

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Taimeökoloogia õppetool

Rahel Valdmaa

ARBUSKULAARSE MÜKORIISA ROLL TAIMEDE LEVIKUS

Bakalaureusetöö

Juhendajad: PhD Kadri Koorem
PhD Mari Moora

Tartu 2013

Sisukord

Sisukord.....	2
Sissejuhatus	3
1. Mükoriisne sümbioos	4
1.1. Mükoriisa olemus	4
1.2. Arbuskulaarne mükoriisa.....	5
2. Arbuskulaarse mükoriisa seenekoosluste mõju taimede levikule ja kasvule	9
2.1. AM-seenekooslused ja taimede levik	9
2.2. Taimeliigid ja AM-seenekooslused üksteise mõjutajana	10
3. Taimede invasiivsus	12
3.1. Taimeliikide invasiivseks muutumine	12
3.2. Invasiivsete taimede omadused	12
3.3. Keskkonna roll taimede invasioonis.....	13
4. Arbuskulaarse mükoriisa tähtsus invasioonis	15
4.1. Arbuskulaarse mükoriisa mõju taimede invasiivsusele.....	15
4.2. Invasiivse taime mükoriisne staatus	16
4.3. AM-seente tähtsus invasiivsust soodustavates mehhanismides	17
4.3.1 Mutualistliku tõhususe hüpotees	17
4.3.2 Degradeeritud mutualismide hüpotees	18
4.3.3 Uudsete relvade hüpotees.....	18
Kokkuvõte	20
Summary	21
Tänuavaldused.....	23
Kasutatud kirjandus.....	24

Sissejuhatus

Tervelt 95% tänapäeval maailmas eksisteerivatest taimeliikidest kuuluvad mükoriisettesse perekondadesse, mis tähendab, et nad saavad kas osa või kõik toitained sümbioosist seentega (Smith & Read 2008; Pringle jt. 2009). Antud töö esimeseks eesmärgiks on anda ülevaade mükoriisest sümbioosist, keskendudes selle levinuimale tüübile, arbuskulaarsele mükoriisale (AM).

Kuna mükoriisseid seeni on märksa vähem kui taimeliike, mis mükoriisat moodustavad (Smith & Read 2008), on seni levinud arvamused, et sümbioosi moodustavatel partneritel puudub üksteise suhtes eelistus. Hiljutised tööd on aga näidanud, et kõik taimed ei ole võrdselt mükoriisast sõltuvad (Hempel jt. 2013) ning ka taimeliikide ja mükoriisete seente liikide omavaheline sobivus on erinev (Uibopuu jt. 2012). Antud töö teiseks eesmärgiks on selgitada, kuidas erinevad AM seenete kooslused mõjutavad taimede kasvu ja levikut.

Inimtegevuse kaasabil on mitmed organismid, sealhulgas ka mitmed taimeliigid, levinud kaugemale oma tekkepiirkondadest, jäänud uues piirkonnas püsima ning hakanud mõjutama sealsete liikide elukäiku (Richardson jt. 2000a). Sellist protsessi nimetatakse invasiivsuseks (Richardson jt. 2000a) ning see mõjutab olulisel määral kogu maailma ökosüsteeme. Käesoleva töö kolmandaks eesmärgiks on anda ülevaade taimede invasiivsusest, sealhulgas ka nendest taimede tunnustest ning keskkonna omadustest, mis seda protsessi oluliselt mõjutavad.

Üha enam tähtsustatakse biotiliste tegurite, sealhulgas ka AM-seenekoosluste, mõju taimede invasioonile (Pringle jt. 2009). Käesoleva töö viimaseks eesmärgiks ongi anda ülevaade sellest, milline on AM seenekoosluste arvatav roll taimede invasiooniedukuse määramisel.

1. Mükoriisne sümbioos

1.1. Mükoriisa olemus

Mükoriisa on sümbiootiline ühendus seened ja taimejuure vahel, mis on vajalik ühe või mõlema osapoole eluks ning mille põhifunktsiooniks on toitainete ülekandmine (Brundrett 2004). Põhilise osa toidainetest omastavadki maismaataimed mükoriisade, mitte taimejuurte kaudu. Enamikel juhtudel toimub läbi mükoriisa mineraalainete (põhiliselt fosfori ja lämmastiku) transport seenest taime ning süsiniku transport taimest seened (Smith & Read 2008). Paranenud toitainetega varustatuse tõttu suurendab mükoriisa taimede kohasust. Mükoriissusel on teatud juhtudel taimede jaoks ka teisi eeliseid nagu parem veega varustus ning kaitse patogeensete mikroorganismide eest (Cairney 2000).

Mükoriisadest rääkides kasutatakse tihti sünonüümidenä terminid sümbioos ja mutualism. Mükoriisseid ühendusi on korrektne nimetada sümbioosideks, kasutades selle kõige laiemat definitsiooni – kahe või enama organismi kooselu (Brundrett 2004). Mutualism on palju spetsiifilisem termin, mis määratleb, et mõlemad osapooled peavad saama interaktsioonist kasu (Klironomos 2003; Brundrett 2004). Mükoriisset sümbioosi aga ei saa alati määratleda mutualistliku assotsiatsioonina, sest mõnedel juhtudel ei saa seened kooselust taimedega kasu (Brundrett 2004). Nii on see näiteks müko-heterotroofsete taimede puhul (Brundrett 2004), mis on kohastunud hankima enamuse või kõik vajalikest toidainetest seened kaudu, kuid seened neilt vajalikke ühendeid vastu ei saa (Leake 1994).

Mükoriissel sümbioosil on mitmeid erinevaid tüüpe. Taksonoomia ja morfoloogia alusel eristatakse arbuskulaarset mükoriisat (vt. peatükk 1.2), ektomükoriisat (EM), orhidoidset, erikoidset, monotropoidset, arbutoidset ja ektendomükoriisat (Smith & Read 2008).

Ektomükoriisa koosneb kolmest põhikomponendist – juurt ümbritsevast seenmantlist, juurerakkude vahel olevatest hüüfidest moodustunud Hartigi võrgustikust ja juurevälisest mütseelist. Ektomükoriisat moodustavad põhiliselt mitmeaastased puittaimed ning peamiselt on ektomükoriisa levinud boreaal- ja parasvöötme metsades (Taylor & Alexander 2005). Peamised ektomükoriisat moodustavad seenesugukonnad on kandseened (*Basidiomycota*) ja kottseened (*Ascomycota*) (Finlay 2008).

Orhidoidset mükoriisat moodustavad taimed sugukonnast orhideelised (*Orchidaceae*), mis on üks suurimaid ja mitmekesisemaid sugukondi maailmas. Enamik orhideelistest on autotroofsed, kuid sinna hulka kuulub ka umbes 100 liiki müko-heterotroofseid taimi, mis on

täielikult sõltuvad mükoriisest assotsiatsioonist. Autotroofsed orhideelised moodustavad enamasti sümbioosi kandseentega (Finlay 2008).

Erikoidset mükoriisat moodustavad põhiliselt kolm taimesugukonda: kanarbikulised (*Ericaceae*), kukemarjalised (*Empetraceae*) ja rööpkanarbikulised (*Epacridaceae*), mis kõik kuuluvad seltsi kanarbikulaadsed (*Ericales*) (Smith & Read 2008). Erikoidset mükoriisat leidub enamasti toitainetevaestes piirkondades, näiteks boreaalmetsade alustaimestik, aga ka vahemerelises kliimas. Erikoidset mükoriisat moodustavad seemed hõimkonnast kottseened (Finlay 2008).

Monotropoidset, arbutoidset ja ektendomükoriisat võib vaadelda kui põhilisemate mükoriisatüüpide erivorme. Monotropoidset mükoriisat moodustavad müko-heterotroofsed taimed, mis tihti kasvavad okaspuumetsades puude juurtel ja moodustavad pallikujulisi struktuure (Smith & Read 2008). Need taimed on täielikult sõltuvad mükoriisaseentest, mis edastavad neile süsinikku ja muid vajalikke toitaineid (Finlay 2008). Arbutoidset ja ektendomükoriisat moodustavad tüüpiliselt taimeperekonnad maasikapuu (*Arbutus*), leesikas (*Arctostaphylos*) ja sugukond uibulehelised (*Pyrolaceae*) ning ektomükoriissed seemed. Ektendendomükoriisa sarnaneb nii ekto- kui ka arbuskulaarsele mükoriisale, hüüfid tungivad epidermirakkudesse (täpsem kirjeldus peatükis 1.2) ning Hartigi võrgustik on hästi arenenud. Arbutoidne mükoriisa esineb peamiselt puittaimedel (Smith & Read 2008; Finlay 2008).

1.2. Arbuskulaarne mükoriisa

Arbuskulaarne mükoriisa (AM) on levinuim ning evolutsiooniliselt vanim mükoriisavorm, mis moodustub laial hulgal taimedel (Smith & Read 2008). AM koosneb kolmest peakomponendist: taimejuurest, juurte rakkude sisestest ja vahelistest seenehüüfidest ning juurevälisest seenemütseelist mullas. Seened edastavad risosfäärist taimedele enamasti toitaineid, saades vastu süsinikuühendeid (Smith & Read 2008). Toitainete vahetus toimub juure juhtkimpudes, kuhu seen moodustab harulisi struktuure – arbuskuleid. Sealjuures seenehüüf ei läbi taimeraku membraani, vaid juure plasmamembraan sopistub sisse ning tekib rakkudevaheline ruum, mis võimaldab toitainete ülekannet (Genre jt. 2008). Varem peeti arbuskulaarse mükoriisa oluliseks määramistunnuseks ka lipiide säilitavaid vesiikuleid, mis võivad paikneda taimerakkude vahel ja sees. Nüüdseks on selgunud, et vaid ~80% AM-seentest suudavad moodustada vesiikuleid ning seetõttu ei saa seda kriteeriumi pidada üleüldiseks määramistunnuseks (Smith & Read 2008). Kuna väliste tunnuste alusel on AM-

seeni pea võimatu liikideks määrata, räägitakse AM-seente puhul peamiselt molekulaarsetest taksonitest, mida eristatakse geenijärjestuste alusel. Näiteks võib tuua virtuaalse taksoni (VT) kontseptsiooni (Öpik jt. 2009, 2013; Moora jt. 2011). Käesolevas töös kasutatakse ka seente puhul terminit liik.

Arbuskulaarse mükoriisa peamiseks funktsiooniks peetakse kahepoolset vajalike toitainete ülekannet. Juurevälised hüüfid hangivad mullast toitaineid, paigutavad neid ümber ning suunavad taimesse (Smith & Read 2008). Enamasti viiakse taimesse väheliikuvaid toitaineid. Põhiliselt limiteerib taimede kasvu fosfor ning mikroelemendid (näiteks Zn ja Cu), seda eriti stressirohketes keskkondades (Clark & Zeto 2000; Willis jt. 2013). Fosfaatioonid on mullas väheliikuvad, sest nad moodustavad lahustamatuid ühendeid erinevate katioonidega, näiteks Al^{3+} , Fe^{3+} ja Ca^{2+} (Fitter 2005). Intensiivsel toitainete tarbimisel võivad taimejuurte ümbruses vajalikud toitained ammenduda (Smith & Read 2008). AM seened saavad seda efekti vähendada, kuna suudavad fosfori omastamise raadiust oluliselt suurendada – hüüfide kaugemale kasvatamise soodustamine on taimele oluliselt odavam kui juurte kasvatamine. Samuti on AM-seened oluliselt võimekamad fosfori omastamisel raskesti lahustuvatest allikatest, nagu näiteks mõned anorgaanilised fosfaatid ja orgaanilised fosforiühend, seda tõenäoliselt tänu hüüfide poolt mulda eritatavatele orgaanilistele reagentidele (Clark & Zeto 2000; Smith & Read 2008). Fosfori kättesaadavust mullast võib mõjutada ka pH-väärtuste muutumine. Mulla pH tõstmine tüüpiliselt suurendab Al- ja Fe-fosfaatide, kuid vähendab Ca-fosfaatide kättesaadavust (Clark & Zeto 2000). Reeglina on anorgaaniline fosfor mullast kõige paremini omastatav pH 6,5 juures (Smith & Read 2008). Samuti võivad AM-seened parandada taime vastupanuvõimet põua ning haiguste korral (Selosse jt. 2006; Smith & Read 2008), hõivata juurepatogeenide niši, vähendada toksiliste raskemetallide hanget mullast, vähendada putukakahjustusi, soodustada putuktolmlemist ning tõsta järgmise põlvkonna seemnete idanemise võimet (Willis jt. 2013).

Arbuskulaar-mükoriissed seened on taimedega koos elanud ilmselt juba miljoneid aastaid. Esimesed maismaataimed ilmusid Kesk-Ordoviitsiumis (~480 mln. aastat tagasi) (Kenrick & Crane 2000). Juba need vanimad fossiliseerunud maismaataimed, millel polnud veel tõelisi juuri, olid koloniseeritud seenehüüfide poolt, mis moodustasid tänapäevasele arbuskulaarsele mükoriisale sarnaseid vesiikuleid ja arbuskuleid (Smith & Read 2008). Ka molekulaarsed vanusehinnangud toetavad AM teket juba Ordoviitsiumis, mistõttu võib järeldada, et kõik tänapäevased mükoriisatüübid pärinevad AM moodustavate seente eellastest (Cairney 2000). Sel perioodil olid mullad toitainevaesed ning arvatavasti suutsid maismaa koloniseerida vaid

mükoriissed taimed, mis pääsesid ligi neile toitainetele, mis teistele olid kättesaamatud (Smith & Read 2008).

AM-seeni leidub ~150 morfoliiki ja potentsiaalseid peremeestaimi on ~200000 (80-90% maismaataimedest). See tähendab, et igal seeneliigil võib olla palju erinevaid peremeestaimi. AM moodustavatel seentel pole väga efektiivseid levimismehhanisme ning seetõttu panustavad nad tõenäoliselt madalale peremeesspetsiifilisusele. Nii on neil võimalik moodustada sümbioosi paljude erinevate taimeliikidega ning seeläbi omastada kergesti süsinikku. AM on enamlevinud roht- ja puittaimedel – peremeestaimede hulka kuulub esindajaid katteseemne- ja paljasseemnetaimedest, koldtaimedest, sõnajalgtaimede sporofüütidest ja mõnede sammal- ja sõnajalgtaimede gametofüütidest. Kuna AM on üldlevinud, on lihtsam nimetada need sugukonnad, mis ei moodusta arbuskulaarset mükoriisat: maltsalised (*Chenopodiaceae*), ristõielised (*Brassicaceae*), nelgilised (*Caryophyllaceae*), tatralised (*Polygonaceae*), loalised (*Juncaceae*) ja prootealised (*Proteaceae*) (Smith & Read 2008). Ka okaspuude sugukonnad on valdavalt AM moodustajad, välja arvatud männilised, mis moodustavad enamasti ektomükoriisat. Tuntud ja väärtuslikud AM moodustavad puittaimed on näiteks vaher (*Acer*), pappel (*Populus*), paju (*Salix*) ja õunapuu (*Malus*) (Smith & Read 2008).

Arbuskulaarne mükoriisa on esindatud üle maailma pea kõigis bioomides (Treseder & Cross 2006). Enim on see esindatud subtroopilistes ja troopilistes piirkondades, aga üsna sage on see ka parasvöötme kliimas, kus AM on enim uuritud (Smith & Read 2008; Öpik jt. 2013). AM moodustavaid seeni on üha enam leitud ka piirkondadest, kus nende esinemist peeti vähetõenäoliseks, näiteks märgaladelt, stressirikastest ja häiritud piirkondadest (Carvalho jt. 2004) ja arktilistest ökosüsteemidest (Öpik jt. 2013). See näitab, et arbuskulaarne mükoriisa on tõenäoliselt levinud üle maailma erinevates ökosüsteemides.

AM moodustavad seened kuuluvad monofüleetilisse hõimkonda krohmseened (*Glomeromycota*). Krohmseened paljunevad aseksuaalselt ning seetõttu ei moodusta nad viljakehi. Uue AM areng võib alata juba ühe või mitme taimega sümbioosis oleva mütseeli, eoste või koloniseeritud taimejuure fragmentide abil. Eoste puhul on olulisemateks arenguetappideks eose idanemine, kasv ja algse mütseeli morfogenees. Eos võib hakata idanema ka peremeestaimi juuresolekuta, kuid aja möödudes kasv lakkab peremeestaimi juurtelt tulevate signaalmolekulide puudumise tõttu. See tähendab, et AM-seened on obligaatseid sümbiondid, mis sõltuvad täielikult peremeestaimest ja tema poolt pakutavatest fotosünteesiproduktidest. AM-seeni on seetõttu üsna raske isoleeritult kasvatada ja

kultiveerida. Lähedal olevates taimedest tulevate signaalmolekulide abil saab hüüf kasvada ja haruneda juure suunas kuni kokkupuuteni. Kahe-kolme päeva möödudes moodustub appresoorium, mille kaudu hüüf siseneb juure epidermi. Kahe päeva möödudes moodustub harunenud arbuskul ning algab taime ja seene vaheline toitainetevahetus (Smith & Read 2008).

AM moodustavate taimeliikide hulgas on obligaatne sümbioos seenega samuti levinud. Samas leidub ka liike, kellel esineb nii mükoriisseid kui ka mükoriisavabu elustaadiume. Neid, kes suudavad edukalt kasvada ka ilma mükoriisse sümbioosita, nimetatakse fakultatiivseteks mükoriisseteks taimedeks (Smith & Read 2008; Pringle jt. 2009; Hempel jt. 2013). Fakultatiivsed mükoriissed taimed saavad arbuskulaarsest mükoriisast kasu ainult siis, kui mulla fosfori tase on üsna madal. Fakultatiivsed taimed võivad reguleerida oma AM-sümbioosi ulatust juhul, kui sümbioos neile piisavalt kasu ei anna (Brundrett 2004). Need taimed eelistavad mõõdukaid tingimusi, samal ajal kui obligaatset mükoriissed taimed on tüüpiliselt levinumad väiksema toitainesisaldusega, kuivemates ja kõrgema pH-ga muldades ning soojemates kasvukohtades (Hempel jt. 2013).

2. Arbuskulaarse mükoriisa seenekoosluste mõju taimede levikule ja kasvule

2.1. AM-seenekooslused ja taimede levik

Taimede ja mullaorganismide vahelistel interaktsioonidel võib olla oluline mõju taimekoosluste arengule (Bever 2003). Nagu eelpool mainitud, on mükoriisa väga levinud ja vana kooseluvorm taimede ja seente vahel (Smith & Read 2008). Mitmed tööd on näidanud, et taimed kasvavad koos mükoriisaga paremini kui ilma (Moora jt. 2004; Uibopuu jt. 2009). Näiteks leidsid Moora jt. (2004), et kaks katsealust liiki nii idanesid kui ka kasvasid paremini, kui nad olid AM seentega sümbioosis. Üheks tõenäoliseks põhjuseks, miks AM-seente olemasolu parandab taimede kasvu, on paranenud fosfori omastamine (vt. peatükk 1.2). Seda kinnitavad ka mitmed eksperimentaalsed uurimused. Näiteks on tõestatud, et suurem AM-kolonisatsioon taimede juurtes on positiivses seoses fosfori omastamisega ning taimekudede fosforisisaldusega (van der Heijden jt. 1998; Moora jt. 2004).

Kõik AM-seente kooslused ei ole aga kõikidele taimedele ühtviisi sobivad, seetõttu võib taimeliigi levikuulatus ja -tihedus sõltuda oluliselt teatud spetsiifiliste AM-seeneliikide või -koosluste olemasolust (van der Heijden jt. 1998). Seda ilmselt seetõttu, et näiteks fosforiülekanne intensiivsus taimele varieerub sõltuvalt koloniseerivate sümbiontsete seente liikidest (Willis jt. 2013). Isegi samas kasvukohas koos eksisteerivad taimeliigid võivad mitmeti reageerida antud elupaigas levinud erinevatele AM-seentele (Uibopuu jt. 2012). Uibopuu jt. (2012) näitasid nii eksperimentaalsetes kui ka looduslikes tingimustes, et sobiva AM-seenekoosluse olemasolu võib taimedele anda kasvueelise teiste samas koosluses kasvavate taimede ees. Parem kasv aitab eeldatavasti kaasa aga ka edukamale levimisele.

Teatud hulk taimeliike suudavad hea levikuvõime abil oma levikuareaali märgatavalt suurendada ning ka selles protsessis on mükoriissetel seentel oma roll. Kui mükoriisset seened oleks looduses ühtlaselt jaotunud, siis ei oleks mükoriissetel assotsiatsioonidel taimede levikuareaali suurendamise edukuses olulist tähtsust. Mükoriisaseente krüptilise eluviisi tõttu on nende leviku kohta olemas suhteliselt vähe infot (Chaudhary jt. 2008; Dumbrell jt. 2010). Samas suurendavad nüüdisaegsed uurimismeetodid (näiteks DNA järjestusel põhinev liikide määramine) kiiresti ja oluliselt sellealaseid teadmisi (näiteks Öpik jt. 2013). Mitmed algselt morfoloogia kaudu eristatud liigid on osutunud geneetiliste andmete põhjal paljudeks fülogeneetiliselt erinevateks ja geograafiliselt eraldatud liikideks. Isegi geograafiliselt üsna

lähedastes piirkondades võib märgata erinevusi mükoriisaseente kooslustes, mis võivad olla põhjustatud näiteks mullakeemiast (Öpik jt. 2013).

Lisaks mõjutab mükoriisaseente geograafilist levikut ka sobivate peremeestaimede olemasolu (Öpik jt. 2010). See võib aga omakorda osutada üheks seeneliikide lahknemise põhjuseks (Pringle jt. 2009). Mõned mükoriisaseente taksonid on siiski ka üldlevinud (Öpik jt. 2006, 2010; Moora jt. 2011). Laialt levinud AM-seened on tüüpiliselt seostunud väga mitmete taimeliikidega, eriti sellistega, mis ei oma kasvukoha suhtes selgeid eelistusi. Vähemlevinud AM-seened seostuvad aga väiksema arvu liikidega, mis on teatud keskkonnatingimustele spetsialiseerunud ja seega ka kitsamalt levinud (Öpik jt. 2010).

2.2. Taimeliigid ja AM-seenekooslused üksteise mõjutajana

Taimed mõjutavad nii otseselt (läbi metabolismi) kui ka kaudselt (mõjutades taime- ja mullakoosluste arengut ja struktuuri) mullakeemiat, -bioloogiat ja -ökoloogiat, ja see omakorda mõjutab kohalikku AM-seente kooslust (Shah jt. 2009). Sel moel kujunenud mullaorganismide kooslus võib aga taimede kasvu ning ka levikut mõjutada teisiti, kui seda tegi samas kohas eelnevalt olnud mullaorganismide kooslus (Bever 2003). Muutuda võib taimede toitainete kättesaadavus, interaktsioonid herbivooridega või ka teiste taimedega (Shah jt. 2009).

Olukorda, kus taimed kujundavad oma juurte ümber mullakoosluse, mis on nende enda kasvuks ebasoodsam kui neid ümbritsevatele teistest liikidest taimedele, nimetatakse negatiivseks tagasisideks (Kuyper & Goede 2005). Negatiivset tagasisidet on tavaliselt kirjeldatud antagonistlike (taim-patogeen) suhete puhul, kuid üha rohkem leidub tõendeid negatiivse tagasiside kohta ka taimede ja nende mutualistide suhetest (Bever 2002). Üheks heaks näiteks selle kohta on Beveri (2002) uuring süstlehise teelega (*Plantago lanceolata*), kus negatiivne tagasiside väljendus kasu ja kahju asümmeetrilisuses taime ja teda koloniseeriva AM-seene vahel (*Scutellospora calospora*). See AM-seen kasvab kõige paremini just süstlehise teelehe juurtel, samal ajal pärssides taime kasvu. Süstlehise teelehe kasvu soodustab enim aga samas koosluses kasvava taimeliigi *Panicum sphaerocarpon* juuri koloniseerivad AM-seened (*Acaulospora morrowiae* ja *Archaeospora trappei*). Selline süstlehise teelehe negatiivne tagasiside annab kasvueelise taimeliigile *Panicum sphaerocarpon*. Samas soodustab taimeliigi *Panicum sphaerocarpon* kasv läbi muutuste AM-koosluses jälle süstlehise teelehe kasvu. Selline olukord aitab kaasa nende kahe taime

kooseksisteerimisele ja seega nii taimede kui AM-seente mitmekesisuse püsimisele (Bever 2002; Kuyper & Goede 2005).

Positiivne tagasiside väljendub olukorras, kus taimed loovad oma juurte ümber sellise mullaorganismide koosluse, mis soosib samade taimeliikide kasvu rohkem kui teistest taimeliikidest pärit indiviidide oma. Selline nähtus on võimalik juhul, kui taimed on kasumlikus suhtes oma juurte ümbruses elavate mikroorganismidega, kaasa arvatud mükoriissete seentega (Kuyper & Goede 2005). Positiivse tagasiside mõju on silmnähtav, kui taimele vajalik sümbiont on keskkonnast puudu ja taime kasv on seetõttu limiteeritud (Bever 2003). Hea näide sellele on Moora jt. (2004) uurimus, kus AM-seeni sisaldavas mullas kasvanud taimed olid palju edukamad kui need taimed, mis kasvasid steriilses mullas (Moora jt. 2004).

Positiivselt tagasisidestatud mutualistlikke interaktsioone taime ja seene vahel peetakse tavaliselt taimekoosluste mitmekesisust kahjustavaks (Bever 2002; Reinhart & Callaway 2006). Positiivne tagasiside võib aga osutada kasulikuks taimeliikide levikul, suurendades taimeliikide ellujäämist ja konkurentsivõimet uues elupaigas. Ühed aktuaalseimad näited mullaelustiku positiivse tagasiside mõjust taimekooslustele on seotud invasiivsete taimedega (van der Putten jt. 2013), milledele keskendub ka käesoleva töö teine pool.

3. Taimede invasiivsus

3.1. Taimeliikide invasiivseks muutumine

Ühe kasvukoha taimekoosluse moodustavad erinevatest liikidest taimeisendid, mis on sinna kasvukohta levida suutnud ja seal kasvama jäänud (van Andel 2005). Suurem osa taimekoosluses olevatest liikidest on pärismaised (ingl. k. *native species*), mis tähendab, et nad on selles piirkonnas arenenud või oma arengupiirkonnast antud kohta iseseisvalt levinud (Rejmanek jt. 2005). Lisaks neile võivad aga taimekooslusesse kuuluda ka võõrliigid (ingl. k. *alien species*), mis on geograafiliselt kaugest piirkonnast vaatlusalusesse piirkonda sattunud kas sihipärase või juhusliku inimtegevuse abil. Enamik võõrliike esinevad uues piirkonnas ajutiselt ja juhuslikult. Juhuslik võõrliik võib olla võimeline paljunema, kuid ei suuda säilitada pikaajaliselt püsivat populatsiooni. Püsiva populatsiooni saavutamiseks peavad üksikud isendid toetuma võimalusele, et introductseerimisprotsess toimub korduvalt pikema aja vältel. Selliseid võõrliike, mis moodustavad jätkusuutlikke populatsioone välise abita ja paljunevad järjekindlalt, kuid ei levi ulatuslikult, nimetatakse naturaliseerunud liikideks (Richardson jt. 2000a; Rejmanek jt. 2005). Osa naturaliseerunud taimedest suudavad aga moodustada suurel hulgal paljunemisevõimelisi järglasi, mis levivad laialdaselt kaugemale algselt introductseeritud alast. Neid taimi nimetatakse invasiivseteks (Richardson jt. 2000a). Seda, kas antud takson on naturaliseerunud ja mitteinvasiivne või invasiivne, on tihti keeruline otsustada, kuna üleminekud levikuetappide vahel pole alati selged. Samuti varieerub erinevatel võõrtaimedel ka kohanemisperiod – üks takson võib liikuda ühest etapist teise pika aja jooksul, teine levib aga väga kiiresti ja edukalt. Siin tuleb lisaks arvestada ka võõrtaime paljunemise iseärasusi (Richardson jt. 2000a). Invasioonietapis on taimepopulatsioonid juba küllaltki laiaulatuslikud ning nende hävimise tõenäosus uues piirkonnas on väike (Menges 2000; Richardson jt. 2000a). Invasiivtaimed võivad mõjutada ökosüsteemide tasakaalu ja toimimist ning neil võib olla suur mõju kohalikule mitmekesisusele (Richardson jt. 2000a).

3.2. Invasiivsete taimede omadused

Invasiivsust ei saa seletada üheainsa mehhanismi alusel. Mingi taimeliigi potentsiaali muutuda invasiivseks võivad mõjutada taime enda bioloogilised omadused (Rejmanek jt. 2005; Pringle jt. 2009). Rejmanek jt. (2005) üldistas mitmeid uurimusi, mis on võrrelnud invasiivsete taimede omadusi pärismaiste taimede omadega, et jõuda arusaamisele, millised

omadused tagavad eduka invasiooni. Nad järeldasid, et edukamad invandid on sellised taimed, millel on ühtlaselt hea kohasus suure keskkonnatingimuste ulatuse juures. Taime invasiivsuspotentsiaali võib näidata ka taime lai levikuulatus, kuigi leidub ka erandeid, näiteks kiirjas mänd (*Pinus radiata*) ja väikeseõiene lemmalts (*Impatiens parviflora*). Kõige olulisemaks invasiivsuse potentsiaali näitajaks peetakse aga mitmeid paljunemise ja levimisega seotud tunnuseid. Näiteks on efektiivseks paljunemisstrateegiaks vegetatiivne paljunemine, mis on eriti tihedalt seotud veekeskkonnas invasiivseks muutumisega. Edukalt uusi alasid koloniseerivad taimed on sageli isetolmlejad. Samas võib heterogeenses keskkonnas tulla invasioonile kasuks levimisstrateegiate paindlikkus vastavalt keskkonnatingimustele. See tähendab, et kui invadeeruva liigi isendeid on vähe, tasub liigil investeerida rohkem isetolmlemisse. Populatsiooni kasvades tasub aga suurendada risttolmlemise osakaalu, kuna geneetiliselt mitmekesisem populatsioon suudab keskkonnatingimustega paremini kohaneda ning on pika aja jooksul püsivam. Lisaks on invasiivsetel taimedel tüüpiliselt kõrge seemnetest paljunemise edukus. Ka selgroogsete abil seemnete levitamine võib invasiivsetele taimedele anda eelise teiste taimede ees, samas kui näiteks haruldastel taimedel on tihti äärmiselt keerukad levismehhanismid (Rejmanek jt. 2005).

3.3. Keskkonna roll taimede invasioonis

Samas võivad võõrliigi invasiivseks muutumist mõjutada uue keskkonna biotilised ja abiotilised tegurid (Pringle jt. 2009). Lokaalsete keskkonnatingimuste erinevus võimaldab osaliselt seletada ka samas regioonis paiknevate erinevate koosluste varieeruvat invariantide rohkest (Rejmanek jt. 2005). Üldiselt on mõõdukate keskkonnatingimustega ökosüsteemis paiknevad taimekooslused invasioonile vastuvõtlikumad kui ekstreemsete tingimustega kohanenud kooslused. Oletatavasti on ariidsed tingimused sobimatud invasiivtaimede idanemiseks ja taime ellujäämiseks. Niisked elupaigad aga ei paku invariantidele vajalikke ressursse (peamiselt valgust) ning konkurentsitase kohalike liikidega on kõrge. Samas, kui uude regiooni introductseeritakse kõikide sealsete keskkonnatingimustega sobiv liik, võib ka algselt invasiooniresistentseks peetud piirkond olla invasioonile vastuvõtlik (Rejmanek jt. 2005).

Kuna invasiivsed taimed on enamasti inimkaaslejad, on nad sageli kohastunud ökosüsteemidele, kus esineb mitmesuguseid inimtegevusest põhjustatud häiringuid. Nii leidub invasiivsete taimede hulgas rohkelt umbrohutaimi, mis kasvavad põldudel ja maanteed ääres.

(Sax & Brown 2000). Vaid vähesed invasiivsed liigid suudavad suksessiooniliselt arenenud kooslustesse tungida, näiteks põlistes metsades esineb võõrliike vähesel määral (Rejmanek jt. 2005). Kõige vähem leidub invasiivseid taimi niisketes rohumaakooslustes ning soodes (Pyšek jt. 2002). Ka häirimata troopilised metsad, kus on kiirelt arenev ja vahelduv mitmerindelne taimestik, on invasiivsetele taimedele üsna vastupidavad (Rejmanek jt. 2005).

Uurides taimekoosluse vastuvõtlikkust invasioonile tuleb peale abiootiliste tegurite arvestada ka biootilistega (Pringle jt. 2009). Senised tööd, mis on keskendunud uue piirkonna biootilise keskkonna mõjudele taimede invasiivsusele, on tegelenud peamiselt invasiivsete taimede ja nende looduslike vaenlaste (herbivooride, patogeenide) vaheliste interaktsioonidega.

Positiivsetele vastastikmõjudele on vähem tähelepanu pööratud (Pringle jt. 2009). Samas peetakse selliseid ökosüsteeme, kus leidub rohkelt potentsiaalseid mutualistlikke partnereid, näiteks generalistlikke mükoriisaseeni ja tolmeldajaid, invasioonile vastuvõtlikumaks (Richardson jt. 2000b). Seetõttu võib näiteks mükoriissetel seentel olla oluline roll taimede invasiooniedukuses (Pringle jt. 2009).

4. Arbuskulaarse mükoriisa tähtsus invasioonis

4.1. Arbuskulaarse mükoriisa mõju taimede invasiivsusele

Kuna AM-seened on levinud üle maailma ja enamik maismaaliike (80-90%) on AM-seentega sümbioosis, arvati varem, et AM-seened omavad väikest peremeesspetsiifilisust (Wang & Qiu 2006; Smith & Read 2008). Seetõttu peeti vähetõenäoliseks, et just AM-seened võivad põhjustada teatud võõrliikide dominantsust ja invasiivsust (Richardson jt. 2000b). Samas on hiljutised uuringud näidanud, et mõned AM-seente liigid omavad siiski eelistusi peremeestaimede liikide või ökoloogiliste gruppide suhtes (Bever 2003; Fitter 2005; Öpik jt. 2009). Lisaks on leitud, et taimede võime moodustada sümbioosi generalistlike mutualistidega soodustab nende invasiivseks muutumist (Rejmanek jt. 2005) ja sobivate mutualistide puudumine uues piirkonnas võib invasiooni pidurdada (Parker 2001). Seega võib arvata, et mükoriissel sümbioosil võib olla väga oluline roll liigi ökoloogilises seisundis ja invasiooniedukuses (Pringle jt. 2009).

Nagu kõikide taimede puhul, võivad ka invandi ja AM-seente vahelised interaktsioonid varieeruda mutualismist ja kommensalismist parasitismini. See sõltub erinevatest faktoritest nagu peremeestaimelise iseärasustest, mulla toitainerohkusest ja paljudest muudest keskkonnatingimustest. Nende interaktsioonide puhul eristatakse AM-seene mõju, mis vähendab invasiivtaime konkurentsivõimet looduslike liikide suhtes ehk tekitab negatiivse tagasiside taime ja seene arvukuse vahel (negatiivne mõju) ja sellist, mis tõstab nende konkurentsivõimet ehk tekitab positiivse tagasiside (positiivne mõju). Enamus uuringuid on täheldanud AM-seente positiivset mõju invantidele, kuid on ka näiteid, kus AM on loodusliku liigi eelistamisega invantide leviku maha surunud (Shah jt. 2009).

Samas on ka töid, mis näitavad AM-seente väikest rolli taimede invasiooniedukuse määramisel. Näiteks Klironomose (2002) katsed Kanada rohumaade invasiivsete ja kohalike haruldaste taimedega näitasid, et kohalikel AM-seentel oli nii invasiivsetele kui ka haruldastele taimedele sarnane mõju. Taimede kasvuerinevus tekkis hoopis mullapatogeenide tõttu – haruldaste taimede kasvu piirasid nende juurtele kuhjunud patogeenid ning seetõttu said invasiivsed liigid kohalike ees eelise (Klironomos 2002). Samas kui looduslikud liigid peavad koevoluteerunud konkurentidega elukoha ja ressursside üle võistlema, leidub invantidel vähe looduslikke konkurente ja vaenlasi. Seda nimetatakse vaenlasest vabanemise hüpoteesiks (ingl. k. *enemy release hypothesis*) (Mitchell & Power 2003).

Mükoriisa ja invariantide vaheliste suhete uurimine on siiani olnud teatud määral ühekülgne. Täheldada võib näiteks liiga suurt keskendumist ühe- ja mitmeaastastele niidu rohttaimedele võrreldes muude ökosüsteemidega. Samuti on välivaatluste asemel liiga suurt rõhku pandud kasvuhooneeksperimentidele, mis ei suuda piisavalt matkida loodusliku keskkonna interaktsioonide keerukust (Shah jt. 2009). Tihti eelistatakse eksperimentides kasutada seeni, mis on generalistid, taluvad erinevaid keskkonnatingimusi ning on kiire koloniseerimisvõimega (Smith & Read 2008). Samuti on leitud, et AM-seeneliike on palju rohkem, kui seni arvatud (Öpik jt. 2013). Näiteks Moora jt. (2011) artiklis kirjeldati mõnede Euroopast ja Hiinast pärit mullaproovide AM-seente kooslusi ning leiti, et 17% Euroopa proovidest ja 57% Hiina proovidest leitud seenetaksonitest olid varem kirjeldamata. See näitab, kui vähe on AM-seente globaalset mitmekesisust seni uuritud, ning seetõttu tuleb suhtuda kriitiliselt seniste andmete baasil loodud üldistustesse.

4.2. Invasiivse taime mükoriisne staatus

Selgitamaks mükoriisa võimalikku rolli taimede invasioonis on esmaoluline invasiivse taime mükoriisse staatuse määramine. Pringle jt. (2009) tõid välja kaks peamist hüpoteesi invasiivse taime ja AM-seene suhete kirjeldamiseks:

- 1) Invasiivne taim on mittemükoriisne või fakultatiivne sümbiont.

Pringle jt. (2009) uurisid USA lääne- ja California regioonis invasiivsete taimede mükoriisset staatust. Selgus, et enamik uuritud taimedest mükoriisset sümbioosi ei moodustanud. Sellest võiks järeldada, et invasiivsetel taimedel on kasulikum olla võimalikult vähe sõltuv ümbritsevatest keskkonnatingimustest, et edukalt erinevate tingimustega kooslustes naturaliseeruda, ehk olla kas mittemükoriisne või fakultatiivselt mükoriisne (Pringle jt. 2009). Suur osa uuritud invasiivtaimeliikidest on leitud häiringutega piirkondadest, kus konkurentsitas kohalike liikidega peaks teoreetiliselt olema väiksem. Häiringutega alad on sobivamaks elupaigaks just mittemükoriissetele taimedele, seda seetõttu, et häiritud muldades on mütseel tihti lõhutud või katkestatud, samuti pole seal fosforipuudust. Ristõielised, mis on üks suurimaid mittemükoriisseid sugukondi, eelistabki just häiringutega elupaiku, samas sugukond lõikheinalised (*Cyperaceae*), mis on samuti tüüpiliselt mittemükoriisne, eelistab häirimata kooslusi (Fitter 2005).

- 2) Invasiivne taim on obligatoorne sümbiont, mis on oma mutualistlikes suhetes paindlik või spetsiifiline.

Obligatoorsed AM-taimed ei suuda edukalt levida oma areaalist väljaspool, välja arvatud juhtudel, kui taim suudab moodustada sümbioosi kohalike seentega, taim levib koos sümbioosis oleva seenega või taime spetsiifiline sümbiont on juba uues koosluses naturaliseerunud (Pringle jt. 2009). Arvatakse, et sobiva AM-seenpartneri leidmine on taimele reeglina lihtne (Rosendahl jt. 2009). Invasiivsete taimede head sobiva seenpartneri leidmist näitas näiteks Moora jt. (2011) uuring karuspalmi (*Trachycarpus fortunei*) juuri koloniseerivatest AM-seente kooslustest erinevates piirkondades. Karuspalm introducteeriti eksperimentaalselt üheksasse erinevasse kohta Euroopas, kus karuspalm pole naturaliseerunud ja ühte piirkonda, kus ta on iseseisvalt invasiivseks muutunud. Karuspalmiga assotsieeruvate AM-seente liigilist koosseisu võrreldi taime looduslikus elupaigas, Hiinas, leiduvaga. Tüüpiliselt olid karuspalmi juured koloniseeritud seente poolt, mida leidis paljudel peremeestaimeliikidel ja mis olid geograafiliselt laialt levinud. Seega kinnitati uurimuses hüpoteesi, et edukaid invante ei piira tuttavate mükoriisaseente puudumine, vaid nad suudavad need asendada teiste sobivate liikidega. Tulemused võivad viidata sellele, et generalistlikud AM-seened suudavad kiirelt kohaneda uute taimedega või on invasiivsed liigid suutelised muutma AM-seente kooslust endale sobivaks (Moora jt. 2011).

4.3. AM-seente tähtsus invasiivsust soodustavates mehhanismides

4.3.1 Mutualistliku tõhususe hüpotees

Kuna hiljutised uuringud on aga leidnud tõestust ka sellele, et AM-sümbioosis olevatel seen- ja taimpartneritel on üksteise suhtes eelistusi (näiteks Uibopuu jt. 2009), võib AM-seenekoosluste erinev levik (Öpik jt. 2013) mõjutada taimede invasiivsust. Mutualistliku tõhususe hüpoteesi (ingl. k. *enhanced mutualisms hypothesis*) kohaselt aitavad mutualistid invasiivset liiki introducteeritud alal rohkem kui oma looduslikus elupaigas ning invasiivsed liigid võivad saada eelise looduslike liikide ees tänu uudsetele sümbioosidele. Näiteks Reinhart ja Callaway (2006) leidsid, et invasiivsetel taimedel on oma looduslikes elupaikades enamasti negatiivsem mullakoosluse kogumõju kui introducteeritud piirkondades. Samas mullakoosluste positiivne või negatiivne mõju taimedele võib aja jooksul intensiivistuda või väheneda, kuna mullakoosluste enda struktuur muutub aja jooksul (Bever 2002). Ka invasiivsetel taimedel muutub mullakoosluse kogumõju aja jooksul negatiivsemaks, kuna asustustihedus tõuseb ning patogeenid kuhjuvad (Klironomos 2002). Samuti pole mutualistliku tõhususe hüpoteesi veel teaduslikult tõestatud. Näiteks uuringus hariliku robiiniaga leiti, et see taim kasvab koos looduslikust piirkonnast pärinevate AM-seentega

paremini kui laienenud ja invasiivsetest piirkondadest pärinevatega. See võib viidata hariliku robiinia ja selle looduslikus elupaigas levinud AM-seente omavahelisele spetsialiseerumisele, kuna puu oli edukalt koloniseeritud paljude erinevate mutualistide poolt kõigis kolmes piirkonnas (Callaway jt. 2011).

4.3.2 Degradeeritud mutualismide hüpotees

Mükoriisa mõju invasiivtaime konkurentsivõimele ei pea avalduma otseselt, vaid võib avalduda ka teiste koosluses esinevate liikide kaudu. Degradeeritud mutualismide hüpotees (*degraded mutualisms hypothesis*) seisneb mittemükoriisete invasiivsete taimede eeldatavas võimes mõjutada kohalike AM-seente kooslusi ning seeläbi ka neid koloniseerivaid taimi. Häiritud mullaelustik võib muutuda vastuvõtlikumaks mittemükoriisete taimede invasioonile, pärssides samal ajal kohalikke taimi. Näiteks Vogelsang jt. (2004) poolt uuritud California rohumaade kohalikud liigid sõltuvad üsna tugevalt neid koloniseerivatest AM-seentest. Kui sinna piirkonda tungis mittemükoriisne invant, inhibeeris see kohalikke AM-seeni tugevalt ning see mõjus negatiivselt ka kohalike taimede kasvule (Vogelsang jt. 2004; Reinhart & Callaway 2006).

4.3.3 Uudsete relvade hüpotees

Invasiivsete taimede võime mõjutada taime ja mullakooslusi võib avalduda ka läbi invariantide poolt eritatud keemiliste ühendite, mis võivad olla tõhusamad uutes elukohtades, kuna sealsetel organismidel puudub nende vastu kohastumus. Seda nimetatakse uudsete relvade hüpoteesiks (ingl. k. *novel weapons hypothesis*). Invariantide poolt eritatud biokemikaalid võivad mõju avaldada erinevat moodi. Fütotoksilised kemikaalid mõjutavad otseselt teiste taimede kohasust (näiteks Inderjit jt. 2006). Samas võivad kemikaalid stimuleerida kohalike taimede mullapatogeenide kasvu. Mangla ja Callaway (2008) näitasid katses troopilise invasiivtaimega *Chromolaena odorata*, et taime poolt eritatud kemikaalid soodustasid generalistist patogeenseene *Fusarium semitectum* kuhjumist kohalike taimede risosfääri. Patogeenide kuhjumine kahjustas ja inhibeeris kohalike taimede kasvu tugevasti ning aitas kaasa invasiivtaime domineerimisele. Lisaks patogeenidele võivad keemilised ühendid mõjutada ka kohalike taimede mutualistlike mullaorganismide elutegevust. Inhibeerides mutualistide elutegevust, vähendavad invandid sel moel ka kohalike, obligaatselt mutualistlike taimede kohasust (Callaway jt. 2008). Näiteks Callaway jt. (2008) näitasid, et Euroopas tavaline salukõdririk (*Alliaria petiolata*), mis on Põhja-Ameerika häirimata

metsakoosluste madalrindes üks agressiivsemaid invante, inhibeerib juureeritiste abil kohalike liikide mutualistlike AM-seente elutegevust. Kohalikud liigid on nendest mükoriisaseentest sõltuvad ning seetõttu nende toitainete kättesaadavus halveneb. See suurendab võõrliigi edukust uues piirkonnas. Euroopas salukõdrikuga samas koosluses olevad taimed on aga nende biokemikaalidega kohastunud ning seetõttu on erinevate biokemikaalide mõju neile väiksem. Samuti ei reageerinud juureeritistele mittemükoriisseid taimeliigid, mis tõestab otsesest AM-seente inhibeerimist.

Kokkuvõte

Käesolev töö seletas lahti mükoriisa mõiste ja andis kirjandusel põhineva lühiülevaate arbuskulaarse mükoriisa (AM) olemusest ning funktsioonidest. Vaadeldi ka seda, kuidas AM moodustavate seente liigid ja nende levik võiks mõjutada taimede levikut. Klassikalise arusaama kohaselt on AM-seeneliigid ülemaailmselt levinud ja valdavalt generalistlikud, millisel puhul saab järeldada, et AM mõju taimede levikule on minimaalne. Samas on viimastel aastatel avaldatud tööd näidanud, et erinevatest ökosüsteemidest pärit AM-seenekooslused mõjutavad taimi erinevalt, kusjuures see mõju võib sõltuda konkreetsest taimeliigist. Selline muster annab ka alust arvata, et AM-seentel on tõenäoliselt oluline mõju taimeliikide levikule. Samas on ka teada, et taimekooslused mõjutavad AM-seente kooslust ning see muutus mõjutab omakorda taimekooslusi. Olukord, kus taime poolt kujundatud AM-seente kooslus kiirendab sama taimeliigi levikut ja domineerivaks muutumist, võib olla oluline taimede invasiooni soodustaja.

Käesolevas töös kirjeldatakse ka taimede invasiooni mõistet ning tegureid, mis soodustavad taimede invasiooniedukust ja keskkonna rolli selles. Suure invadeerumispotentsiaaliga taimedeks peetakse eelkõige neid, millel on robustsed paljunemis- ja levimisstrateegiad. Lisaks mõjutavad taimede invadeerumise edukust nii abiootilised kui ka biootilised tegurid, näiteks mutualistlike mullaorganismide olemasolu.

AM-seentel on tüüpiliselt täheldatud positiivset mõju invandi elumusele, kuid mõnedel juhtudel võib mutualistlike mullaorganismide mõju olla tühine ja määravaks saada hoopis patogeensete mullaorganismide mõju. AM-seente olulisuse selgitamisel on vaja määrata invasiivsete taimede mükoriisne staatus, ning see, kas need taimed omavad eelistusi AM-seenpartnerite suhtes. Viimaste aastatega on selgunud üha enam, et nii otsesed kui ka kaudsed interaktsioonid AM-seentega võivad soosida invasiivsete taimede domineerimist, näiteks juhul, kui luuakse uudseid mutualisme uues piirkonnas või kui invasiivtaimed suruvad alla kohalikele taimedele vajalikke AM-mutualiste.

Seega võib arbuskulaarne mükoriisa olla oluline komponent invasiivsust soodustavates mehhanismides, mistõttu ei saa invasiooni selgitada puhtalt taim-taim suhete kontekstis, vaid tuleb arvestada nii koosluse maapealsete kui ka maa-aluste teguritega. AM seente koosluste täpne mõju taimede invasioonile vajab aga veel edasist uurimust, kuna seda käsitlevaid töid on endiselt vähe.

Summary

The role of arbuscular mycorrhiza in determining the distribution of plant species

In the current thesis I explained the definition of mycorrhizal symbiosis in general and gave an overview about the nature and functions of arbuscular mycorrhiza (AM), which is the most abundant type of mycorrhiza. Conventionally, AM fungi are expected to be uniformly distributed over the continents and form predominantly generalistic associations with plant species. In such case, the effect of AM on the distribution of plants is expected to be rather indistinguishable. Recent evidence therefore demonstrates that AM-fungi from different ecosystems differ from their effect on the performance of studied plant species and this effect can be plant species-specific. In the light of this accumulating evidence, the distribution of AM-fungal species can be an important factor influencing the distribution of plant species. It is also known that simultaneously with the effect of plant communities on AM-fungal communities, the latter can shape plant communities in turn. If this existing feedback mechanism has positive effect, it can strongly promote the distribution and dominance of some plant species and it can play a role in plant invasions.

In the current thesis I also defined plant invasions and described the factors, which facilitate the invasiveness of a plant species and the effect of environmental factors on this process. Successful reproductive and dispersal abilities are believed to be the key factors of invasive plant species. However, abiotic and biotic factors are also believed to play important role in determining the success of plant invasions.

Occurrence of mutualistic soil biota like AM-fungi have typically shown to have positive effect on the growth of invasive plant species. However, the role of mutualistic fungi can be minor compared to the effect of other soil organisms like pathogenic fungi. To disentangle the role of AM-fungi on plant invasions, it is crucial to consider the mycorrhizal status of invasive plants and study whether they have specific preferences to AM-fungal partners. Accumulating evidence is demonstrating that direct and indirect interaction with AM-fungi is promoting the invasiveness of plants. For example, plant species can form novel mutualisms in their introduced habitat, while inhibiting the abundance of soil mutualists which are beneficial to their competitors.

Thus, arbuscular mycorrhiza can be an important component of the mechanism that promotes plant invasion. However, the exact role of AM-fungi still needs to be verified as the amount of evidence, especially considering the effect of AM-fungal species, is still limited.

Tänuavaldused

Täna väga oma juhendajaid Kadri Kooremit ja Mari Moorat, kes olid vastutulelikud, abivalmid ja kannatlikud ning kelle abi oli antud töö valmimisel asendamatu.

Kasutatud kirjandus

- Bever, J. D. (2002). Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1509), 2595–601.
- Bever, J. D. (2003). Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 157(3), 465–473.
- Brundrett, M. (2004). Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 79(3), 473–495.
- Cairney, J. W. (2000). Evolution of mycorrhiza systems. *Die Naturwissenschaften*, 87(11), 467–475.
- Callaway, R. M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., Stinson, K., et al. (2008). Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*, 89(4), 1043–55.
- Callaway, R. M., Bedmar, E. J., Reinhart, K. O., Silvan, C. G., & Klironomos, J. (2011). Effects of soil biota from different ranges on Robinia invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology*, 92(5), 1027–1035.
- Carvalho, L. M., Correia, P. M., & Martins-Loução, M. A. (2004). Arbuscular mycorrhizal fungal propagules in a salt marsh. *Mycorrhiza*, 14(3), 165–70.
- Chaudhary, V. B., Lau, M. K., & Johnson, N. C. (2008). Macroecology of Microbes – Biogeography of the Glomeromycota. In A. Varma (Ed.), *Mycorrhiza* (pp. 529–563). Springer Berlin Heidelberg.
- Clark, R. B., & Zeto, S. K. (2000). Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition*, 23(7), 867–902.
- Dumbrell, A. J., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C., & Fitter, A. H. (2010). Idiosyncrasy and overdominance in the structure of natural communities of arbuscular mycorrhizal fungi: is there a role for stochastic processes? *Journal of Ecology*, 98(2), 419–428.
- Finlay, R. D. (2008). Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of experimental botany*, 59(5), 1115–26.
- Fitter, A. H. (2005). Darkness visible: reflections on underground ecology. *Journal of Ecology*, 93(2), 231–243.
- Genre, A., Chabaud, M., Faccio, A., Barker, D. G., & Bonfante, P. (2008). Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *The Plant cell*, 20(5), 1407–20.
- Hart, M. M., & Reader, R. J. (2002). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153(2), 335–344.

- Hempel, S., Götzenberger, L., Kühn, I., Michalski, S. G., Rillig, M. C., Zobel, M., & Moora, M. (2013). Mycorrhizas in the Central European flora - relationships with plant life history traits and ecology. *Ecology*.
- Inderjit, Callaway, R. M., & Vivanco, J. M. (2006). Can plant biochemistry contribute to understanding of invasion ecology? *Trends in plant science*, 11(12), 574–80.
- Kenrick, P., & Crane, P. R. (1997). The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389(6646), 33–39.
- Klironomos, J. N. (2002). Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 417(6884), 67–70.
- Klironomos, J. N. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84(9), 2292–2301.
- Kuyper, T. W., & De Goede, R. G. M. (2005). Interactions between higher plants and soil-dwelling organisms. In van der Maarel (Ed.), *Vegetation Ecology* (2nd ed., pp. 286–308). Oxford: Blackwell Science Oxford, UK.
- Leake, B. Y. J. R. (1994). Tansley Review No. 69 The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist*, (69), 171–216.
- Mangla, S., & Callaway, R. M. (2007). Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, 96, 58–67.
- Menges, E. (2000). Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in ecology & evolution*, 15(2), 51–56.
- Mitchell, C. E., & Power, A. G. (2003). Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421(6923), 625–7.
- 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(4), 554–562.
- Moora, Mari, Berger, S., Davison, J., Öpik, M., Bommarco, R., Bruelheide, H., Kühn, I., et al. (2011). Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing. *Journal of Biogeography*, 38(7), 1305–1317.
- Parker, M. A. (2013). Mutualism as a constraint on invasion success for legumes and rhizobia. *Diversity and Distributions*, 7(3), 125–136.
- Pringle, A., Bever, J. D., Gardes, M., Parrent, J. L., Rillig, M. C., & Klironomos, J. N. (2009). Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 699–715.
- Pyšek, P., Jarošík, V., & Kučera, T. (2002). Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation*, 104, 13–24.
- Reinhart, K. O., & Callaway, R. M. (2006). Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170(3), 445–457.

- Rejmánek, M., Richardson, D. M., Pyšek, P., & van der Maarel, E. (2002). Plant invasions and invasibility of plant communities. In E. van der Maarel (Ed.), *Vegetation ecology* (pp. 332–355). Blackwell Science Oxford, UK.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000a). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Biodiversity Research*, 6(2), 93–107.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J., & Rejmánek, M. (2000b). Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75(1), 65–93.
- 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), 4316–29.
- Sax, D. F., & Brown, J. H. (2000). The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, 9(5), 363–371.
- Selosse, M.-A., Richard, F., He, X., & Simard, S. W. (2006). Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in ecology & evolution*, 21(11), 621–8.
- Shah, M. a, Reshi, Z. a, & Khasa, D. P. (2009). Arbuscular Mycorrhizas: Drivers or Passengers of Alien Plant Invasion. *The Botanical Review*, 75(4), 397–417.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (p. 800). London, UK: Academic press.
- Taylor, A. F. S., & Alexander, I. (2005). The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*, 19(03), 102.
- Treseder, K. K., & Cross, A. (2006). Global Distributions of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Ecosystems*, 9(2), 305–316.
- 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(10), 2141–2146.
- 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(1-2), 331–339.
- van Andel, J (2005). Species interactions structuring plant communities. In E. van der Maarel (Ed.), *Vegetation ecology* (pp. 238–264). Blackwell Science Oxford, UK.
- van der Heijden, M. G. A., Boller, T., Wiemken, A., & Sanders, I. R. (1998). Different Arbuscular Mycorrhizal Fungal Species Are Potential Determinants of Plant Community Structure. *Ecology*, 79(6), 2082–2091.

- van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., et al. (2013). Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. (M. Hutchings, Ed.) *Journal of Ecology*, 101(2), 265–276.
- Wang, B., & Qiu, Y.-L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), 299–363.
- Willis, A., Rodrigues, B. F., & Harris, P. J. C. (2013). The Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32(1), 1–20.
- Vogelsang, K. M., Bever, J. D., Griswold, M., & Schultz, P. A. (2004). The Use of Mycorrhizal Fungi in Erosion Control Applications. California Department of Transportation. Sacramento, CA, USA.
- 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. *The New phytologist*, 184(2), 424–37.
- Öpik, M., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J. M., Reier, U., et al. (2010). The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*, 188(1), 223–241.
- Öpik, Maarja, Moora, M., Liira, J., & Zobel, M. (2006). Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94(4), 778–790.
- Öpik, Maarja, Zobel, M., Cantero, J. J., Davison, J., Facelli, J. M., Hiiesalu, I., Jairus, T., et al. (2013). Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Rahel Valdmaa _____
(sünnikuupäev: _____ 22.08.1991 _____)
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
_____ Arbuskulaarse mükoriisa roll taimede levikus _____

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendajad on _____ Kadri Koorem ja Mari Moora _____,
(*juhendaja nimi*)

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2013**