka põllumajanduslikes ökosüsteemides, kuid leidub näiteid ka vastupidistest juhustest (Wilson & Hartnett, 1998). Üks põhilisi seente funktsioone on taime toetamine stressiga hakkamasaamisel (Wahab *et al.*, 2023), sealhulgas põuastressi leevendamine (Augé, 2001). Arbuskulaarne mükoriisa võib panustada oluliselt toitainete omastamisele, eriti mullas väheliikuvat fosfori puhul (Devau *et al.*, 2009). Enamik taimede omastatavast fosforist võib esmalt liikuda läbi arbuskulaarse mükoriisa (Smith *et al.*, 2003). Samuti on leitud, mükoriisaseentel on positiivne mõju taimede võimele osutada vastupanu patogeenidele (Cameron *et al.*, 2013).

Toitainevaestel muldadel on mükoriisestel taimedel konkurentsieelised mittemükoriisest ees, sest nad saavad tänu seenpartnerile vajalikud toitained kätte (Tuomi *et al.*, 2001). On leitud, et mükoriisa aitab taimedel leevendada ka arseenist (Gonzalez-Chavez *et al.*, 2002) või raskmetallidest tulenevat stressi reostatud muldades (Adeyemi *et al.*, 2021).

Krohmseente arvukusega manipuleerivates katsetes on näidatud, et kooskasvavate taimeliikide elurikkus on kõrgem suurema krohmseente mitmekesisuse puhul (Van der Heijden *et al.*, 1998). Samas on krohmseened mõjutatud inimtegevusest: lämmastikväetiste lisamisel mulda on negatiivne mõju juurte mükoriisse kolonisatsiooni määrale (ingl *colonisation rate*), eelkõige vähendades risofiilsete krohmseente ohtrust, kuid edafofiilse rühma krohmseente ohtrus ei muutu olulisel määral (Han *et al.*, 2020).

Krohmseente ohtruse ja elurikkuse toetamine põllumajanduspraktikas võimaldab kasutada vähem pestitsiide ning mineraalväetisi, kasutades seeni bioväetisena (Begum *et al.*, 2019). Krohmseeni on müügil ka põllumajanduslike biostimulantidena, sest enamik põllukultuure on

potentsiaalsed arbuskulaarse mükoriisa peremeestaimed (Chen *et al.*, 2018). Krohmseente inokulaadid on saanud kriitikat, sest ei sisalda kõigi toote nimekirjas olevate liikide eoseid või sisaldavad eoseid liikidelt, mis pole nimekirjas (Vahter *et al.*, 2023), või on probleeme eoste elujõulisusega (Ghorui *et al.*, 2024).

## **Maismaaorganismide biogeograafia uurimine**

### **Leviku ning ohtruse olemus**

Taksoni levik kirjeldab selle isendite esinemist ruumilises ning ajalises mõõtmes (Real *et al.*, 2017). Liikide leviku kvantifitseerimiseks kasutatakse levikumudeleid (ingl *species distribution model, SDM*), mis seovad taksonite esinemise ja ohtruse keskkonnaparametritega ja võimaldavad ennustada keskkonnamuutuste mõju levikule tulevikus (Elith & Leathwick, 2009).

Ohtrus on olemuselt mitmetähenduslik termin, mis võib viidata a) liigi isendite globaalsele arvukusele, b) liigi arvukusele kindlal alal, c) liigi osakaalule võrrelduna teiste liikidega või d) liigi arvukusele proovis (Preston, 1948). Koosluse liikide ohtruse jaotus on histogrammil tüüpiliselt hüperbooli või nõgusa kurvi kujuga, mis näitab, et on vähe ohtralt esinevaid liike ning palju vähese ohtrusega liike (McGill *et al.*, 2007). Traditsiooniliselt on erineva ohtrusega liikide esinemist koosluses kujutatud kahel eraldi viisil, milles esimeses on liikide arvud ohtrusklassides, mis paiknevad graafiku horisontaalteljel, teine variant on kujutada liikide ohtrust vertikaalteljel ning järjestada liigid kahaneva ohtruse järgi (ingl *rank abundance*) (McGill *et al.*, 2007). Varasemalt on *rank abundance*'it kasutatud krohmseente lokaalse skaala töödes (Dumbrell *et al.*, 2010; Egan *et al.*, 2014).

### **Mikroobide ohtruse hindamine**

Mikroobide arvukuse mõõtmiseks kasutatakse isendite loendamise asemel molekulaarseid meetodeid. Mikroorganismide ohtruse hinnanguteks saab kasutada DNA sekveneerimise lugemite arvu, mis on kaudne näitaja tegeliku biomassi ja koosluse struktuuri kohta (Chagnon & Bainard, 2014). Bakterikoosluste puhul saab erinevate funktsionaalsete geenide osakaalud ning ohtrused siduda nendega seostuvate protsessidega mullas (näiteks nitrifikatsioon, ammonifikatsioon, denitrifikatsioon) (Song *et al.*, 2020) ja on leitud, et see näitab funktsiooni mõistes rohkem kui mikroobide elurikkus (Pan *et al.*, 2024).

Samuti on biomassi indikaatorina kasutatud rakuseintes leiduvaid rasvhappeid. Krohmseente-spetsiifiline on rasvhape struktuuriga 16:1 $\omega$ 5 (Olsson, 1999) ja selle puhul on leitud ka seos juurte kolonisatsioonimääraga, mis võiks samuti olla kaudne meetod krohmseente ohtruse hindamiseks (Barceló *et al.*, 2020). Krohmseente puhul on ohtruse näitajana kasutatud ka eoste tihedust mulla massiühiku kohta (Birhane *et al.*, 2021).

## Krohmseente levik ja ohtrus

Krohmseened on geograafiliselt ja ökoloogiliselt laia levikuga ning neid võib leida praktiliselt kõikjal (Stürmer *et al.*, 2018). Krohmseente levik sõltub olulisel määral mulla reaktsioonist (pH) ja kasvukoha aastasest keskmisest temperatuurist (Davison *et al.*, 2021), tähtsat rolli mängivad ka sademed (Hawkes *et al.*, 2011). Suuremahulised uuringud on krohmseente leviku uurimisel keerulised, sest vajavad suurt proovide arvu ja ühtset metoodikat üle kogu maailma (Yang *et al.*, 2012).

Samuti on leitud, et krohmseente levikut määrab peremeestaimede kohalolu, mida omakorda mõjutavad eelnimetatud kliima- ja mullatingimused (Yang *et al.*, 2012). Bueno *et al.* (2017) avaldatud Euroopa regiooni põhise artikli järgi suurenes arbuskulaarset mükoriisat moodustavate taimede osakaal laiuskraadi vähenedes (erandiks mägised alad). Samuti oli soojemates ning aluselisema mullaga tingimustes rohkem obligaatse mükoriisse staatusega taimi, karmimates tingimustes aga rohkem fakultatiivse mükoriissusega taimi (taimed, mis saavad hakkama ka ilma mükoriisat moodustamata) (Bueno *et al.*, 2017). Range peremehe-spetsiifilisus krohmseentel puudub (Öpik *et al.*, 2009), kuid esineb teatavate peremeestaimede eelistamist (Pivato *et al.*, 2007).

Hiljutises avaldatud 654 väliuuringu tulemusi koondanud metaanalüüsis on leitud, et krohmseente liigirikkus ning Shannoni mitmekesisus väheneb laiuskraadi ning mulla kättesaadava fosfori sisalduse kasvuga (Ma *et al.*, 2023). Rohumaaökosüsteemides oli võrreldes põldude, metsakoosluste ning kõrbega võrreldes kõrgem krohmseente liigirikkus (*Ibid.*). Mulla pH suurenedes krohmseente ohtrus kasvas: esines kõrgem juurte kolonisatsiooni määr ning eoste ohtrus (*Ibid.*). Kõiki kontinente ning üle 4000 proovi hõlmanud teadustöös leiti krohmseeni 84% proovialadelt, sealjuures kõrgeima suhtelise krohmseente ohtrusega olid rohumaakooslused, millele järgnesid põllumaad ning põõsastikud, ja kõige väiksem krohmseente ohtrus leiti tundras (Lutz *et al.*, 2025).

Varasemad uuringud on näidanud, et krohmseente liigid on üldiselt globaalse levikuga ning endemism on tänu efektiivsele levikustrategiale äärmiselt madal (Davison *et al.*, 2015). Levitajateks peetakse peamiselt selgrootuid loomi ning õhklevi on ilmselt väiksema tähtsusega (Egan *et al.*, 2014). Samas on leitud, et väiksemate eostega liikidel on õhklevi olulisem ning eoste tunnuste alusel võiks kuni kolmandik krohmseente liikidest õhklevi rakendada (Chaudhary *et al.*, 2020). Mõne liigi puhul on täheldatud inimtegevuse mõju levikule, näiteks on põllumajanduse levik toonud kaasa *Glomus mosseae* levimise (Rosendahl *et al.*, 2009).

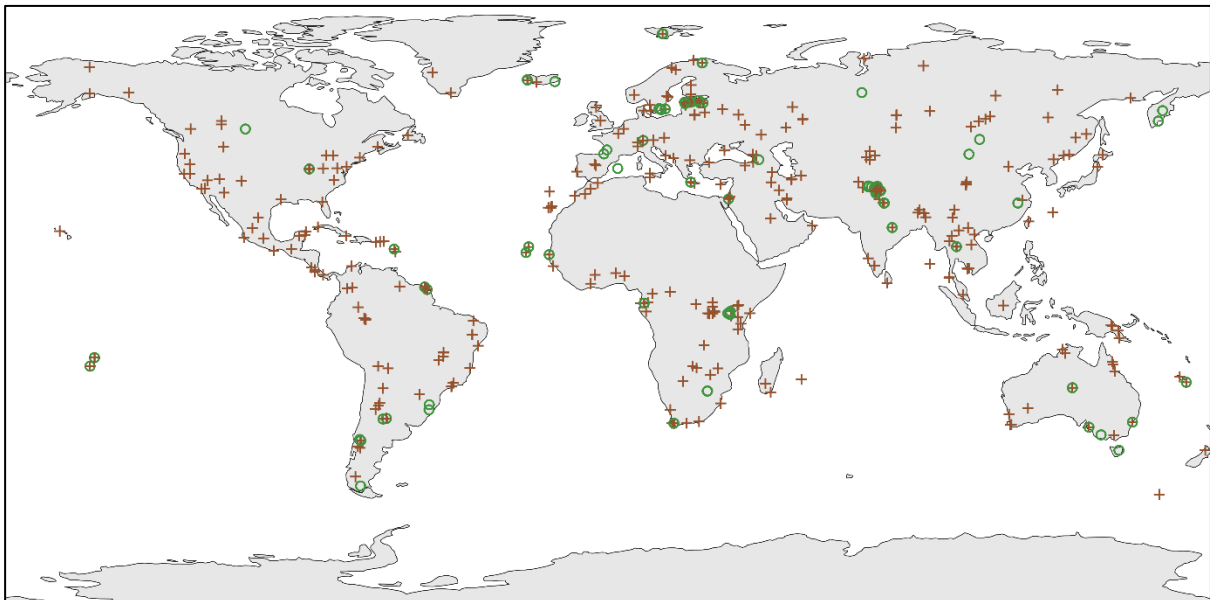
Üle 14 000 DNA sekventsi koondanud metaanalüüsis leiti, et krohmseente kooslused on globaalsel tasemel geograafilise distantse suurenedes aina erinevamad (eukleidiline kaugus suurenes), mis viitab levimispiirangutele kasvukohtade vahel (Kivlin *et al.*, 2011). 18S geeni järjestuste alusel olid eri kontinentide krohmseente kooslused omaette klasterdunud, välja arvatud Austraalia, mille kooslused ei moodustanud eraldi klastrit Lõuna-Ameerika kooslustest (*Ibid.*). Ka kunagiste hiidmandrite koosluste klastreid võrreldes eristuvad Lauraasia ning Gondwana klastrid (*Ibid.*). Samuti leiti suur koosluse voolavus (ingl *turnover*) proovipunktide vahel (*Ibid.*).

# Materjal ja meetodika

## Andmestik

Töö empiiriline osa põhineb andmebaasis EcoBank (*EcoBank avalik liides, s.a.*) leiduvatel krohmseente DNA-proovidel, mis on kogutud Tartu Ülikooli taimeökoloogia töörühma ning partnerite poolt viimase 10 aasta jooksul üle maailma (joonis 3). Neist 1263 on mulla- ning 2214 juureproovid. Mullaproovid koguti mulla ülemisest kihist kuni 20 cm sügavuselt, juureproovid koguti koosluse esinduslikelt taimeliikidelt.

Kõik juureproovid ja 967 mullaproovi sekveneeriti Roche 454 platvormiga, ning 296 mullaproovi Illumina platvormiga. Bioinformaatiline andmetöötlus teostati programmis gDAT (Vasar *et al.*, 2021), Roche 454 platvormi proovide kvaliteedikontroll oli Vasar *et al.* (2017) meetodika järgi ning Illumina platvormi kvaliteedikontroll Vasar *et al.* (2021) järgi. Bakalaureusetöös kasutatud krohmseente taksonoomia põhineb andmebaasil MaarjAM vastavalt ribosoomi väikese subühiku rRNA geeni (SSU rRNA) järjestustel (Öpik *et al.*, 2010), tulemused filtreeriti 97% identsuse ja 95% joonduse pikkuse alusel. Andmestik sisaldas kokku 403 krohmseene VT-d ning veel ilma VT staatusega OTU-t.



Joonis 3. EcoBanki andmestiku proovipunktid üle maailma, pruuni ristiga on märgitud mullaproovid ning roheline ringiga juureproovid. Paljud proovipunktid asuvad üksteisele lähedal ning kattuvad globaalsel kaardil. Kui kaardilt võib tunduda, et rohkem oli mullaproove, siis tegelikkuses olid enamuses juureproovid, kuid mullaproove on kogutud laiemalt üle maailma.

Biomassi paigutusel põhinevad krohmseente funktsionaalsed rühmad (edafofiilsed, risofiilsed ning esivanemlikud) määrati sugukondade tasemel Weber *et al.* (2019) artikli alusel. Mõnede krohmseente taksonite puhul on leitud asekuaalseid eoseid, mida on õnnestunud ka isoleerida ning viia kultuuri (Trejo-Aguilar & Banuelos, 2020). Eoste olemasolu tõenäoliselt soodustab levimist (Camargo-Ricalde, 2002). Taimeökoloogias tähistab ruderaalne elukäigustrateegia ebaproportsionaalselt suurt investeringut levimisvõime parendamisse (Grime, 1977). Seetõttu nimetasid Ohsowski *et al.* (2014) eoseid produtseerivaid AM taksonid ruderaalideks. Ruderaalsete ning mitte-ruderaalsete VT-de eraldamine põhines käesolevas töös andmebaasis MaarjAM esinenud isolaatide alusel.

## **Analüüsimeetodid**

Analüüsiks kasutati vabavara R versiooni 4.4.1 (R Core Team, 2024) RStudio versiooniga 2024.12.0.467 (Posit team, 2024). Andmeanalüüsi hõlbustamiseks kasutati töös ChatGPT (OpenAI, 2024) ning GitHub Copilot tehisaru pistikprogrammi Chen *et al.* (2021) RStudios koodi süntaksivigade parandamisel, koodiridade tegevuse kommenteerimiseks ning juba korduva koodi sünteesil.

Krohmseente fülogeneesipuu koostamiseks sekventside järgi kasutati programmi Beast2 versioon 2.7.6. (Bouckaert *et al.*, 2019) graafilise kasutajaliidesega BEAUti koos programmiga Tracer versioon 1.7. (Rambaut *et al.*, 2018), fülogeneesipuu programmi R importimiseks kasutati paketti ape (Paradis & Schliep, 2019).

Proovide andmestikust filtreeriti edasiseks statistiliseks analüüsiks looduslike koosluste proovid. Mulla- ning juureproovide alam-andmestikud analüüsiti eraldiseisvalt, sest tõenäoliselt on nendes erinevad krohmseenekooslused. Samuti eemaldati analüüsiandmestikust sugukonnad *Pacisporaceae* ja *Ambisporaceae*, mis olid esindatud vaid üksikute VT-dega, mis võib tuleneda kasutatud SSU markeri eraldusvõime piirangutest nendes rühmades.

Andmestik ühtlustati World Wildlife Fund maismaa ökoregioonide (Olson *et al.*, 2001) vahel eesmärgiga vähendada Eesti proovide suure osakaalu mõju tulemustele. Maismaa ökoregioonide kaardikiht on saadud World Wildlife Fundi avaldatud andmestikust, kokku on maailmas 827 ökoregiooni (*Ibid.*). Uurimistöös analüüsitud proovid pärinesid 221 ökoregioonist, hõlmates seega 26.7% kõigist maismaa ökoregioonidest.

Randomisatsiooni (1000 permutatsiooni) tulemusena loodi iga proovidega esindatud ökoregiooni proovidest mediaanne kooslus. Krohmseente ohtruse näitajad keskmistati mediaaniga ökoregioonide koosluste hulgast ning logaritmiti naturaallogaritmiga.

Analüüsides on krohmseente ohtrus ja levik väljendatud kolme näitajaga: mediaanne kohalik suhteline ohtrus lugemite arvuna proovis, mediaanne levikusagedus proovide arvuna, kus vaadeldav VT esines ning mediaanne globaalne ohtrus lugemite summana kõigist proovidest, kus VT esines. Mullaproovide alam-andmestikus oli 329 VT-d ning juureproovide alam-andmestikus 207 VT-d.

Analüüsis kasutati fülogeneetilise signaali arvestamiseks üldistatud vähimruutude hinnanguid (*generalised least squares* – edaspidi töös GLS) (pakett nlme, Pinheiro *et al.*, 2024). Sugukondade puhul, kus fülogeneetiline signaal oli juba esindatud tunnusega või globaalse ohtruse mõõdikus, kus GLS mudelid ei töötanud (ilmselt oli probleem väärtuste suurusjärkude erinevustega VT-de vahel), kasutati lineaarseid mudeleid (edaspidi töös LM). Levikusageduse analüüsimiseks kasutati paketiga MASS (Venables & Ripley, 2002) negatiivse binoomjaotusega üldistatud lineaarseid mudeleid kanoonilise log-seosefunktsiooniga (ingl *negative binomial generalised linear model* – edaspidi töös GLM), ka LM ja GLS mudelid kasutavad logaritmitud muutujaid. Levikusageduse andmed on loendused, mis on lähedal nullile, sama tüüpi mudeleid on ökoloogias laialt kasutatud loendusandmete analüüsimiseks (Warton *et al.*, 2016). Usaldusnivoo piiriks seati töös läbivalt  $p < 0,05$ .

Mudelite kirjeldatavuse määramiseks kasutati McFaddeni log-tõepärast pseudo-determinatsioonikordajat (ingl *McFadden's log-likelihood pseudo R<sup>2</sup>*, töös edaspidi nimetatud kui log-tõepärane pseudo  $R^2$ ), sest need võimaldasid võrreldavaid hinnanguid LM, GLS ning GLM mudelitele, LM puhul on märgitud ka tavapärase determinatsioonikordaja ( $R^2$ ). McFaddeni pseudo-determinatsioonikordaja ei ole otseselt võrreldav  $R^2$  väärtusetega, vaid on oluliselt madalamad, vahemik 0,2-0,4 näitab McFaddeni pseudo  $R^2$  puhul juba suurepärasest mudeli kirjeldusvõimet (Domencich & McFadden, 1975).

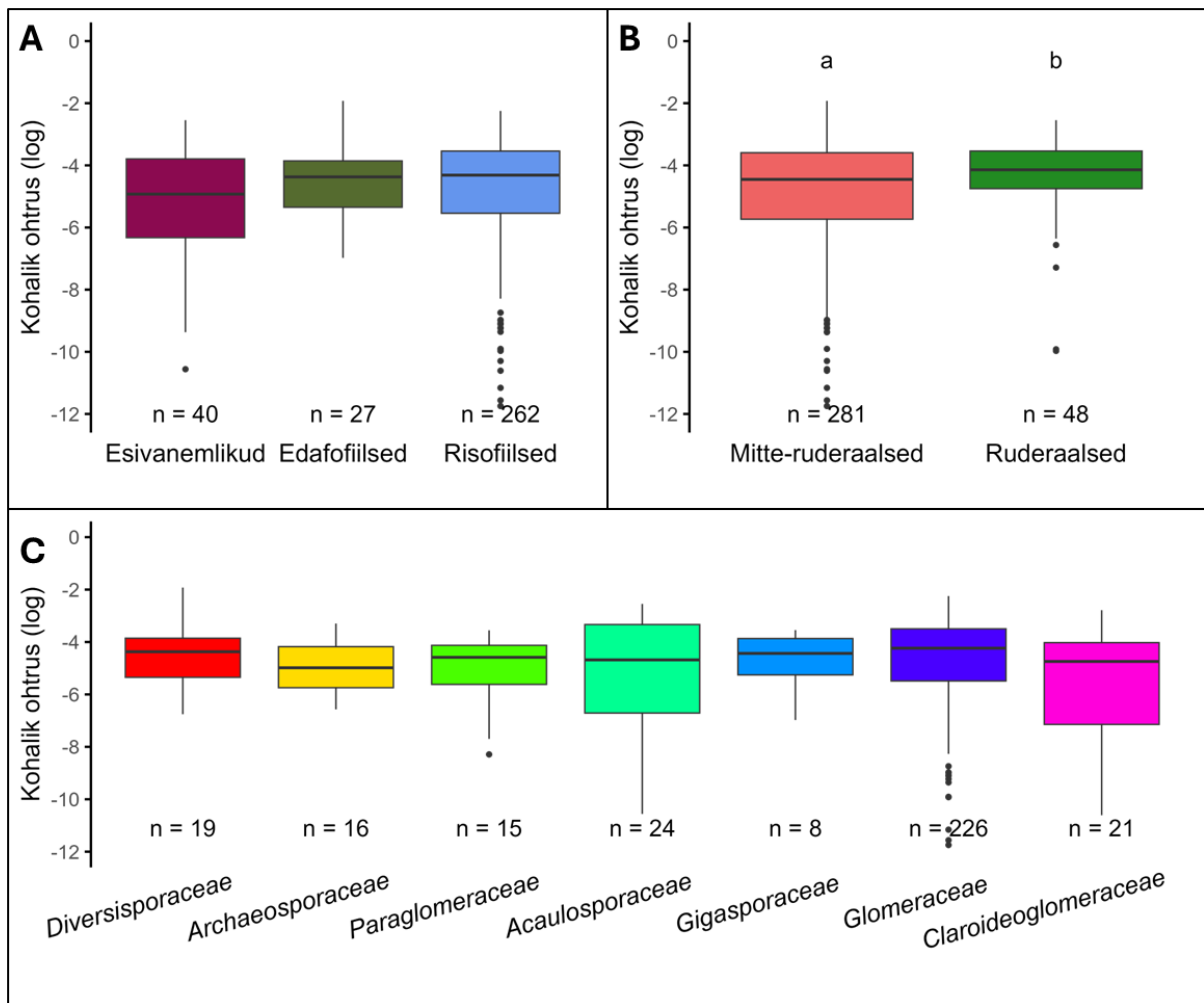
Olulised erinevused leiti GLS ning LM mudelite puhul dispersioonanalüüsi (ingl *analysis of variance*, edaspidi töös ANOVA)  $F$ -testiga, GLM mudelite puhul hii-ruut testiga (ingl *chi squared test*, edaspidi töös  $\chi^2$ ) Gruppide vahel erinevuse olulisuse hindamiseks kasutati paariviisilist Tukey testi. Tulemused visualiseeriti paketiga ggplot2 (Wickham, 2016).

## Tulemused

### Mullaproovid

#### Kohalik suhteline ohtrus

Kohaliku suhtelise ohtruse puhul mullaproovide alam-andmestikus krohmseente funktsionaalsete rühmade vahel statistiliselt olulist erinevust ei täheldatud (joonis 4 A). GLS: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,001$ , ANOVA:  $F_{2, 326} = 0,681$ ,  $p = 0,507$ . Ruderaalsete VT-de kohalik ohtrus proovis oli oluliselt suurem kui mitte-ruderaalsetel VT-de ohtrus (joonis 4 B). GLS: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,003$ , ANOVA:  $F_{1, 327} = 4,945$ ,  $p = 0,027$ . Krohmseente sugukondade vahel statistiliselt olulist erinevust ei esinenud (joonis 4 C). LM:  $R^2 = 0,027$ , log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,007$ , ANOVA:  $F_{6, 322} = 1,502$ ,  $p = 0,177$ .

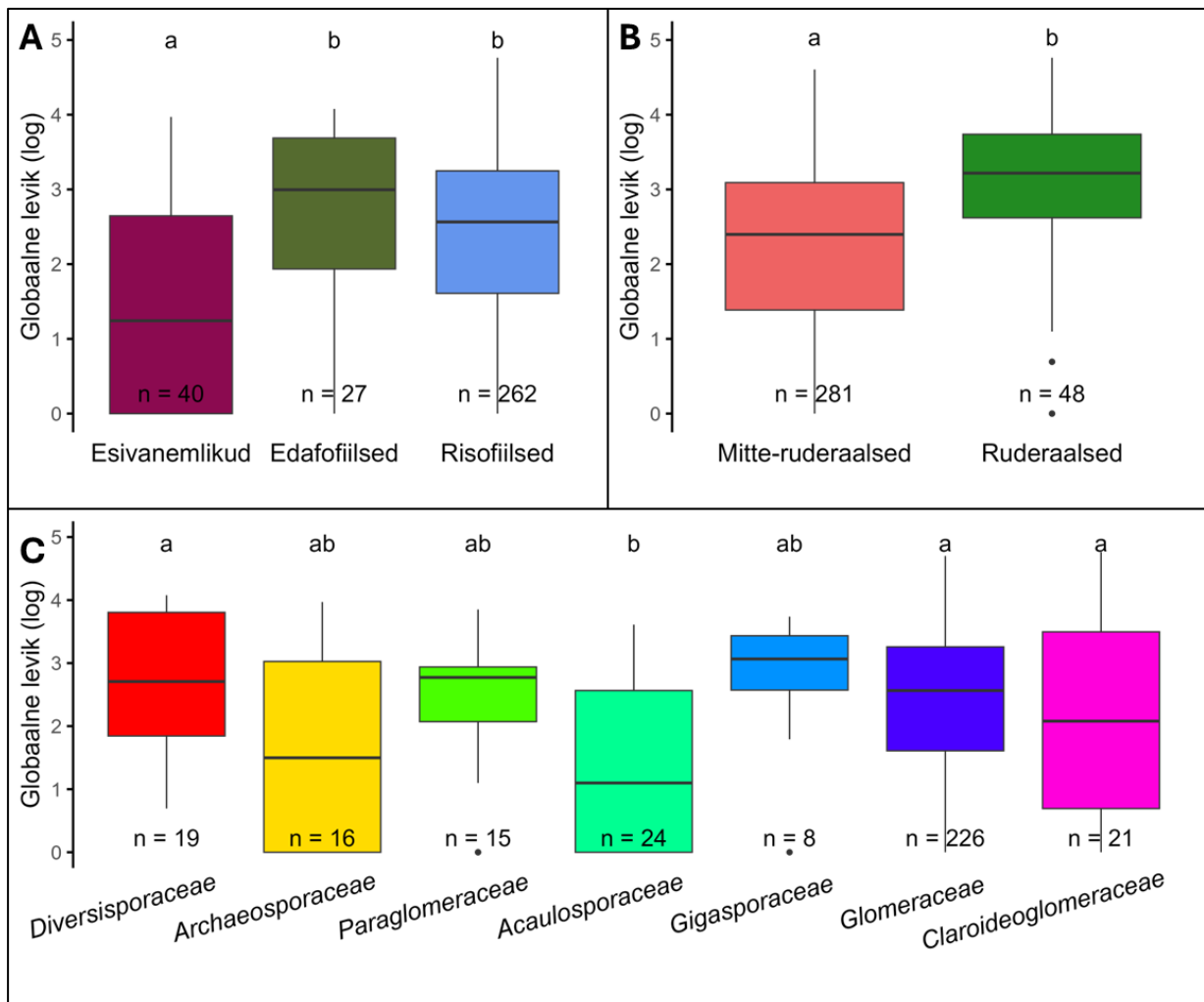


Joonis 4. Kohalik ohtsus mullaproovides krohmseente funktsionaalsetel rühmadel (A), ruderaalidel ning mitte-ruderaalidel (B) ning sugukondadel (C). VT-de arv rühmas on märgitud karpdiagrammide alla, erinevad tähed karpdiagrammide kohal tähistavad Tukey testi oluliselt erinevaid tulemusi (GLS-mudeli alusel). Horisontaalne joon karpdiagrammi keskel tähistab mediaani. Karbi kõrgus näitab I ja III kvartiili vahet ehk interkvartiilset vahemikku (ingl *interquartile range* – IQR). Vurrud ulatuvad kõige ekstreemsemate väärtusteni, mis jäävad kuni 1,5 IQR-i kaugusele kvartiilidest. Täppidega tähistatud erandid on väärtused, mis jäävad sellest vahemikust väljapoole.

### Globaalne levikusagedus

Globaalse leviku osas olid risofiilsed ning edafofiilsed krohmseente VT-d oluliselt rohkemates mullaproovides levinud kui esivanemlikud VT-d (joonis 5 A). GLM: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,004$ , ANOVA:  $\chi^2 = 11,72$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,003$ . Ruderaalsed VT-d olid oluliselt laiemas globaalse levikuga proovides võrrelduna mitte-ruderaalsete VT-dega (joonis 5 B). GLM: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,008$ , ANOVA:  $\chi^2 = 22,094$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ . Globaalselt oluliselt kõrgema levikusagedusega olid sugukonnad *Claroideoglomeraceae*, *Diversisporaceae* ning *Glomeraceae* võrrelduna sugukonnaga *Acaulosporaceae*, ülejäänud sugukondadel nende

suhtes ning omavahel statistiliselt olulist erinevust levikus ei esinenud (joonis C). GLM: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,005$ , ANOVA:  $\chi^2 = 14,364$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0,03$ .

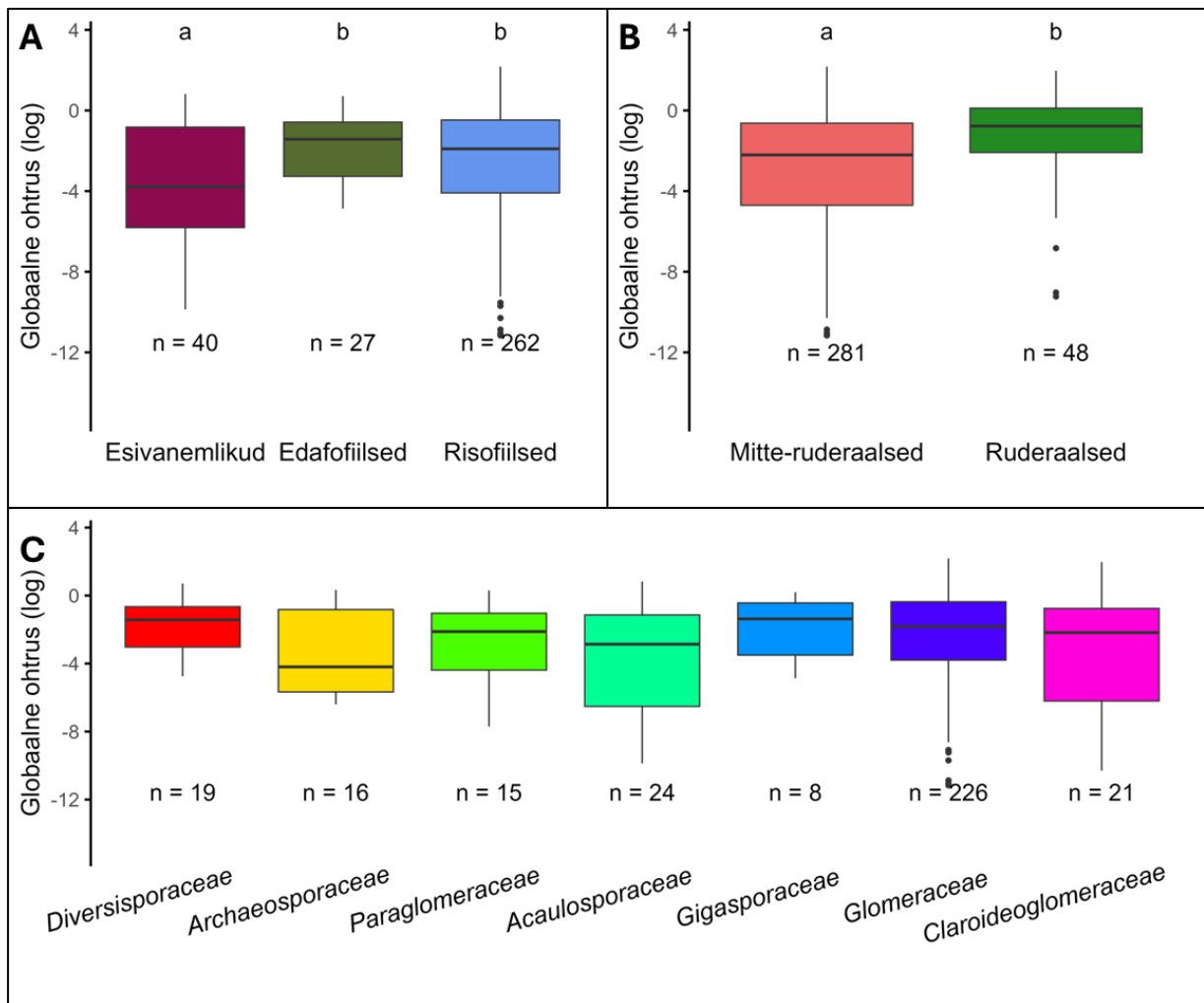


Joonis 5. Globaalne levikusagedus mullaproovides krohmseente funktsionaalsetel rühmadel (A), ruderaalidel ning mitte-ruderaalidel (B) ning sugukondadel (C). VT-de arv rühmas on märgitud karpdiagrammide alla, ning Tukey testi tulemused (GLM alusel) on märgistatud tähtedega, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust rühmade vahel. Horisontaalne joon karpdiagrammi keskel tähistab mediaani. Karbi kõrgus näitab I ja III kvartiili vahet ehk interkvartiilset vahemikku (IQR). Vurrud ulatuvad kõige ekstreemsemate väärtusteni, mis jäävad kuni 1,5 IQR-i kaugusele kvartiilidest. Täppidega tähistatud erindid on väärtused, mis jäävad sellest vahemikust väljapoole.

### Globaalne ohtrus

Risofiilsed ning edafofiilsed VT-d olid olulisel määral kõrgema globaalse ohtrusega võrreldes esivanemlike VT-dega (joonis 6 A). LM:  $R^2 = 0,025$ , log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,005$ , ANOVA:  $F_{2, 326} = 4,240$ ,  $p = 0,015$ . Ruderaalsed VT-d olid globaalselt oluliselt suurema ohtrusega kui mitte-ruderaalsed VT-d (joonis 6 B). LM:  $R^2 = 0,031$ , log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,007$ , ANOVA:  $F_{1, 327} = 10,606$ ,  $p = 0,001$ . Sugukondade vahel statistiliselt olulisi erinevusi

globaalses ohtruses ei esinenud (joonis 6 C). LM:  $R^2 = 0,031$ , log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,008$ , ANOVA:  $F_{6, 322} = 2,079$ ,  $p = 0,055$ .



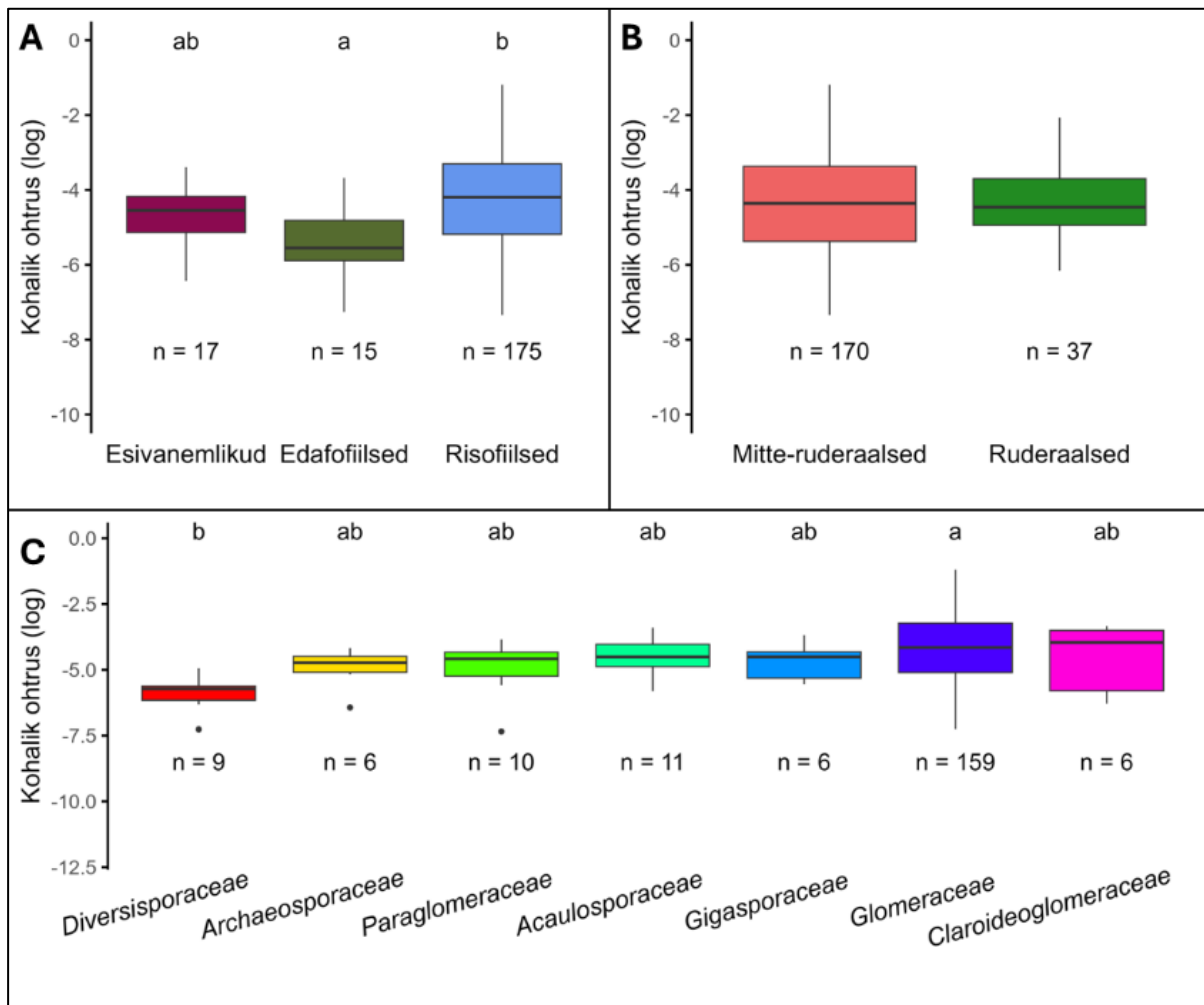
Joonis 6. Globaalne ohtrus mullaproovides krohmseente funktsionaalsetel rühmadel (A), ruderaalidel ning mitte-ruderaalidel (B) ning sugukondadel (C). VT-de arv rühmas on märgitud karpdiagrammide alla, ning Tukey testi tulemused (LM alusel) on märgistatud tähtedega, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust rühmade vahel. Horisontaalne joon karpdiagrammi keskel tähistab mediaani. Karbi kõrgus näitab I ja III kvartiili vahet ehk interkvartiilset vahemikku (IQR). Vurrud ulatuvad kõige ekstreemsemate väärtusteni, mis jäävad kuni 1,5 IQR-i kaugusele kvartiilidest. Täppidega tähistatud erindid on väärtused, mis jäävad sellest vahemikust väljapoole.

## Juureproovid

### Kohalik suhteline ohtrus

Juureproovides krohmseente funktsionaalsete rühmade vahel esines statistiliselt oluline erinevus risofiilsete ning edafofiilsete ohtruses, millest esimesi oli ohtramalt; esivanemlike VT-de ohtrus ei erinenud statistiliselt olulisel määral teistest (Joonis 7 A). GLS: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,007$ , ANOVA:  $F_{2, 204} = 3,023$ ,  $p = 0,509$ . Kohalikus suhtelises ohtruses ei

täheldatud statistiliselt olulist erinevust ruderaalsete ning mitte-ruderaalsete VT-de vahel (Joonis 7 B). GLS: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,003$ . ANOVA:  $F_{1, 205} = 2,501$ ,  $p = 0,115$ . Krohmseente sugukondade osas olid omavahel statistiliselt erineva ohtrusega *Diversisporaceae* ning *Glomeraceae*, millest viimase ohtrus oli olulisel määral suurem (Joonis 7 C). Ülejäänud sugukonnad ei olnud kummaski eelnimetatust statistiliselt oluliselt erinevad. LM:  $R^2 = 0,091$  log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,029$ , ANOVA:  $F_{6, 200} = 3,330$ ,  $p = 0,004$ .

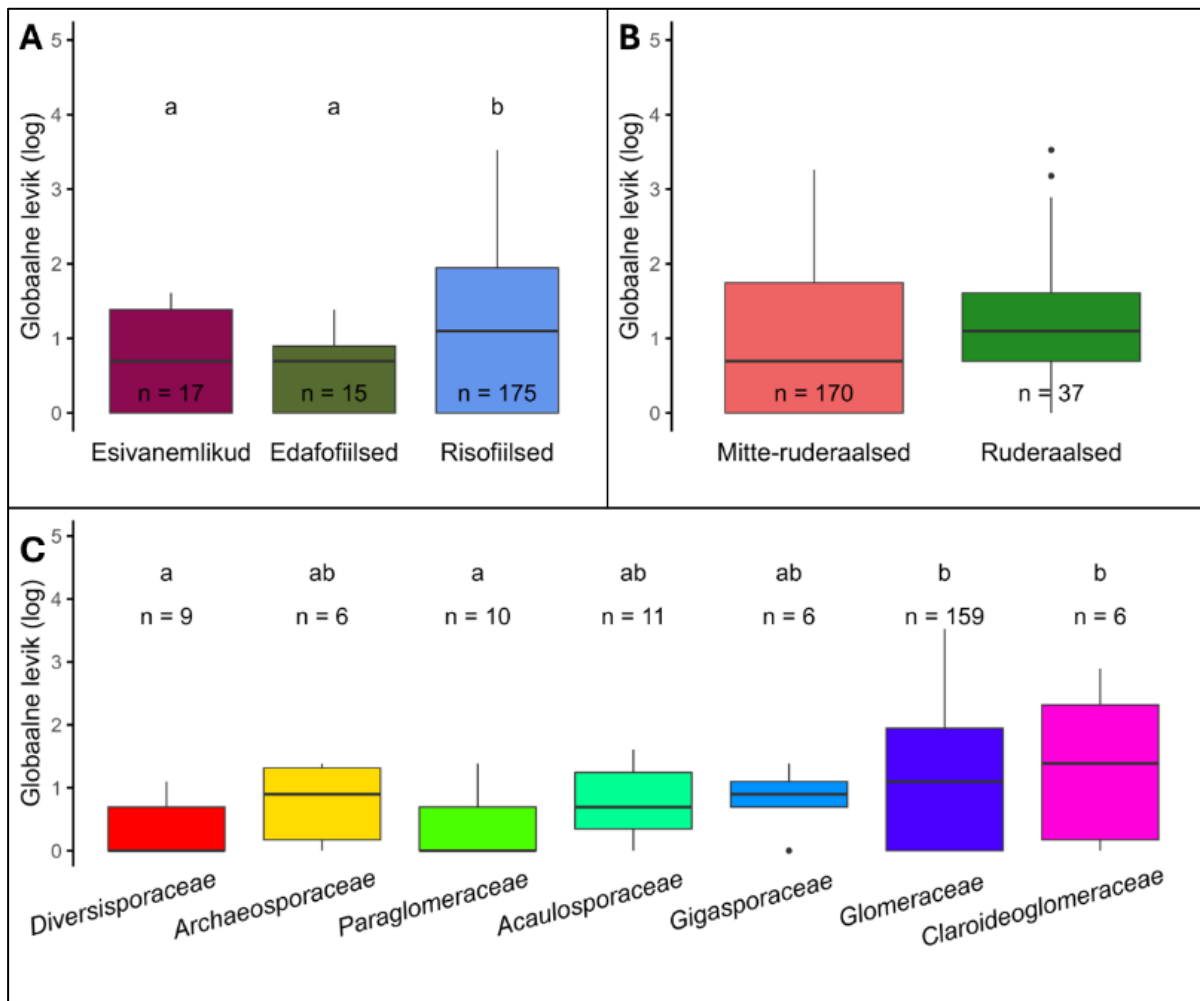


Joonis 7. Kohalik ohtrus juureproovides krohmseente funktsionaalsetel rühmadel (A), ruderaalidel ning mitte-ruderaalidel (B) ning sugukondadel (C). VT-de arvud on märgitud karpdiagrammide alla ning Tukey testi tulemused (GLS või LM alusel) on märgistatud tähtedega, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust rühmade vahel. Horisontaalne joon karpdiagrammi keskel tähistab mediaani. Karbi kõrgus näitab I ja III kvartiili vahet ehk interkvartiilset vahemikku (IQR). Vurrud ulatuvad kõige ekstreemsemate väärtusteni, mis jäävad kuni 1,5 IQR-i kaugusele kvartiilidest. Täppidega tähistatud erindid on väärtused, mis jäävad sellest vahemikust väljapoole.

### Globaalne levikusagedus

Globaalse leviku osas erinesid statistiliselt olulisel määral omavahel risofiilsed VT-d ning edafofiilsete ja esivanemlike VT-de grupp, millest viimaste levik oli kitsam (joonis 8 A). GLM:

log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,016$ , ANOVA:  $\chi^2 = 17,093$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,001$ . Ruderaalsete VT-de globaalne levikusagedus ei erinenud statistiliselt olulisel määral mitte-ruderaalsetest VT-dest (joonis 8 B). GLM: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,003$ , ANOVA:  $\chi^2 = 3,0153$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0,082$ . Sugukondadest eristusid kõrgema levikusagedusega *Claroideoglomeraceae* ja *Glomeraceae* ning madalama levikusagedusega *Diversisporaceae* ja *Paraglomeraceae* grupid (joonis 8 C). GLM: log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,028$ , ANOVA:  $\chi^2 = 30,749$ ,  $df = 6$ ,  $p < 0,001$ .

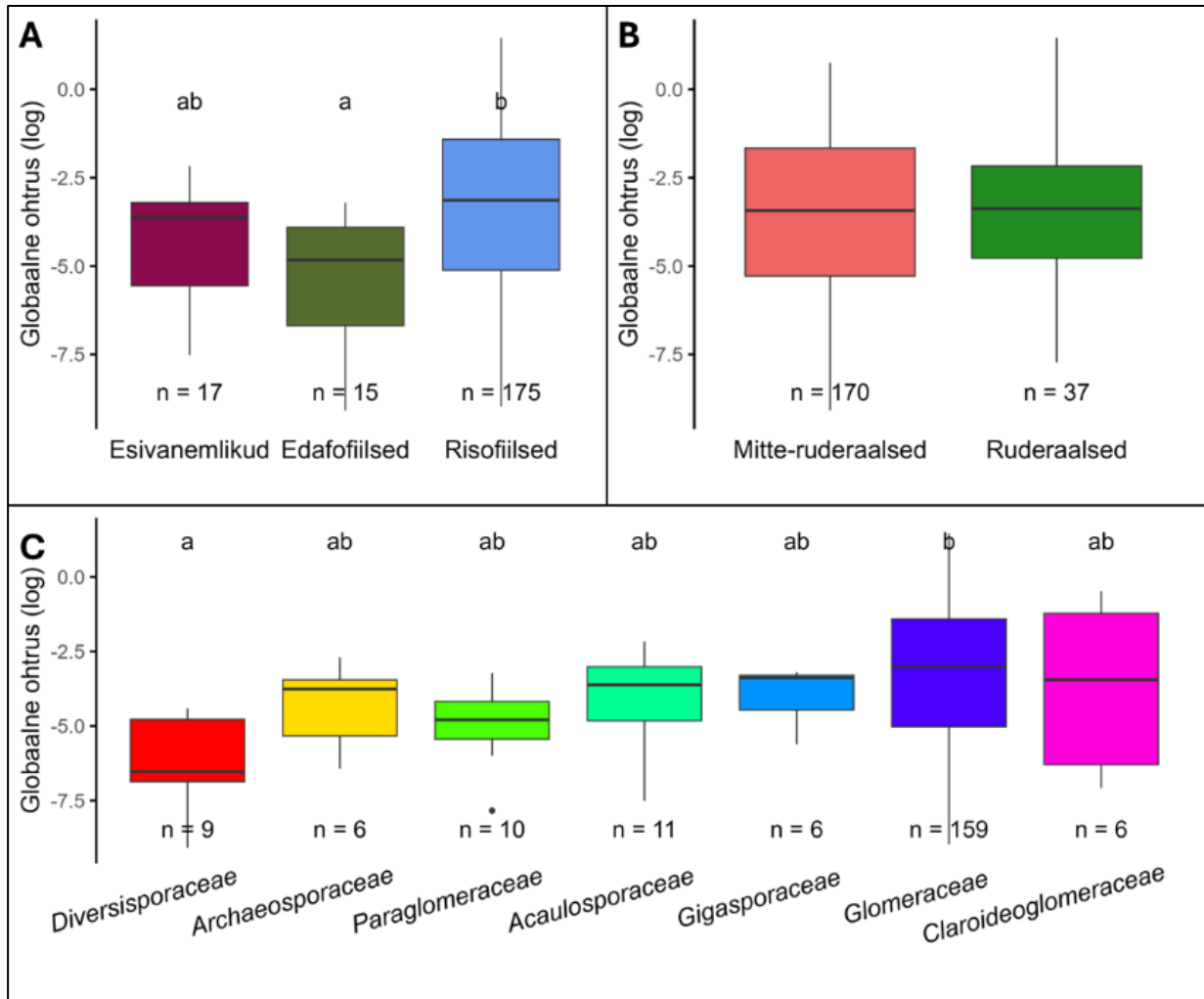


Joonis 8. Globaalne levikusagedus juureproovides krohmseente funktsionaalsetel rühmadel (A), ruderaalidel ning mitte-ruderaalidel (B) ning sugukondadel (C). VT-de arvud rühmades on märgitud karpdiagrammide juurde. Tukey testi tulemused (GLM alusel) on märgistatud tähtedega, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust rühmade vahel. Horisontaalne joon karpdiagrammi keskel tähistab mediaani. Karbi kõrgus näitab I ja III kvartiili vahet ehk interkvartiilset vahemikku (IQR). Vurrud ulatuvad kõige ekstreemsemate väärtusteni, mis jäävad kuni 1,5 IQR-i kaugusele kvartiilidest. Täppidega tähistatud erandid on väärtused, mis jäävad sellest vahemikust väljapoole.

### Globaalne ohtrus

Juureproovides olid risofiilsed VT-d oluliselt suurema globaalse ohtrusega kui edafofiilsed, esivanemlikud VT-d ei erinenud kummastki eelnimetatud grupist statistiliselt olulisel määral

(joonis 9 A). LM:  $R^2 = 0,057$ , log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,013$ , ANOVA:  $F_{2, 204} = 6,245$ ,  $p = 0,002$ . Statistiliselt olulist erinevust mitte-ruderaalsete ning ruderaalsete VT-de globaalse ohtruse puhul ei leitud (joonis 9 B). LM:  $R^2 = 0,001$ , log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0$ , ANOVA:  $F_{1, 205} = 0,203$ ,  $p = 0,653$ . Omavahel erinesid statistiliselt olulisel määral madalama globaalse ohtrusega *Diversisporaceae* ning kõrgema ohtrusega *Glomeraceae*, ülejäänud sugukondadel nendega ega omavahel statistiliselt olulist erinevust ei esinenud (joonis 9 C). LM:  $R^2 = 0,103$ , log-tõepärane pseudo  $R^2 = 0,024$ , ANOVA:  $F_{6, 200} = 3,850$ ,  $p = 0,001$ .



Joonis 9. Globaalne ohtrus juureproovides krohmseente funktsionaalsetel rühmadel (A), ruderaalidel ning mitte-ruderaalidel (B) ning sugukondadel (C). VT-de arvud on märgitud karpdiagrammide alla. Tukey testi tulemused (LM alusel) on märgistatud tähtedega, erinevad tähed näitavad statistiliselt olulist erinevust rühmade vahel. Horisontaalne joon karpdiagrammi keskel tähistab mediaani. Karbi kõrgus näitab I ja III kvartiili vahet ehk interkvartiilset vahemikku (IQR). Vurrud ulatuvad kõige ekstreemsemate väärtusteni, mis jäävad kuni 1,5 IQR-i kaugusele kvartiilidest. Täppidega tähistatud erandid on väärtused, mis jäävad sellest vahemikust väljapoole.

# Arutelu

## Tulemuste analüüs

Mullaproovide osas kirjeldas kõige paremini VT-de levikut ning ohtrust nende ruderaalsus, kus ruderaalid olid kõrgema kohaliku suhtelise ohtruse, globaalse levikusageduse ning globaalse ohtrusega (Tabel 1). Funktsionaalsete rühmade osas olid risofiilsed ning edafofiilsed VT-d kõrgema levikusageduse ning globaalse ohtrusega kui esivanemlikud. Krohmseente sugukondadest olid kõige suurema levikuga *Claroideoglomeraceae*, *Diversisporaceae* ja *Glomeraceae*, sugukond *Acaulosporaceae* oli neist oluliselt madalama levikusagedusega. Ohtruse mõõdikute osas sugukondade vahel olulisi erinevusi ei täheldatud.

Juureproovide puhul esines statistiliselt oluline erinevus funktsionaalsete rühmade vahel kõigi kolme näitaja puhul, kus risofiilsed VT-d olid oluliselt kõrgema levikusagedusega edafofiilidest. Ruderaalsete ning mitte-ruderaalsete VT-de vahel ei esinenud üheski mõõdikus olulisi erinevusi. Sugukondade vahel esineb erinevusi mõlemas ohtruse näitajas, kus *Diversisporaceae* on oluliselt väiksem ohtrusega sugukonnast *Glomeraceae*.

Risofiilsed VT-d olid kõigil juhtudel kas vähemalt sama ohtrad või laia levikuga või ohtramad ning laiema levikuga võrreldes teiste funktsionaalsete rühmadega. Juureproovides eristusid risofiilsed VT-d selgelt edafofiilsetest, mullaproovides aga esivanemlikest VT-dest.

GLS ning GLM mudelite pseudo-determinatsioonikordajad ning LM mudelite determinatsioonikordajad olid läbivalt madalad. Olgugi et mitmes leviku ning ohtruse mõõdikus olid rühmad statistiliselt olulisel määral erinevad – seos leidub, kuid see on nõrk. See on ka oodatav globaalse andmestiku ning suure proovide arvu puhul, sest ilmselt on väga palju tegureid: nii abiootilised tingimused (eelkõige varem toodud mulla pH ja temperatuur, Davison *et al.*, 2021), aga ka biotilised mõjud, mis kirjeldavad krohmseente koosluste struktuuri, liikide ohtrust ning levikut maailmas.

Tabel 1. Statistiliselt olulised erinevused gruppide vahel tulemustes, ↑ märgistab ohtramat või levinumat gruppi, ↓ väiksema ohtruse või levikuga gruppi, N.S. statistiliselt olulise erinevuse puudumist

Proovi tüüp	Mõõdik	Funktsionaalsed rühmad	Ruderaalsus	Sugukond
Mullaproovid	Kohalik suhteline ohtrus	N.S.	Ruderaalid ↑ vs mitte-ruderaalid ↓	N.S.
	Globaalne levikusagedus	Risofiilsed + edafofiilsed ↑ vs esivanemlikud ↓	Ruderaalid ↑ vs mitte-ruderaalid ↓	<i>Claroideoglomeraceae</i> + <i>Diversisporaceae</i> + <i>Glomeraceae</i> ↑ vs <i>Acaulosporaceae</i> ↓
	Globaalne ohtrus	Risofiilsed + edafofiilsed ↑ vs esivanemlikud ↓	Ruderaalid ↑ vs mitte-ruderaalid ↓	N.S.
Juureproovid	Kohalik suhteline ohtrus	Risofiilsed ↑ vs edafofiilsed ↓	N.S.	<i>Glomeraceae</i> ↑ vs <i>Diversisporaceae</i> ↓
	Globaalne levikusagedus	Risofiilsed ↑ vs edafofiilsed + esivanemlikud ↓	N.S.	<i>Claroideoglomeraceae</i> + <i>Glomeraceae</i> ↑ vs <i>Diversisporaceae</i> + <i>Paraglomeraceae</i> ↓
	Globaalne ohtrus	Risofiilsed ↑ vs edafofiilsed ↓	N.S.	<i>Glomeraceae</i> ↑ vs <i>Diversisporaceae</i> ↓

## Funktsionaalsete ning taksonoomiliste rühmade mõju ohtrusele

Varasemates töödes on leitud ka lokaalsel tasemel seltside osas, et *Glomerales* (sh ka *Glomeraceae*) esines rohkem juureproovides ning *Diversisporales*, *Paraglomerales* ja *Archaesporales* rohkem mullaproovides (Barceló *et al.*, 2020). Mitme riigi põllumajanduslikest kooslustest tehtud uurimistöös leiti, et risofiilsed VT-d olid liikide sekveneerimise lugemite arvu poolest domineerivad (Vahter *et al.*, 2024). Bakalaureusetöös saadud tulemus, et edafofiilsed VT-d (sugukondadest *Gigasporaceae* ja *Diversisporaceae*) esinevad juureproovides tagasihoidlikul määral, kuid mullaproovides võrreldaval tasemel risofiilsete VT-dega (sugukondadest *Glomeraceae*, *Claroideoglomeraceae* ning *Paraglomeraceae*), on loogiline, sest nende elustrateegia ongi seotud mulda hüüfide kasvatamisega.

Eelnevatest teadustöödest ei leitud globaalse taseme töid elukäigustrateegiate mõjust levikule ning ohtrusele, ilmselt, kuna termin on taimeökoloogiast krohmseentele üle kantud suhteliselt hiljuti (Davison *et al.*, 2020). Enamik krohmseente VT-sid on mitte-ruderaalid, karme tingimusi talub vaid väike osa VT-dest. Ruderaalsed taksonid olid mullaproovides selgelt rohkem levinud,

mis viitab nende võimele tolereerida tingimusi juurest väljaspool ning trotsida häiringuid. Võib arvata, et juurekeskkonnas on vähem generalistidest ruderaale, sest spetsialistid on juba ees.

Varasemas kirjanduses on leitud, et risofiilse biomassi paigutusega sugukond *Glomeraceae* on domineeriv rühm (Bouffaud *et al.*, 2016; Hiiesalu *et al.*, 2023). Ka Tšehhi teadlaste arendatavas GlobalAMFungi andmebaasis (milles küll osa proove kattub selles töös kasutatud andmestikuga) on 85% VT-dest sugukonnast *Glomeraceae*, millele järgneb *Claroideoglomeraceae* (6.1%); artiklis on aga toodud, et need sugukonnad olid juhuslikust esindatusest kõrgema sekventsidi arvuga, samas kui teised sugukonnad olid ala-esindatud (Větrovský *et al.*, 2023). Sugukonna *Glomeraceae* suurt ohtrust ning laia levikut kinnitavad selle töö tulemused mitme mõõdiku osas: juureproovides ohtruse ja leviku ning mullaproovides leviku mõõdikutes. Tulevastes krohmseente biogeograafiat käsitlevates töodes tasub arvestada funktsionaalsete rühmade ning elukäigustrateegia mõjuga leviku ning ohtruse mustritele.

## **Kohalik ja globaalne ohtrus**

Varasemat võrdlevat uuringut kohaliku ning globaalse ohtruse mõõdikute trendide kohta ei ole leitud. Mullaproovides on lokaalse ning globaalse ohtruse trendid samapidised ruderaalsuse osas, kus ruderaalid on mõlema taseme ohtruse mõõdikus oluliselt suurema ohtrusega, võrreldes mitte-ruderaalidega. Sugukondade vahel olulisi erinevusi ohtruse kummaski mõõtmes mullaproovides ei esinenud.

Kohalik suhteline ohtrus on juureproovidel sarnaste trendidega globaalse ohtrusega funktsionaalsete rühmade ning sugukondade osas, kus olulised kõrgema ohtrusega on risofiilsed VT-d võrrelduna edafofiilsete VT-dega, samuti on sugukond *Glomeraceae* oluliselt suurema ohtrusega sugukonnast *Diversisporaceae*.

## **Proovitüübi mõju**

Weber jt (2019) on leidnud, et hüüfide tihedus mullas oli positiivses seoses juurtest leitud edafofiilsete krohmseente suhtelise ohtrusega ning negatiivselt risofiilsete krohmseente suhtelise ohtrusega (määratud molekulaarselt). Ühes Jaapani okasmetsakoosluse uuringus vaadeldi paralleelselt samast elupaigast kogutud mulla- ning juureproove ja leiti, et sama uuringuala erinevate proovitüüpide krohmseenekooslused olid oluliselt erinevad (Djotan *et al.*, 2023). Sama on leitud ka Tansaania rohumaadelt kogutud juure- ja mullaproovide võrdlemisel (Stevens *et al.*, 2020). Ilmselt seisnevad peamised erinevused selles, et juurtes on aktiivses

faasis krohmseened, mullas aga lisanduvad edafofiilsete aktiivsete seente niidistikule ka puhkefaasis eosed ruderaalsetelt VT-delt.

## Perspektiivid

Kuna käesoleva uuringu andmestik sisaldas proove umbes veerandist maismaa ökoregioonidest maailmas, siis tulevikus läbiviidavate uurimuste proovide andmed lisaksid tõenäoliselt analüüsile täpsust. Alternatiivseks võimaluseks oleks siduda praegused andmed teiste SSU rRNA geeni andmeid sisaldavate andmebaasidega, näiteks GlobalAMFungi (Větrovský *et al.*, 2023) proovidega, mis annaks võimaluse korrata analüüsi geograafiliselt ja ökoloogiliselt mitmekesisema andmestikuga ning võrrelda tulemusi praegusega. Kui praegu sisaldas analüüs vaid looduslike koosluste ning manipulatsioonideta andmeid, siis kindlasti oleks vaja võrrelda looduslike seenekoosluste struktuuri tugeva inimõju tingimustes esinevate kooslustega põllumajandus- ja linnamaastikes.

Praegusest bakalaureusetööst edasi tasub analüüsida ohtruse ning leviku mustreid biogeograafiliste riikkondade tasemel, troopilise ning parasvöötme võrdluses ning kunagiste hiidmandrite vahel. Tulevikus oleks võimalik bakalaureusetöö tulemusi ning andmestikku kasutada krohmseente biogeograafia ning nišiparameetrite seoste uurimiseks. Samuti saab analüüsida liigimääranguga juureproovide puhul peremeestaimede liikide, nende taksonoomia, funktsionaalsete rühmade ning leviku mõju nendega sümbioosis olevate krohmseente levikule ning ohtrusele. Krohmseente seostest peremeestaimede taksonoomia, ökoloogia ja funktsionaalse tüübiga on siiani vähe teada ja need väärivad edasist uurimist. Praegusest tööst jäi ka välja ökosüsteemi tüübi (mets, rohuma, põõsastik, kõrb jne) arvestamine analüüsides, mida tuleks tulevikus samuti käsitleda.

## Kokkuvõte

Krohmseened on ökosüsteemides kriitilise tähtsusega mullaorganismide hõimkond, mille liigid täidavad mitmeid olulisi rolle nii looduslikes kui ka põllumajanduslikes kooslustes. Krohmseente biogeograafias on endiselt palju uurida, kuid on avaldatud ka mõned globaalsel tasemel tööd, mis kirjeldavad nende levikut ning ohtrust.

Selle töö esimene peatükk andis ülevaate praegustest teadmistest krohmseente taksonoomia ja ökoloogia osas, teises peatükis keskenduti mikroorganismide ning krohmseente biogeograafia uurimismeetoditele ning varasematele töödele.

Töö empiirilises osas analüüsiti globaalset mulla- (> 1000) ning juureproovidel (> 2000) põhinevat andmestikku, kus krohmseente esinemine on määratud 18S väikese subühiku rRNA (SSU) geeni alusel. Analüüsiti krohmseente virtuaaltaksonite (VT-de) funktsionaalsete rühmade, elukäigustrateegia ning sugukondade seost nende kohaliku ohtrusega, levikusagedusega ning globaalse ohtrusega

1. Risofiilse biomassi allokatsiooniga ning elukäigustrateegialt ruderaalsed taksonid on nii levikus kui ohtruses domineerivad, kuigi enamik taksonid on mitte-ruderaalid. Enamik sugukondadest ei erinenud olulisel määral oma leviku või ohtruse poolest, kuid *Glomeraceae* oli mitmes mõõdikus rohkem levinud või kõrgema ohtrusega.

2. Kohalik suhteline ohtrus peegeldab juureproovide puhul funktsionaalsete rühmade ning sugukondade globaalse ohtruse mustreid, kuid mullaproovidel on kohaliku ning globaalse ohtruse trendid samapidised elukäigustrateegiatel.

3. Mulla- ning juureproovides määratud krohmseenkoosluste struktuur erineb globaalsel tasemel. Kui mullaproovides olid edafofiilsed ning risofiilsed VT-d esindatud võrreldaval hulgal, siis juureproovides on risofiilsed VT-d ohtramad.

Käesoleva bakalaureusetöö tulemused olid üldjuhul kooskõlas varasemate globaalsete analüüside tulemustega. Tööst võib järeldada, et funktsionaalsete rühmade ning elukäigustrateegiatega peaks krohmseente biogeograafiat uurides arvestama.

## Summary

Arbuscular mycorrhizal fungi are a critically important phylum of soil organisms for ecosystems, with species that fulfill numerous essential roles in both natural and agricultural communities. While there is still much to explore in the biogeography of these fungi, some global-level studies have been published that describe their distribution and abundance.

The first chapter of this thesis provided an overview of current knowledge on the taxonomy and ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. The second chapter focused on the research methods used in microbial and fungal biogeography, as well as previous studies in the field.

The empirical part of the thesis analyzed a global dataset based on more than 1,000 soil samples and over 2,000 root samples, where the presence of arbuscular mycorrhizal fungi was determined using the 18S small subunit rRNA (SSU) gene. The study examined the relationship between the local abundance, frequency of occurrence, and global abundance of virtual taxa (VTs) of these fungi and their functional groups, life-history strategies, and families.

1. Taxa with rhizophilic biomass allocation and ruderal life-history strategies dominate in both distribution and abundance, although most taxa are non-ruderal. Most families did not differ significantly in terms of their distribution or abundance, but the family *Glomeraceae* was more widespread or abundant in several metrics.
2. Local relative abundance reflects global abundance patterns of functional groups and families in root samples, while in soil samples, the trends in local and global abundance align more closely with life-history strategies.
3. The structure of fungal communities identified in soil and root samples differs at the global level. In soil samples, edaphophilic and rhizophilic VTs were represented in comparable amounts, whereas in root samples, rhizophilic VTs were more abundant.

The results of this bachelor's thesis were generally consistent with previous global analyses. The study suggests that functional groups and life-history strategies should be considered when studying the biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi.

## **Tänuõnad**

Täna oma juhendajaid, kellele see töö poleks kaitsmiseks jõudnud, oli rõõm kirjutada tööd tõeliste ala spetsialistide juhendamise all. Aitäh, Inga, et võtsid vaevaks mind juhendada krohmseente põnevas maailmas orienteerumisel ning töö fookuse seadmisel. Aitäh, John, et aitasid mind oma ekspertiisiga ree peale andmeanalüüsis ning meetodite valikul. Aitäh, Martin, töö suuremasse ökoloogilisse pilti asetamise eest ning alati optimistliku ja edasivaatava juhendamise eest.

Samuti tänan Tartu Ülikooli botaanika osakonna teadlasi ja partnereid, kes on minu analüüsitud andmestiku jaoks üle maailma proovid kogunud. Väga suure tänu on teeninud ära Martti Vasar, kes teostas proovidele bioinformaatilise analüüsi. Täna ka Maarja Öpiku juhitud mullaökoloogia töörühma, tänu kellele olen saanud oma ideid ja tulemusi arengujärgus presenteerida ning nende üle koos arutleda.

Lõpuks tänan oma perekonda ning sõpru, kes on mind toetanud ülikooliõpingutes ning suunanud ökoloogia ja maailma avastamise poole.

## Kasutatud kirjandus

- Abdel-Lateif, K., Bogusz, D., & Hocher, V. (2012). The role of flavonoids in the establishment of plant roots endosymbioses with arbuscular mycorrhiza fungi, rhizobia and Frankia bacteria. *Plant Signaling & Behavior*, 7(6), 636–641. <https://doi.org/10.4161/psb.20039>
- Adeyemi, N. O., Atayese, M. O., Sakariyawo, O. S., Azeez, J. O., Abayomi Sobowale, S. P., Olubode, A., Mudathir, R., Adebayo, R., & Adeoye, S. (2021). Alleviation of heavy metal stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Glycine max* (L.) grown in copper, lead and zinc contaminated soils. *Rhizosphere*, 18, 100325. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100325>
- Amf-phylogeny.com*. (s.a.). Salvestatud 2. november 2023, <http://www.amf-phylogeny.com/>
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11(1), 3–42. <https://doi.org/10.1007/s005720100097>
- Barceló, M., Bodegom, P., Tedersoo, L., Haan, N., Veen, G., Ostonen, I., Trimbos, K., & Soudzilovskaia, N. (2020). The abundance of arbuscular mycorrhiza in soils is linked to the total length of roots colonized at ecosystem level. *PLOS ONE*, 15(9), e0237256. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237256>
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M. A., Raza, S., Khan, M. I., Ashraf, M., Ahmed, N., & Zhang, L. (2019). Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01068>
- Besserer, A., Puech-Pagès, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J.-C., Roux, C., Bécard, G., & Séjalon-Delmas, N. (2006). Strigolactones Stimulate Arbuscular Mycorrhizal Fungi by Activating Mitochondria. *PLOS Biology*, 4(7), e226. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040226>
- Birhane, E., Gebregergs, T., Hailemariam, M., Norgrove, L., & Aynekulu, E. (2021). Root Colonization and Spore Abundance of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Along Altitudinal Gradients in Fragmented Church Natural Forest Remnants in Northern Ethiopia. *Microbial Ecology*, 82(1), 233–242. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01744-5>
- Bonfante, P., & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1(1), 48. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>
- Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F. K., Müller, N. F., Ogilvie, H. A., Du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., ... Drummond, A. J. (2019). BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology*, 15(4), e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>
- Bouffaud, M.-L., Creamer, R. E., Stone, D., Plassart, P., van Tuinen, D., Lemanceau, P., Wipf, D., & Redecker, D. (2016). Indicator species and co-occurrence in communities of arbuscular mycorrhizal fungi at the European scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 464–470. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.022>
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Bruns, T. D., Corradi, N., Redecker, D., Taylor, J. W., & Öpik, M. (2018). Glomeromycotina: What is a species and why should we care? *New Phytologist*, 220(4), 963–967. <https://doi.org/10.1111/nph.14913>

- Bucher, M. (2007). Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist*, 173(1), 11–26. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x>
- Bueno, C. G., Moora, M., Gerz, M., Davison, J., Öpik, M., Pärtel, M., Helm, A., Ronk, A., Kühn, I., & Zobel, M. (2017). Plant mycorrhizal status, but not type, shifts with latitude and elevation in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 26(6), 690–699. <https://doi.org/10.1111/geb.12582>
- Camargo-Ricalde, S. L. (2002). Dispersal, distribution and establishment of arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Botanical Sciences*, 71(71), Article 71. <https://doi.org/10.17129/botsoci.1661>
- Cameron, D. D., Neal, A. L., van Wees, S. C. M., & Ton, J. (2013). Mycorrhiza-induced resistance: More than the sum of its parts? *Trends in plant science*, 18(10), 539–545. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.06.004>
- Carbonnel, S., & Gutjahr, C. (2014). Control of arbuscular mycorrhiza development by nutrient signals. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00462>
- Chagnon, P.-L., & Bainard, L. D. (2014). Is root DNA a reliable proxy to assess arbuscular mycorrhizal community structure? *Canadian Journal of Microbiology*, 60(9), 619–624. <https://doi.org/10.1139/cjm-2014-0235>
- Chaudhary, V. B., Nolimal, S., Sosa-Hernández, M. A., Egan, C., & Kastens, J. (2020). Trait-based aerial dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 228(1), 238–252. <https://doi.org/10.1111/nph.16667>
- Chen, M., Arato, M., Borghi, L., Nouri, E., & Reinhardt, D. (2018). Beneficial Services of Arbuscular Mycorrhizal Fungi – From Ecology to Application. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1270. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01270>
- Chen, M., Tworek, J., Jun, H., Yuan, Q., Pinto, H. P. de O., Kaplan, J., Edwards, H., Burda, Y., Joseph, N., Brockman, G., Ray, A., Puri, R., Krueger, G., Petrov, M., Khlaaf, H., Sastry, G., Mishkin, P., Chan, B., Gray, S., ... Zaremba, W. (2021). *Evaluating Large Language Models Trained on Code* (No. arXiv:2107.03374). arXiv. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2107.03374>
- Clark, R. B., & Zeto, S. K. (2000). Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition*, 23(7), 867–902. <https://doi.org/10.1080/01904160009382068>
- Croll, D., Giovannetti, M., Koch, A. M., Sbrana, C., Ehinger, M., Lammers, P. J., & Sanders, I. R. (2009). Nonself vegetative fusion and genetic exchange in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 181(4), 924–937. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02726.x>
- Davison, J., García de León, D., Zobel, M., Moora, M., Bueno, C. G., Barceló, M., Gerz, M., León, D., Meng, Y., Pillar, V. D., Sepp, S.-K., Soudzilovskaia, N. A., Tedersoo, L., Vaessen, S., Vahter, T., Winck, B., & Öpik, M. (2020). Plant functional groups associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist*, 226(4), 1117–1128. <https://doi.org/10.1111/nph.16423>
- Davison, J., Moora, M., Semchenko, M., Adenan, S. B., Ahmed, T., Akhmetzhanova, A. A., Alatalo, J. M., Al-Quraishy, S., Andriyanova, E., Anslan, S., Bahram, M., Batbaatar, A., Brown, C., Bueno, C. G., Cahill, J., Cantero, J. J., Casper, B. B., Cherosov, M., Chideh, S., ... Öpik, M. (2021). Temperature and pH define the realised niche space of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 231(2), 763–776. <https://doi.org/10.1111/nph.17240>
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Adholeya, A., Ainsaar, L., Bâ, A., Burla, S., Diedhiou, A. G., Hiiesalu, I., Jairus, T., Johnson, N. C., Kane, A., Koorem, K., Kochar, M., Ndiaye, C., Pärtel, M., Reier, Ü., Saks, Ü., Singh, R., ... Zobel, M. (2015). Global assessment

- of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349(6251), 970–973. <https://doi.org/10.1126/science.aab1161>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Jeffries, T. C., Gaitan, J. J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C. D., & Singh, B. K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7(1), 10541. <https://doi.org/10.1038/ncomms10541>
- Devau, N., Cadre, E. L., Hinsinger, P., Jaillard, B., & Gérard, F. (2009). Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: Experimental and mechanistic modelling approaches. *Applied Geochemistry*, 24(11), 2163–2174. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2009.09.020>
- Djotan, A. K. G., Matsushita, N., & Fukuda, K. (2023). Paired Root-Soil Samples and Metabarcoding Reveal Taxon-Based Colonization Strategies in Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in Japanese Cedar and Cypress Stands. *Microbial Ecology*, 86(3), 2133–2146. <https://doi.org/10.1007/s00248-023-02223-9>
- Dodd, J. C., Rosendahl, S., Giovannetti, M., Broome, A., Lanfranco, L., & Walker, C. (1996). Inter- and intraspecific variation within the morphologically-similar arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* and *Glomus coronatum*. *New Phytologist*, 133(1), 113–132. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04347.x>
- Domencich, T. A., & McFadden, D. L. (1975). *Urban travel demand: A behavioral analysis*. North-Holland Publishing Co.
- Dumbrell, A. J., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C., & Fitter, A. H. (2010). Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME Journal*, 4(3), Article 3. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.122>
- EcoBank avalik liides*. (s.a.). Salvestatud 4. september 2024, <https://ecobank.ut.ee/?avaleht>
- Eesti Keele Instituut. (1994). Kruhm. [EMS] *Eesti murrete sõnaraamat*. <https://arhiiv.eki.ee/dict/ems/index.cgi?Q=kruhm&F=M&C06=et>
- Eesti Keele Instituut. (2012). Edaafiline. [VSL] *Dictionary of Foreign words*. <https://arhiiv.eki.ee/dict/vsl/index.cgi?Q=edaafiline>
- Egan, C., Li, D.-W., & Klironomos, J. (2014). Detection of arbuscular mycorrhizal fungal spores in the air across different biomes and ecoregions. *Fungal Ecology*, 12, 26–31. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.06.004>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (Kd 40, lk 677–697). Annual Reviews. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ghorui, M., Chowdhury, S., Balu, P., & Burla, S. (2024). Arbuscular Mycorrhizal inoculants and its regulatory landscape. *Heliyon*, 10(9), e30359. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e30359>
- Giovannetti, M., & Citernesi, A. S. (1993). Time-course of appressorium formation on host plants by arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 97(9), 1140–1142. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80517-0](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80517-0)
- Gonzalez-Chavez, C., Harris, P. J., Dodd, J., & Meharg, A. A. (2002). Arbuscular mycorrhizal fungi confer enhanced arsenate resistance on *Holcus lanatus*. *New Phytologist*, 155(1), 163–171. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00430.x>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Halary, S., Malik, S.-B., Lildhar, L., Slamovits, C. H., Hijri, M., & Corradi, N. (2011). Conserved Meiotic Machinery in *Glomus* spp., a Putatively Ancient Asexual Fungal

- Lineage. *Genome Biology and Evolution*, 3, 950–958. <https://doi.org/10.1093/gbe/evr089>
- Han, Y., Feng, J., Han, M., & Zhu, B. (2020). Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 26(12), 7229–7241. <https://doi.org/10.1111/gcb.15369>
- Hawkes, C. V., Kivlin, S. N., Rocca, J. D., Huguet, V., Thomsen, M. A., & Suttle, K. B. (2011). Fungal community responses to precipitation. *Global Change Biology*, 17(4), 1637–1645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02327.x>
- Hiiesalu, I., Schweichhart, J., Angel, R., Davison, J., Doležal, J., Kopecký, M., Macek, M., & Rehakova, K. (2023). Plant-symbiotic fungal diversity tracks variation in vegetation and the abiotic environment along an extended elevational gradient in the Himalayas. *FEMS Microbiology Ecology*, 99(9), fiad092. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiad092>
- Index Fungorum*. (2025). <https://www.indexfungorum.org/>
- Johnson, N. C., & Gehring, C. A. (2007). CHAPTER 4 - Mycorrhizas: Symbiotic Mediators of Rhizosphere and Ecosystem Processes. Z. G. Cardon & J. L. Whitbeck (toim.), *The Rhizosphere* (lk 73–100). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012088775-0/50006-9>
- Kivlin, S. N., Hawkes, C. V., & Treseder, K. K. (2011). Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(11), 2294–2303. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.07.012>
- Kokkoris, V., & Hart, M. (2019). In vitro Propagation of Arbuscular Mycorrhizal Fungi May Drive Fungal Evolution. *Frontiers in Microbiology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02420>
- Krüger, M., Krüger, C., Walker, C., Stockinger, H., & Schübler, A. (2012). Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. *New Phytologist*, 193(4), 970–984. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03962.x>
- Lewis, J. D. (2016). Mycorrhizal Fungi, Evolution and Diversification of. R. M. Kliman (toim.), *Encyclopedia of Evolutionary Biology* (lk 94–99). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800049-6.00251-1>
- Lin, G., McCormack, M. L., & Guo, D. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungal effects on plant competition and community structure. *Journal of Ecology*, 103(5), 1224–1232. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12429>
- Lutz, S., Mikryukov, V., Labouyrie, M., Bahram, M., Jones, A., Panagos, P., Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Orgiazzi, A., Tedersoo, L., & van der Heijden, M. G. A. (2025). Global richness of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 74, 101407. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2024.101407>
- Ma, X., Xu, X., Geng, Q., Luo, Y., Ju, C., Li, Q., & Zhou, Y. (2023). Global arbuscular mycorrhizal fungal diversity and abundance decreases with soil available phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 32(8), 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/geb.13704>
- Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2007). Influence of Phylogeny on Fungal Community Assembly and Ecosystem Functioning. *Science*, 316(5832), 1746–1748. <https://doi.org/10.1126/science.1141412>
- Marro, N., Grilli, G., Soteras, F., Caccia, M., Longo, S., Cofré, N., Borda, V., Burni, M., Janoušková, M., & Urcelay, C. (2022). The effects of arbuscular mycorrhizal fungal species and taxonomic groups on stressed and unstressed plants: A global meta-analysis. *New Phytologist*, 235(1), 320–332. <https://doi.org/10.1111/nph.18102>
- Mateus, I. D., Auxier, B., Ndiaye, M. M. S., Cruz, J., Lee, S.-J., & Sanders, I. R. (2022). Reciprocal recombination genomic signatures in the symbiotic arbuscular mycorrhizal

- fungi *Rhizophagus irregularis*. *PLoS ONE*, *17*(7), e0270481. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0270481>
- Mathieu, S., Cusant, L., Roux, C., & Corradi, N. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi: Intraspecific diversity and pangenomes. *New Phytologist*, *220*(4), 1129–1134. <https://doi.org/10.1111/nph.15275>
- Maússe-Sitoe, S., & Dames, J. (2024). Characterization of arbuscular mycorrhizal fungal species associating with *Zea mays*. *Frontiers in Plant Science*, *15*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1345229>
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I., & White, E. P. (2007). Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, *10*(10), 995–1015. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x>
- Mõtsla, F. (2016). *Krohmsente (Glomeromycota) liigiline koosseis erinevate kartulisortide juurtes* [Magistritöö, Eesti Maaülikool]. <http://hdl.handle.net/10492/2683>
- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K., & da Silva, G. A. (2011). Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus*, *2*(2), Article 2. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.02.10>
- Ohsowski, B. M., Zaitsoff, P. D., Öpik, M., & Hart, M. M. (2014). Where the wild things are: Looking for uncultured Glomeromycota. *New Phytologist*, *204*(1), 171–179. <https://doi.org/10.1111/nph.12894>
- Oldroyd, G. E. D. (2013). Speak, friend, and enter: Signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nature Reviews Microbiology*, *11*(4), 252–263. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2990>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, *51*(11), 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Olsson, P. A. (1999). Signature fatty acids provide tools for determination of the distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, *29*(4), 303–310. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(99\)00021-5](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(99)00021-5)
- OpenAI. (2024). *ChatGPT (3. Mai 2025 versioon)*. <https://chat.openai.com>
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, *35*, 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parniske, M. (2008). Arbuscular mycorrhiza: The mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, *6*(10), 763–775. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1987>
- Piliarová, M., Ondreickova, K., Hudcovicova, M., Mihálik, D., & Kraic, J. (2019). Arbuscular Mycorrhizal Fungi – Their Life and Function in Ecosystem. *Agriculture (Pol'nohospodárstvo)*, *65*(1), 3–15. <https://doi.org/10.2478/agri-2019-0001>
- Pinheiro, J., Bates, D., & R Core Team. (2024). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* [Arvutitarkvara]. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Pivato, B., Mazurier, S., Lemanceau, P., Siblot, S., Berta, G., Mougél, C., & Van Tuinen, D. (2007). Medicago species affect the community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with roots. *New Phytologist*, *176*(1), 197–210. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02151.x>

- Posit team. (2024). *RStudio: Integrated Development Environment for R* [Arvutitarkvara]. Posit Software. <http://www.posit.co/>
- Preston, F. W. (1948). The Commonness, And Rarity, of Species. *Ecology*, *29*(3), 254–283. <https://doi.org/10.2307/1930989>
- Pumplin, N., & Harrison, M. J. (2009). Live-Cell Imaging Reveals Periarbuscular Membrane Domains and Organelle Location in *Medicago truncatula* Roots during Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Plant Physiology*, *151*(2), 809–819. <https://doi.org/10.1104/pp.109.141879>
- Pärtel, K. (2024, 02.11). [Suuline intervjuu].
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, *67*(5), 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Real, R., Barbosa, A. M., & Bull, J. W. (2017). Species Distributions, Quantum Theory, and the Enhancement of Biodiversity Measures. *Systematic Biology*, *66*(3), 453–462. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw072>
- Redecker, D., Kodner, R., & Graham, L. E. (2000). Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science*, *289*(5486), 1920–1921. <https://doi.org/10.1126/science.289.5486.1920>
- Riley, R., & Corradi, N. (2013). Searching for clues of sexual reproduction in the genomes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, *6*(1), 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2012.01.010>
- Rosendahl, S. (2008). Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, *178*(2), 253–266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02378.x>
- Rosendahl, S., Mcgee, P., & Morton, J. B. (2009). Lack of global population genetic differentiation in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* suggests a recent range expansion which may have coincided with the spread of agriculture. *Molecular Ecology*, *18*(20), 4316–4329. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04359.x>
- Schüßler, A., & Walker, C. (2010). The Glomeromycota. *The Royal Botanic Garden Kew*. [https://www.researchgate.net/publication/285775809\\_The\\_Glomeromycota](https://www.researchgate.net/publication/285775809_The_Glomeromycota)
- Schüßler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution. *Mycological Research*, *105*(12), 1413–1421. <https://doi.org/10.1017/S0953756201005196>
- Sikes, B. A. (2010). When do arbuscular mycorrhizal fungi protect plant roots from pathogens? *Plant Signaling & Behavior*, *5*(6), 763–765. <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11776>
- Sikes, B. A., Powell, J. R., & Rillig, M. C. (2010). Deciphering the relative contributions of multiple functions within plant–microbe symbioses. *Ecology*, *91*(6), 1591–1597. <https://doi.org/10.1890/09-1858.1>
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis* (Third). Academic Press.
- Smith, S. E., Smith, F. A., & Jakobsen, I. (2003). Mycorrhizal Fungi Can Dominate Phosphate Supply to Plants Irrespective of Growth Responses. *Plant Physiology*, *133*(1), 16–20. <https://doi.org/10.1104/pp.103.024380>
- Stevens, B., Propster, J., Opik, M., Wilson, G., Alloway, S., Mayemba, E., & Johnson, N. (2020). Arbuscular mycorrhizal fungi in roots and soil respond differently to biotic and abiotic factors in the Serengeti. *Mycorrhiza*, *30*. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00931-5>
- Stürmer, S. L., Bever, J. D., & Morton, J. B. (2018). Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota): A phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza*, *28*(7), 587–603. <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0864-6>

- Susila, E., Chan, S., Achmad, B., & Maulina, F. (2022). Exploration And Morphology Identification of Spores Arbuscular Mycorrhizal Fungi from Horticultural Plantation. *Journal of Applied Agricultural Science and Technology*, 6, 20–30. <https://doi.org/10.55043/jaast.v6i1.31>
- Sýkorová, Z., Wiemken, A., & Redecker, D. (2007). Cooccurring *Gentiana verna* and *Gentiana acaulis* and Their Neighboring Plants in Two Swiss Upper Montane Meadows Harbor Distinct Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(17), 5426–5434. <https://doi.org/10.1128/AEM.00987-07>
- Trejo-Aguilar, D., & Banuelos, J. (2020). Isolation and Culture of Arbuscular Mycorrhizal Fungi from Field Samples. *Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)* (Kd 2146, lk 1–18). [https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0603-2\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0603-2_1)
- Tuomi, J., Kytöviita, M.-M., & Härdling, R. (2001). Cost Efficiency of Nutrient Acquisition and the Advantage of Mycorrhizal Symbiosis for the Host Plant. *Oikos*, 92(1), 62–70. <https://www.jstor.org/stable/3547681>
- Vahter, T., & Lepmets, E. (2023). *Mullaelustiku andmed muutuvad tulevikus põllumehele kättesaadavamaks*. METK nõuandeteenistus. <https://www.pikk.ee/mullaelustiku-andmed-muutuvad-kattesaadavamaks/>
- Vahter, T., Lillipuu, E. M., Oja, J., Öpik, M., Vasar, M., & Hiiesalu, I. (2023). Do commercial arbuscular mycorrhizal inoculants contain the species that they claim? *Mycorrhiza*, 33(3), 211–220. <https://doi.org/10.1007/s00572-023-01105-9>
- Vahter, T., & Nõges, M. (2017). Lihtsa krohmseene inokulaadi kasvatamine ning võrdlus kaubanduslike toodetega taimekasvu suurendamiseks. *Agraarteadus*, XXVIII(2), 94–105. <http://hdl.handle.net/10492/3758>
- Vahter, T., Taylor, A., Landa, B., Linsler, D., Rodriguez, E., Moreno, F., Pérès, G., Engell, I., Hiiesalu, I., Bengtsson, J., Oja, J., Torppa, K., Arias-Giraldo, L., Guzmán, G., Potthoff, M., Vasar, M., Sandor, M., Sepp, S.-K., Stoian, V., & Opik, M. (2024). Reduced tillage intensity does not increase arbuscular mycorrhizal fungal diversity in European long-term experiments. *European Journal of Soil Science*, 75. <https://doi.org/10.1111/ejss.13546>
- Van der Heijden, M., Klironomos, J., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., & Sanders, I. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396. <https://doi.org/10.1038/23932>
- Vasar, M., Andreson, R., Davison, J., Jairus, T., Moora, M., Remm, M., Young, J. P. W., Zobel, M., & Öpik, M. (2017). Increased sequencing depth does not increase captured diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 27(8), 761–773. <https://doi.org/10.1007/s00572-017-0791-y>
- Vasar, M., Davison, J., Neuenkamp, L., Sepp, S.-K., Young, J. P. W., Moora, M., & Öpik, M. (2021). User-friendly bioinformatics pipeline gDAT (graphical downstream analysis tool) for analysing rDNA sequences. *Molecular Ecology Resources*, 21(4), 1380–1392. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13340>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (Fourth). Springer. <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>
- Větrovský, T., Kolaříková, Z., Lepinay, C., Awokunle Hollá, S., Davison, J., Fleyberková, A., Gromyko, A., Jelínková, B., Kolařík, M., Krüger, M., Lejsková, R., Michalčíková, L., Michalová, T., Moora, M., Moravcová, A., Moulíková, Š., Odriozola, I., Öpik, M., Pappová, M., ... Kohout, P. (2023). GlobalAMFungi: A global database of arbuscular mycorrhizal fungal occurrences from high-throughput sequencing metabarcoding studies. *New Phytologist*, 240(5), 2151–2163. <https://doi.org/10.1111/nph.19283>

- Wahab, A., Muhammad, M., Munir, A., Abdi, G., Zaman, W., Ayaz, A., Khizar, C., & Reddy, S. P. P. (2023). Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Regulating Growth, Enhancing Productivity, and Potentially Influencing Ecosystems under Abiotic and Biotic Stresses. *Plants*, 12(17), Article 17. <https://doi.org/10.3390/plants12173102>
- Walker, C. (2013). Arbuscular Mycorrhiza in the Living Collections at the Royal Botanic Garden Edinburgh. *Sibbaldia: The International Journal of Botanic Garden Horticulture*, 11, Article 11. <https://doi.org/10.24823/Sibbaldia.2013.57>
- Walker, C., Harper, C. J., Brundrett, M. C., & Krings, M. (2018). Chapter 20 - Looking for Arbuscular Mycorrhizal Fungi in the Fossil Record: An Illustrated Guide. M. Krings, C. J. Harper, N. R. Cúneo, & G. W. Rothwell (toim.), *Transformative Paleobotany* (1k 481–517). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813012-4.00020-6>
- Wang, B., Yeun, L. H., Xue, J.-Y., Liu, Y., Ané, J.-M., & Qiu, Y.-L. (2010). Presence of three mycorrhizal genes in the common ancestor of land plants suggests a key role of mycorrhizas in the colonization of land by plants. *New Phytologist*, 186(2), 514–525. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03137.x>
- Wang, F., Zhang, L., Zhou, J., Rengel, Z., George, T. S., & Feng, G. (2022). Exploring the secrets of hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi: Processes and ecological functions. *Plant and Soil*, 481(1), 1–22. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05621-z>
- Warton, D. I., Lyons, M., Stoklosa, J., & Ives, A. R. (2016). Three points to consider when choosing a LM or GLM test for count data. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(8), 882–890. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12552>
- Weber, S. E., Diez, J. M., Andrews, L. V., Goulden, M. L., Aronson, E. L., & Allen, M. F. (2019). Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to multiple coinciding global change drivers. *Fungal Ecology*, 40, 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.11.008>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wilson, G. W. T., & Hartnett, D. C. (1998). Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany*, 85(12), 1732–1738. <https://doi.org/10.2307/2446507>
- Öpik, M. (2012). DNA-liigid ehk kuidas uurida organisme, keda oleme näinud vaid DNA järjestustena. L. Laanisto, M. Öpik, A. Vanatoa, & K. Kull (toim.), *Elurikkuse mõte ja mõõt: Kd XXXVIII* (1k 94–100). Eesti Looduseuurijate Selts.
- Öpik, M., & Davison, J. (2016). Uniting species- and community-oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. *Fungal Ecology*, 24, 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.07.005>
- Öpik, M., Metsis, M., Daniell, T. J., Zobel, M., & Moora, M. (2009). Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist*, 184(2), 424–437. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02920.x>
- Öpik, M., Moora, M., Zobel, M., Saks, Ü., Wheatley, R., Wright, F., & Daniell, T. (2008). High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytologist*, 179(3), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02515.x>
- Öpik, M., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J. M., Reier, Ü., & Zobel, M. (2010). The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*, 188(1), 223–241. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03334.x>
- Yang, H., Zang, Y., Yuan, Y., Tang, J., & Chen, X. (2012). Selectivity by host plants affects the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi: Evidence from ITS rDNA sequence metadata. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 50. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-50>

Young, J. P. W. (2012). A molecular guide to the taxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 193(4), 823–826. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04029.x>

# **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Jaak Pärtel,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Krohmseente globaalne levik ja ohtrus“, mille juhendajad on Inga Hiiesalu, Martin Zobel ja John Davison,

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

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

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

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

*Jaak Pärtel*

*21.05.2025*