

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

Siim-Kaarel Sepp

**MAAKASUTUSE MÕJU ARBUSKULAARMÜKORIISSETE  
SEENTE MITMEKESISUSELE**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Maarja Öpik

Tartu 2013

## Sisukord

1. Sissejuhatus .....	3
2. Maakasutuse mõju AM seente mitmekesisusele .....	6
2.1. AM seened põllumaadel .....	7
2.1.1. Väetamine .....	7
2.1.2. Monokultuursus .....	8
2.1.3. Mulla mehaaniline häiring .....	9
2.1.4. Põllumajanduse intensiivsus .....	9
2.1.5. AM seente mitmekesisuse mõju taimekasvule .....	11
2.2. AM seened erinevalt majandatud metsades .....	11
2.3. AM seened raskemetalle sisaldavates muldades .....	13
3. Järeldused .....	15
Kokkuvõte .....	17
Summary .....	18
Tänuavaldused .....	19
Kasutatud kirjandus .....	20

## 1. Sissejuhatus

Arbuskulaarne mükoriisa (AM) on sümbioos taimejuurte ning hõimkonda *Glomeromycota* (krohmseened) kuuluva seene vahel (Parniske 2008). AM on taimede seas levinuim sümbioos (Fitter 2005), mida moodustavad 80-90% maismaataimedest (Smith & Read 2008). AM on vanim mükoriisatüüp, fossiilsed leiud ulatuvad tagasi ordoviitsiumi ajastusse 450 mln aastat tagasi, kus taimkate koosnes tõenäoliselt brüofüütidest (Redecker et al. 2000). Arvatakse, et AM moodustamine oli eelduseks maismaa koloniseerimisele taimede poolt (Willis et al. 2012), krohmseened on seega vanim taimedega sümbioosi moodustav organismide rühm (Blackwell 2000; Redecker et al. 2000).

AM seened moodustavad taimede juurtes iseloomulikke struktuure – arbuskuleid, mille kaudu toimub kahesuunaline ainete transport: seene poolt viiakse taime vajalike toitaineid (P, N, mikrotoitained) (Willis et al. 2012), vastutasuks transporditakse kuni 20% taime poolt fikseeritud süsinikust seenesse (Smith & Read 2008). Ainete transport on mõlemapoolselt kontrollitav – taimedel on võime ära tunda kõige kasulikumaid seensümbionte ning suunata rohkem süsinikku just nende hüüfidesse, vastutasuks võivad seened omakorda suunata toitaineid just neile kõige kasulikumasse taime (Kiers et al. 2011). Arbuskulaarne mükoriisa on seetõttu evolutsiooniliselt väga stabiilne, kuna üks sümbiont ei saa teist „orjastada“ (Kiers et al. 2011).

Lisaks otsesele kasule taime jaoks on arbuskulaarsel mükoriisal roll ka mulla struktuuri parandamisel, moodustades stabiilseid mullaagregate. Seente poolt eritatavad ained seovad mullaosakesi ning tulemuseks olev makropoorne struktuur mullas soodustab mulla õhu- ning veevahetust ning hoiab ära erosiooni (Miller et al. 1992; Jeffries et al. 2003).

Samuti võivad krohmseened oluliselt tõsta või ka langetada taimede poolt omastatavat raskemetallide (nt Cu, Zn, Pb) hulka (Heggo et al. 1990; Joner et al. 2000). Tänu sellele omadusele on krohmseente uurimisel rakenduslik väljund raskemetallide poolt saastatud elupaikade taastamisel. Samuti on näidatud, et teatud AM seente taksonid on spetsiifilised raskemetalle hüperakumuleerivatele taimedele ning tõstavad raskemetallide transporti

taimedesse veelgi; sellest omadusest on kasu saastatud alade remediatsioonil, kui on tarvis raskemetall mullast kätte saada ning selleks kasutatakse taimi (Vogel-Mikuš et al. 2005). Erinevustest raskemetallidega seotud funktsioonides (Joner et al. 2000) tuleneb krohmseente mitmekesisuse uurimise tähtsus nii koosluste taastamise kui ka saastunud muldade remediatsiooni valdkonnas.

On näidatud, et AM seened pakuvad sümbioosis taimedega kaitset ka muude abiootilise stressi faktorite eest. AM suurendab taimede taluvust mulla soolsuse (Porcel et al. 2012) ning põua (Augé 2001) suhtes. Samuti on näidatud AM moodustamise rolli taime biootilise stressi leevendamisel: AM sümbioos vähendab nii mullapatogeenide ja mullas elutsevate nematoodide kui ka taime maapealseid osi mõjutavate patogeenide poolt tekitatud kahju taimekudedele (Pozo & Azcón-Aguilar 2007).

Krohmseened on levinud pea kõikjal maailmas, väga hulgaliselt erinevaid taksoneid on leitud troopilistes vihmametsades, vähem väga kuivades ning väga toitaineterikastes muldades (Öpik et al. 2006; Smith & Read 2008). Krohmseente klassifitseerimisel kasutatakse praegusel ajal nii mõistet „liik“ kui ka muid liigitusi. Üks variant krohmseeni klassifitseerida on morfoloogia asemel kasutada erinevusi SSU rRNA geenijärjestustes ning tekitada virtuaaltaksoneid või OTU-sid (ingl. k. *operational taxonomic unit*). Virtuaaltaksoneid oli 2010. aastal tehtud metauuringu andmetel 282, millest kahel kolmandikul oli geograafiliselt või kliimaatiliselt piiratud leviala (Öpik et al. 2010). Kivlin et al. (2011) leidsid oma metauuringus 97% sarnasusläve kasutades, et 18S ja 28S rRNA geenide järjestuste järgi oli erinevaid AM seente taksoneid (OTU) vastavalt 563 ja 669.

On näidatud, et taksonoomilised erinevused AM seente koosluste koosseisus kajastuvad taimede kasvus ning mõjutavad seega taimekoosluste struktuuri ja koosseisu (van der Heijden et al. 1998 a; Moora et al. 2004). Taimede biomassi suurenemist AM seente mitmekesisuse suurenedes on seletatud näiteks erinevat fülogeneetilist päritolu krohmseente omavahelise funktsionaalse komplementaarsusega (erinevad võimekused toitainete transpordis, patogeenide vastases kaitses jne) (Maherali & Klironomos 2007). Täheldatud on ka erinevusi krohmseente elupaigavalikus: generalistid asustavad taimejuuri erinevates

muldades, kuid suurem osa AM seente taksonitest on spetsiifilised teatud tüüpi muldadele, peremeestaimedele, ökosüsteemidele (Oehl et al. 2003, 2004; Öpik et al. 2010).

Käesolevas töös annan ülevaade krohmseente mitmekesisuse uurimise hetkeseisust, täpsemalt erineva maakasutuse mõjust krohmseente koosluste mitmekesisusele ning krohmseente kasutamisest taimkatte mõjutamisel.

## 2. Maakasutuse mõju AM seente mitmekesisusele

Viimaste aastate jooksul on teave krohmseente mitmekesisuse kohta jõudsalt täienenud ning on tekkinud palju uusi arusaamu AM seente ökoloogiast. Vastupidiselt varasemale arvamusele, et krohmseened on suuremalt jaolt generalistid, on metauuringute käigus leitud, et krohmseente taksonid erinevad üksteisest nii geograafilise ja ökosüsteemidevahelise jaotumise kui ka peremeestaimespetsiifilisuse poolest (Öpik et al. 2010; Kivlin et al. 2011). Sealjuures on lai geograafiline levik positiivselt seotud laia peremeestaimede spektriga (Öpik et al. 2010). Näidatud on, et AM seente taksonite hulgas on enamus endeemsed kindlale piirkonnale (näiteks kontinent). Samuti on ilmnenu, et enamik AM seente taksoneid on peremeestaimede osas spetsiifilised teatud taksonitele (Öpik et al. 2010). Lisaks on hiljuti näidatud, et AM seente mitmekesisus on tunduvalt suurem, kui varem arvatud, põhiliselt suure aladevahelise  $\beta$ -mitmekesisuse tõttu, kusjuures AM seenekoosluse koosseisu mõjutavad nii geograafiline vahemaa, peremeestaimede kooslus, keskkonnafaktorid (mulla temperatuur, mulla niiskustase) (Kivlin et al. 2011). Oma metauuringu tulemusena järeldasid Kivlin et al. (2011), et ökosüsteemi taastamisel kasutatavad AM seente kooslused peavad olema efektiivseks rakendamiseks üsna täpselt valitud.

Samas on selge, et AM seente mitmekesisuse andmestik on üldistuste tegemiseks enamiku kontinentide (Lõuna-Ameerika, Aafrika, Aasia, Austraalia) kohta veel puudulik (Öpik et al. 2010, 2013; Kivlin et al. 2011). Samuti on vaja rohkem andmeid teatud suuremate bioomide (parasvöötme metsad, kuivad ökosüsteemid, subtroopilised ja troopilised rohustud) kohta (Öpik et al. 2010). AM seente mitmekesisuse kohta käiv teave pärineb peamiselt siiski looduslikest kooslustest, inimõjuliste bioomide kohta käivad andmed on alles väga katkendlikud. On leitud, et inimõjulistes bioomides võib maakasutus oluliselt mõjutada AM seenekoosluste mitmekesisust (Smith & Read 2008), kuid on näidatud ka vastupidist (Hazard et al. 2013). Kuivõrd AM seente kooslused mõjutavad omakorda taimekoosluste mitmeid parameetreid (van der Heijden et al. 1998 a, b; Joner et al. 2000), on maakasutuse mõju uurimine AM seente kooslustele oluline nii maakasutuse efektiivsuse tõstmiseks kui ka inimõjuliste bioomide taastamisel.

## 2.1. AM seened põllumaadel

Inimmõjuliste bioomide hulgas on arbuskulaarse mükoriisa uurimisel üks enim tähelepanu pälvinutest kindlasti põllumaad. Põhjus on ilmne, maakera rahvaarvu kasvades suureneb vajadus toidu järele ning põllumaad hõivavad järjest suurema osa maismaast (Fitter 2012). Seetõttu on järjest olulisemal kohal tasakaal põllumajandusmaade tootlikkuse ning ökosüsteemide jätkusuutlikkuse vahel. On selge, et arbuskulaarsel mükoriisal on taimede (sealhulgas ka kultuurtaimede) kasvus oluline roll, peamiselt tänu efektiivsemale toitainete hankimisele (Willis et al. 2012), kuid ka mulla struktuuri parandamisele (Miller et al. 1992; Jeffries et al. 2003) ning taimede põuataluvuse (Augé 2001) ning patogeenikaitse (Pozo & Azcón-Aguilar 2007) tõstmisele. Sellest tuleneb ka arbuskulaarse mükoriisa potentsiaalne kasutusvõimalus põllumajanduses nii põldude viljakuse tõstjana alternatiivina intensiivsele väetamisele kui ka näiteks põllumaade potentsiaali säilitamisel loodusliku ökosüsteemi taastamiseks (Chapin III et al. 1997). On näidatud, et võrreldes looduslike kooslustega on arbuskulaarmükoriisete seente kooslused põllumaadel oluliselt vähem mitmekesised (Helgason et al. 1998; Oehl et al. 2003, 2010), kusjuures mitmekesisuse vähenemise põhjusteks on leitud mitmeid erinevaid mehhanisme. Antud peatükis annan kokkuvõtte põllumajanduse erinevate faktorite mõjust AM seenekooslustele ning arbuskulaarse mükoriisa mõjust põllumajandustaimedele.

### 2.1.1. Väetamine

Konkreetsete majandamisfaktorite mõju uurimises AM seente kooslusele on tulemusi andnud erinevate väetamisstrateegiate kasutamine. Konventsionaalses põllumajanduses sageli kasutusel oleva NPK (lämmastik, fosfor, kaalium) väetise mõju on seostatud AM koosluste liigirikkuse languse ning koosluse koosseisu muutusega mitmel korral (Wang et al. 2011; Cheng et al. 2013).

Suurimat mõju AM seenekooslustele on näidatud fosforil, kusjuures oluline on P mõju hindamisel arvestada ajalist faktorit. Näiteks Cheng et al. (2013) leidsid oma katses, et

fosfori ühekordsel lisamisel katselapi AM seente mitmekesisus ei muutunud, küll aga oli tugev mitmekesisust pärssiv ning seenekoosluse struktuuri muutev mõju fosforväetise pikaajalisel regulaarsel lisamisel (antud katses vaadeldi 90-aastase järjepideva majandamise ajalooga katselappe). Fosforväetise mõju seletamiseks pakuti kaks mehhanismi: 1) P defitsiidis kasvavad taimed eritavad rohkem mükoriisa moodustavaid soodustavaid keemilisi signaale (Akiyama et al. 2002; Akiyama et al. 2005), mis aitavad hoida AM seente mitmekesisust kõrgel; ning 2) P defitsiidis kasvavad taimed võivad suunata seensümbiontidele transporditavat süsinikku nendele AM seentele, kes taimedesse fosforit efektiivsemalt transpordivad (Kiers et al. 2011). On näidatud, et mulla fosforisisalduse mõju AM seente kooslusele jääb üldiselt siiski madalamaks peremeestaimede liigi mõjust ning pääseb sageli esile alles kõrgete mulla P kontsentratsioonide puhul (Gosling et al. 2013). Sellega võib seletada ka tulemusi (Beauregard et al. 2010), kus P kontsentratsiooni mõju AM seente mitmekesisusele ei tuvastatud.

### 2.1.2. Monokultuursus

Kui praeguseks ajaks on selge, et enamik AM seente liike on spetsiifilised teatud taimede taksonoomilistele gruppidele (Öpik et al. 2010; Kivlin et al. 2011), siis võib arvata, et tavapõllumajanduse puhul on oluliseks krohmseente liigirikkuse vähendajaks ka monokultuursete põldude kasutamine, kuivõrd erinevate mükoriisaseente jaoks sobilikke peremeestaimi on vähem. On leitud, et monokultuursetel põldudel esinevad enamasti generalistidest AM seente taksonid, keda leidub ka looduslikes kooslustes (Oehl et al. 2003). Samas leidsid Oehl et al. (2010) oma katse tulemusena, et põllumaa taimekoosluse liigilised erinevused ei omanud AM seente kooslusele märgatavat efekti ning mõjutajateks olid pigem mullatüüp ning mehaanilised maakasutuse aspektid. Seega võib põllumaade AM seente madala liigirikkuse peamiseks põhjuseks olla pigem maaharimisega kaasnev häiring ning väetiste ning taimekaitsevahendite kasutamine, mitte niivõrd peremeestaimede väike mitmekesisus.



### 2.1.3. Mulla mehaaniline häiring

Mulla mehaanilise häiringu all põllumajanduses mõistetakse peamiselt kündmist ning rasketehnikast tingitud mulla kokku surumist. Mulla kündmine on üks tähtsamaid AM seente kooslusi muutvaid faktoreid (Smith & Read 2008). Samuti on näidatud, et mulla tihedusele reageerivad krohmseente taksonid erinevalt nii võimes koloniseerida taimede juuri kui ka toitainete otsimise efektiivsuses, tekitades selektiivse keskkonna teatud taksonitele ning muutes AM seente koosluse koosseisu (Drew et al. 2006). Kündmise mõju AM seentele seisneb juurevälise mütseeli lõhkumises (Evans & Miller 1990) ning mulla pindmise kihi koostise muutmises (Kabir et al. 1998). Oehl et al. (2003) leidsid oma katses, et regulaarselt küntud mullale olid iseloomulikud kiiresti spoore moodustavad AM seente taksonid.

Kündmise mõju AM seente koosluse mitmekesisusele on siiski veel ebaselge. On küll näidatud, et kündmine vähendab oluliselt AM seenekoosluse mitmekesisust. Näiteks leidsid Brito et al. (2012) oma katses, et regulaarselt küntud katsepõllul oli AM seente liigirikkus 40% väiksem kui kündmata põllul. Teisalt leidub ka tulemusi, kus on näidatud vastupidist. Näiteks Miras-Avalos et al. (2011) leidsid oma katse põhjal, et küntud põldudel oli AM seente liigirikkus suurem kui kündmata põldudel. Seda seletati Grime'i mõõduka häiringu hüpoteesiga (Grime (1973) Miras-Avalos et al. (2011) järgi), mille järgi ökosüsteemides toimuvad häiringud, mõjutades enim just domineerivaid liike, takistavad nõrgemate liikide konkurentset eemaldamist. Samamoodi takistab ka kündmine konkurentsivõimelisemate AM seenetaksonite domineerimist koosluses, tekitades pidevalt ruumi ka vähem konkurentsivõimelistele liikidele (Miras-Avalos et al. 2011).

### 2.1.4. Põllumajanduse intensiivsus

Erineva intensiivsusega põllumajandusvormidest on AM seenekoosluste uurimisel suurt tähelepanu pälvinud orgaanilise põllumajanduse võrdlus konventsionaalse põllumajandusega. On näidatud, et krohmseente koosluste ühtlus oli suurem orgaanilise

põllumajanduse korral, konventsionaalse põllumajanduse puhul leidis selgemalt dominantsemaid liike (Verbruggen et al. 2012 b). Samuti on näidatud, et orgaaniliselt majandatud põllul on krohmseente koosluse liigirikkus oluliselt suurem konventsionaalselt majandatud põllu omast (Oehl et al. 2003). Verbruggen et al. (2012 b) täheldas, et sama piirkonna liigivaesemad, konventsionaalselt majandatud põldude krohmseente kooslused olid liigirikamate, orgaaniliselt majandatud põldude koosluste alamhulgad. See tähendab, et liigivaesemate katselappide puhul oli tegemist taksonite kaoga, mitte niivõrd muutusega seenekoosluse liigilises koosseisus.

Kuna orgaanilise põllumajanduse puhul on ka AM seente kasvu pärssivate meetmete (biotsiidid, veeslahustuvad väetised, monokultuurid) kasutamine vähendatud, koloniseerivad krohmseened taimetuuri tunduvalt kiiremini kui konventsionaalse põllumajanduse puhul (Gosling et al. 2006, 2010). Seose AM seente mitmekesisuse ning põllumajandusmeetodi (konventsionaalne vs orgaaniline) vahel leidsid ka Hijri et al. (2006), kuid tõdesid, et krohmseente mitmekesisuse täpsemaks ennustamiseks on vaja teada ka muid keskkonnanäitajaid (toitainete, eriti fosfori, hulk mullas) ning põllumaa majandamise ajalugu. Leiti, et orgaanilise põllumajanduse positiivne mõju AM seente mitmekesisusele seisneb pigem sobivate tingimuste loomises mitmekesisuse pikemaajaliseks säilimiseks.

AM seenekooslusi on uuritud ka teiste vähemintensiivsete põllumajandusvormide puhul, kuid tulemused ei ole olnud alati selged. Näiteks leidsid Bainard et al. (2011) oma ülevaateartiklis agrometsanduse (põllumajanduslikke taimi kasvatatakse vaheldumisi puudega) mõjust AM seente kooslustele, et kuigi enamasti on põllutaimede ning puude koos kasvatamisel võrreldes tavapärase põllumajandusega leitud olevat positiivne mõju AM seente mitmekesisusele, leidub ka töid, kus krohmseente mitmekesisus agrometsanduse puhul ei erinenud oluliselt või isegi kahanes. Varieeruvad tulemused võivad olla põhjustatud erinevustest kultivatsioonitehnoloogiates, kliimatilistes tingimustes ning erinevates kultiveeritava taimeliigi ning puuliigi kombinatsioonides (Bainard et al. 2011).

### 2.1.5. AM seenete mitmekesisuse mõju taimekasvule

AM seened aitavad oluliselt kaasa taimede mineraaltoitumisele (Willis et al. 2012). Kuivõrd on näidatud, et erinevate krohmseente taksonite võime taime mineraalaineid transportida on erinev (Kiers et al. 2011), võiks arvata, et mitmekesisem AM seenekooslus suurendab oluliselt taimekoosluse produktiivsust. Sellise tulemuse said näiteks van der Heijden et al. (1998 b), kus AM seenekoosluse liigirikkus oli positiivses seoses nii taimede maapealse kui maa-aluse biomassi kasvuga, kuna erinevad AM seenetaksonid suutsid koostöös hõivata suurema osa mullast kui üksikud taksonid iseseisvalt. AM seenete liigirikkuse positiivset mõju taimekasvule on seletatud ka taksonite omavahelise funktsionaalse komplementaarsusega – nimelt on taksonitel näiteks erinev võimekus transportida taime erinevaid toitaineid või pakkuda taimetele patogeenidevastast kaitset (Maherali & Klironomos 2007).

Taimekasvu seisukohalt võib aga mitmekesisel AM seenekooslusel olla põllumajandusele ka negatiivne mõju. Näiteks inokuleerisid Verbruggen et al. (2012 a) monokultuurset maisipõldu orgaaniliselt majandatud põllu mullast saadud mükoriisete seentega. Leiti, et inokuleerimise tagajärjel suurenenud AM seenete mitmekesisus oli negatiivses korrelatsioonis taimete maapealse produktiooniga, mida seletati fotosünteesil fikseeritud süsiniku suurema transpordiga taimedest mükoriisaseentesse. Samas oli mükoriisil positiivne mõju mulla fosforikao vähendamisele. Tulemused viitasid, et taimekoosluse produktiooni aspektist võib eksisteerida lõivsuhe mükoriisse koosluse positiivse mõju (toitainete kättesaadavuse suurendamine) ning negatiivse mõju (suurenenud süsinikutransport taimest välja) vahel.

## 2.2. AM seened erinevalt majandatud metsades

Lisaks põllumajandusmaadele on uuritud ka metsade arbuskulaarmükoriisat. Boreaalsetes metsades moodustavad peapuuliigid peamiselt ektomükoriisat, alustaimestiku liikidest on enamik arbuskulaarmükoriisid (Smith & Read 2008); troopilistes vihmametsades

moodustavad ka puud peamiselt arbuskulaarmükoriisat (Smith & Read 2008). Metsade AM seente liigirikkus on suur ning metsadest on võrreldes teiste elupaikadega leitud enim AM seente taksoneid (Öpik et al. 2010). Metsa majandamise mõju AM seente kooslustele on aga suhteliselt vähe uuritud ning tulemused on vasturääkivad. Nii parasvöötmes (Davison et al. 2011; Uibopuu et al. 2012) kui ka troopikas (Gavito et al. 2008) on näidatud seda, et vana metsa AM seente kooslused võivad oluliselt erineda noore metsa kooslustest. Samas on Öpik et al. (2008) leidnud, et noore, intensiivselt majandatud metsa ning vana metsa AM seente kooslused ei erinenud üksteisest oluliselt. Koosluste sarnasust võiks seletada raie ning puude istutamisega seotud suhteliselt väikesest häiringust, võrreldes näiteks põllumajandusega (Öpik et al. 2008).

Erineva majandamise ajalooga metsadest pärit AM seente kooslused võivad metsataimede kasvu mõjutada erinevalt, kuid siingi ei anna katsete tulemused samast vastust. Näiteks leidsid Uibopuu et al. (2012), et vana metsa AM seente kooslusel oli positiivsem mõju metsa alustaimestiku kasvule kui noore metsa kooslusel. Teisalt on aga leitud, et noore ning vana metsa AM seente mõju metsa alusrinde taimede kasvule ei erinenud omavahel oluliselt (Uibopuu et al. 2009). Erinevad tulemused metsamajandamise intensiivsuse, AM seente koosluse ning taimekoosluste omavaheliste seoste kohta võivad olla tingitud vaatluse alla võetud taimeliikide erinevusest, rõhutades kooslustes esinevate AM seente spetsiifilisust peremeestaimede suhtes.

Erinevat päritolu AM seente inokulum mõjutab erinevalt ka puude kasvu. Näiteks on Williams et al. (2011) leidnud, et Uus-Meremaa kohaliku puuliigi *Podocarpus cunninghamii* (perekond kivijugapuu) kasv oli tunduvalt suurem häirimata metsast pärit AM seente ning väiksem mahajäetud põllult pärit AM seente koosluse lisamise korral. Williams et al. (2013) võrdlesid ka *P. cunninghamii* kasvu nii kohaliku kui kaubanduslikult kättesaadava, Uus-Meremaale eksootilise AM seenega inokuleerimisel. Selgus, et kaubanduslikult kättesaadaval AM seene inokulumil ei olnud puu istikute kasvule mingit mõju, samas kohaliku krohmseene inokulumi mõju kajastus nii istikute suurenenud biomassis kui ka lämmastiku ning fosfori kontsentratsiooni tõusus. Tulemused viitavad

sellele, et arbuskulaarse mükoriisa kasutamisel algse metsakoosluse taastamiseks on oluline kasutada sobivat AM seente kooslust.

Selle teema kokkuvõtteks võib väita, et metsa majandamise ning krohmseente koosluse mitmekesisuse vahelised seosed on praegusel hetkel kindlasti veel ebaselged ning vajavad üldistuste tegemiseks tunduvalt rohkem uurimist. Näiteks on parasvöötmes majandamisega seoses uuritud pigem ektomükoriisat ning AM seentega seotud töid on väga vähe, seda nii AM seente koosluste mõjus metsataimedele kui ka metsa majandamise ajaloo mõjus AM seente kooslustele.

### **2.3. AM seened raskemetalle sisaldavates muldades**

Koos tööstuse intensiivsuse suurenemisega on kasvavaks probleemiks selle mõju keskkonnale. Üheks peamiseks probleemiks on raskemetallid, mis tööstussaastena keskkonda sattudes mõjutavad ökosüsteemi toimimist (Meier et al. 2012). Raskemetallide eemaldamine või nende keskkonnamõju neutraliseerimine on võimalik mitmel moel, kuid füüsikalistest ja keemilistest meetoditest tunduvalt odavam ning vähem invasiivne on fütoremediatsioon – taimkatte kasutamine reostuse vähendamiseks (Pilon-Smits 2005).

AM seentel on raskemetallide saaste puhul taimede suhtes oluline funktsioon. Metallitolerantsete AM seente poolt toodetav glomaliin seob potentsiaalselt toksilisi elemente, sealhulgas ka raskemetalle (Gonzalez-Chavez et al. 2004). Seega on krohmseentel võimekus raskemetallid välja filtreerida ning taimede metallistressi vähendada (Hildebrandt et al. 2007). Raskemetallidele tolerantsete taimede juured võivad olla metallisaaste suurenedes krohmseente poolt tugevamini koloniseeritud (Audet & Charest 2006). Teisalt on täheldatud ka raskemetallide kontsentratsiooni kasvu negatiivset mõju juurte koloniseerimisele (Hassan et al. 2011). Siinkohal on ilmselt roll ka muudel keskkonnafaktoritel ning mullas leiduva AM seente koosluse taksonite raskemetallitaluvusel. AM seente mõju raskemetalle sisaldavas mullas kasvanud taimedele on eri seenetaksonite puhul erinev. Näiteks Lingua et al. (2008) tehtud katses kasvatati kaht

papli genotüüpi Zn-saastatud mullas, mida oli inokuleeritud perekonda *Glomus* kuuluva kahe krohmseeneaga. Tulemused näitasid, et üks krohmseene takson vähendas tunduvalt metallistressist tulenevaid morfoloogilisi muutusi taimel. Katsest järeldati, et fütoremediatsiooni kontekstis on oluline kasutatava AM seene genotüüp.

Raskemetallide kontsentratsiooni negatiivset mõju AM seente koosluse mitmekesisusele on näidanud näiteks Hassan et al. (2011), kes uurisid oma katses AM seente molekulaarset mitmekesisust metallisaaste puhul ning leidsid, et saastatud mullas oli krohmseente koosluse Shannon-Weaver'i mitmekesisuse indeks tunduvalt väiksem kui saastamata mullas. Samuti on täheldatud, et raskemetalle sisaldavates muldades kuuluvad AM seente kooslusesse pigem ühed taksonid ning saastamata muldades pigem teised taksonid (Hassan et al. 2011), kusjuures muutus AM seente koosluste koosseisus on ilmnenud ka saastetaseme muutudes (Vallino et al. 2006). Kuigi katseliselt on näidatud, et raskemetallide kontsentratsioon mõjutab negatiivselt AM seente mitmekesisust, ei ole krohmseened mullast kunagi täiesti kadunud olnud, mis viitab teatud seenetaksonite äärmisele raskemetallitolerantsusele (Hassan et al. 2011). Samuti on näidatud, et kuigi tugevalt häiritud ning saastatud elupaikade (näiteks kaevandusjääkide lademed) puhul on AM seente mitmekesisus algselt väga väike, suureneb see koos taimkatte taastumisega väga kiiresti (Brundrett & Ashwath 2013) ning võib ajapikku isegi ületada lähedalasuvate looduslike elupaikade mitmekesisuse (Johnson & McGraw 1988).

Uurides krohmseente seoseid raskemetallidega on enim raskemetallidele tolerantseid taksonid leitud perekonnast *Glomus*, liigiliselt on taimede metallistressi leevendanud enim liigi *Glomus mosseae* teatud isolaadid (Joner et al. 2000; Whitfield et al. 2004; Vallino et al. 2006; Lingua et al. 2008). Need tulemused on andnud AM seente mitmekesisuse vallas tehtavale teadustööle ühe reaalse väljundi fütoremediatsiooni vallas, kus liigiga *G. mosseae* inokuleerimine võib potentsiaalselt oluliselt suurendada taimkatte kasvu raskemetallidega saastatud aladel ning seega kiirendada häiritud alade taastumist.

### 3. Järeldused

AM seente mitmekesisuse suhteliselt algjärgus olev uuritus ei luba veel välja tuua üldkehtivaid reegleid ega anda täpseid soovitusi krohmseente rakenduslikuks kasutamiseks põllumajanduses ning metsanduses. Mitmes aspektis vastukäivad tulemused on näidanud, et keskkonna ja maakasutuse mõju AM seentele ning vastupidi sõltub suuresti kohalikest oludest, sealhulgas maakasutuse ajaloost ja kliimatilistest tingimustest (Hijri et al. 2006; Oehl et al. 2010; Bainard et al. 2011; Cheng et al. 2013). Selgunud on, et AM seente puhul on väga oluline spetsiifilise taimeliigi ning seenetaksoni omavaheline koosmõju (Verbruggen et al. 2012 a), mis võib sageli varjutada teisi faktoreid, muutes uuringud koosluste tasemel keeruliseks.

Küll võib üsna suure kindlusega väita, et AM seente kasutamises nähakse potentsiaali põllumajanduse intensiivsuse vähendamiseks – mitmekesine AM seente kooslus kompenseerib edukalt väetamise vähendamist nii taimede efektiivsema toitainete kasutamise tõttu (Willis et al. 2012) kui ka pidurdades toitainete väljauhtumist mullast (Miller et al. 1992; Jeffries et al. 2003). Metsade puhul on maakasutuse mõju AM seente kooslustele uuritud hoopis vähe ning senised tulemused on vasturääkivad. Näiteks leidub metsamajandamise meetmete mõjust boreaalsete metsade AM seenekooslustele vaid üksikuid töid, millede tulemustest üldistusi teha on veel võimatu.

Pisut selgemaid tulemusi on andnud raskemetallide saaste mõju uurimine AM seentele ning ka rakenduslikke soovitusi võib selles vallas anda juba suurema kindlustundega. Kindlaks on tehtud mükoriisa väga oluline roll taimede raskemetallitaluvuses (Gonzalez-Chavez et al. 2004) ning seega ka potentsiaalne kasutusvõimalus saastatud alade fütoremediatsioonil. Välja on selgitatud raskemetallide suhtes tolerantsemaid AM seente taksonid (Joner et al. 2000; Whitfield et al. 2004; Vallino et al. 2006; Lingua et al. 2008), millega saastatud alasid inokuleerides on potentsiaalselt võimalik taimkatte taastumist tunduvalt kiirendada. Samuti on leitud, et teatud krohmseente taksonid koloniseerivad spetsiifiliselt raskemetalle hüperakumuleerivate taimeliikide juuri (Audet & Charest 2006) – taaskord ilmneb AM seente potentsiaal saastatud alade taastamisel.

AM seentel on enamikus nii looduslikes kui antropogeensetes maismaabioomides taimekasvu seisukohalt tähtsad funktsioonid. Siiski on selge, et maakasutuse ning AM seente koosluste mitmekesisuse omavahelise mõju kohta käiv teave on kaugelt liiga väike ning AM seente kooslused ning nende mõjud taimedele erinevates inimõjulistes bioomides vajavad põhjalikumat uurimist.



## Kokkuvõte

Arbuskulaarne mükoriisa (AM) on taimede seas levinuim ning vanim sümbioosivorm, mis esineb kuni 90 protsendil maismaataimedest seoses hõimkonda Krohmseened (*Glomeromycota*) kuuluva seenega. Kasu, mida taimed kooslust AM seentega saavad, on toitainetega varustatuse parandamine, patogeenide vastane kaitse ning abiootilise stressi taluvuse ja mulla stabiilsuse suurenemine. AM seente levik on globaalne, kuid on leitud, et enamik taksoneid on endeemsed teatud (bio)geograafilistele piirkondadele. Antud töö põhieesmärk oli anda ülevaade maakasutuse mõjust AM seente koosluste mitmekesisusele ning AM seente kasutamisest koosluste taastamisel.

AM seente koosluste mitmekesisusel on oluline roll taimekoosluste struktuuri ja dünaamika mõjutamisel. Põllumajanduses mõjutab krohmseente mitmekesisus saagitaimede toitainetega varustatust ning kasvu, kusjuures erinevatel AM seente taksonitel on erinev ning sageli ka vastupidine mõju taimedele. Leitud on, et arbuskulaarne mükoriisa võib kompenseerida vähesest väetamisest tulenevat toitainetepuudust mullas. Metsanduse valdkonnas on oluliseks uurimistulemuseks see, et ka intensiivse metsamajandamise korral võib mullas säilida mükoriisne potentsiaal mitmekesise loodusliku koosluse taastamiseks. Arbuskulaarse mükoriisa olulisus koosluste taastamisel ilmneb ka raskemetallisaaste korral. AM seened mõjutavad erinevalt taimede stressivastust raskemetallidele ning raskemetallide liikumist mullast taimedesse. Krohmseente koosluste uurimine omab seega tähtsat rolli fütoremediatsiooni tõhustamisel.

Töö tulemusena leiti, et AM seentel on erinevate inimõjuliste bioomide ökoloogias oluline roll nii maakasutuse efektiivsuse tõstmisel kui häiritud elupaikade taastamisel. Kindlasti vajab maakasutuse ning AM seente koosluse omavaheline seos edasiste üldistuste tegemiseks ning rakenduslike soovituste andmiseks veel põhjalikumat uurimist.

## Summary

### **Impact of land use on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi**

Arbuscular mycorrhizas (AM) are the oldest and most widespread symbiosis amongst plants, occurring in up to 90% of land plants in symbiosis with fungi from the phylum *Glomeromycota*. The most important function of AM fungi is improving plant nutrient uptake and soil stability. AM fungi are present in most parts of the world. It has, however, been found that most taxa are endemic to certain (bio)geographic regions. The aim of this study was to give an overview of the impact of land use on AM fungal communities' diversity and the potential uses of AM fungi in natural community restoration.

The diversity of AM fungal communities has been shown to influence the structure and dynamics of plant communities. In agriculture, AM fungal communities impact the growth and nutrient acquisition of arable plants, different AM fungal taxa often having different and/or opposite effects. It has been found that arbuscular mycorrhiza can compensate for a deficiency of nutrients caused by otherwise insufficient fertilization. In forestry, the most important finding has been that even after intensive forest management, the soil may still hold the arbuscular mycorrhizal potential for the restoration of the natural community. The importance of arbuscular mycorrhizal communities is also evident in the case of heavy metal pollution. AM fungi have varying effects on the heavy metal stress responses of plants and also on the movement of heavy metals from the soil into plants. Therefore research into Glomeromycotan communities is of great importance in enhancing the outcomes of phytoremediation.

The study resulted in knowledge that AM fungi have important functions in anthropogenic biomes in both improving the efficiency of land use and in restoration of disturbed communities. It also became apparent that the connection between land use and AM fungal communities needs much further research.

## **Tänuavaldused**

Suurim tänu töö juhendajale Maarja Öpikule, kes juhatas mind selle huvitava teema juurde ja abistas mind mulle uudses maailmas. Samuti olen tänulik Anu Lepikule ja oma isale, kelle kommentaaridest oli väga palju kasu.

## **Kasutatud kirjandus**

Akiyama,K., Matsuoka,H. & Hayashi,H. 2002. Isolation and identification of a phosphate deficiency-induced C-glycosylflavonoid that stimulates arbuscular mycorrhiza formation in melon roots. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 15: 334-340.

Akiyama,K., Matsuzaki,K.I. & Hayashi,H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435: 824-827.

Audet,P. & Charest,C. 2006. Effects of AM colonization on "wild tobacco" plants grown in zinc-contaminated soil. *Mycorrhiza* 16: 277-283.

Augé,R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42.

Bainard,L.D., Klironomos,J.N. & Gordon,A.M. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungi in tree-based intercropping systems: A review of their abundance and diversity. *Pedobiologia* 54: 57-61.

Beauregard,M.S., Hamel,C., Atul,N. & St-Arnaud,M. 2010. Long-term phosphorus fertilization impacts soil fungal and bacterial diversity but not AM fungal community in alfalfa. *Microbial Ecology* 59: 379-389.

Blackwell,M. 2000. Terrestrial life - Fungal from the start? *Science* 289: 1884.

Brito,I., Goss,M.J., de Carvalho,M., Chatagnier,O. & van Tuinen,D. 2012. Impact of tillage system on arbuscular mycorrhiza fungal communities in the soil under Mediterranean conditions. *Soil and Tillage Research* 121: 63-67.

Brundrett, M. C. & Ashwath, N. 2013. Glomeromycotan mycorrhizal fungi from tropical Australia III. Measuring diversity in natural and disturbed habitats. *Plant and Soil*. DOI 10.1007/s11104-013-1613-4.

Chapin III,F.S., Walker,B.H., Hobbs,R.J., Hooper,D.U., Lawton,J.H., Sala,O.E. & Tilman,D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500-504.

Cheng, Y., Ishimoto, K., Kuriyama, Y., Osaki, M. & Ezawa, T. 2013. Ninety-year-, but not single, application of phosphorus fertilizer has a major impact on arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Plant and Soil* 365: 397-407.

Davison, J., Öpik, M., Daniell, T.J., Moora, M. & Zobel, M. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in plant roots are not random assemblages. *FEMS Microbiology Ecology* 78: 103-115.

Drew, E.A., Murray, R.S. & Smith, S.E. 2006. Functional diversity of external hyphae of AM fungi: Ability to colonise new hosts is influenced by fungal species, distance and soil conditions. *Applied Soil Ecology* 32: 350-365.

Evans, D.G. & Miller, M.H. 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytologist* 114: 65-71.

Fitter, A.H. 2005. Darkness visible: Reflections on underground ecology. *Journal of Ecology* 93: 231-243.

Fitter, A.H. 2012. Why plant science matters. *New Phytologist* 193: 1-2.

Gavito, M.E., Pérez-Castillo, D., Gonzalez-Monterrubio, C.F., Vieyra-Hernandez, T. & Martinez-Trujillo, M. 2008. High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. *Mycorrhiza* 19: 47-60

Gonzalez-Chavez, M.C., Carrillo-Gonzalez, R., Wright, S.F. & Nichols, K.A. 2004. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environmental Pollution* 130: 317-323.

Gosling, P., Hodge, A., Goodlass, G. & Bending, G.D. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113: 17-35.

Gosling,P., Ozaki,A., Jones,J., Turner,M., Rayns,F. & Bending,G.D. 2010. Organic management of tilled agricultural soils results in a rapid increase in colonisation potential and spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139: 273-279.

Gosling,P., Mead,A., Proctor,M., Hammond,J.P. & Bending,G.D. 2013. Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient. *New Phytologist* 198: 546-556

Grime,J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.

Hassan,S.E.D., Boon,E., St-Arnaud,M. & Hijri,M. 2011. Molecular biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trace metal-polluted soils. *Molecular Ecology* 20: 3469-3483.

Hazard,C., Gosling,P., Van Der Gast,C.J., Mitchell,D.T., Doohan,F.M. & Bending,G.D. 2013. The role of local environment and geographical distance in determining community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. *ISME Journal* 7: 498-508.

Heggo,A., Angle,J.S. & Chaney,R.L. 1990. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal uptake by soybeans. *Soil Biology and Biochemistry* 22: 865-869.

Helgason,T., Daniell,T.J., Husband,R., Fitter,A.H. & Young,J.P.W. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.

Hijri,I., Sykorova,Z., Oehl,F., Ineichen,K., Mäder,P., Wiemken,A. & Redecker,D. 2006. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Molecular Ecology* 15: 2277-2289.

Hildebrandt,U., Regvar,M. & Bothe,H. 2007. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* 68: 139-146.

Jeffries,P., Gianinazzi,S., Perotto,S., Turnau,K. & Barea,J.M. 2003. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and Fertility of Soils* 37: 1-16.

Johnson,N.C. & McGraw,A.C. 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in taconite tailings. II. Effects of reclamation practices. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 21: 143-152.

Joner,E.J., Briones,R. & Leyval,C. 2000. Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant and Soil* 226: 227-234.

Kabir,Z., O'Halloran,I.P., Widden,P. & Hamel,C. 1998. Vertical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi under corn (*Zea mays* L.) in no-till and conventional tillage systems. *Mycorrhiza* 8: 53-55.

Kiers,E.T., Duhamel,M., Beesetty,Y., Mensah,J.A., Franken,O., Verbruggen,E., Fellbaum,C.R., Kowalchuk,G.A., Hart,M.M., Bago,A., Palmer,T.M., West,S.A., Vandenkoornhuysen,P., Jansa,J. & Bücking,H. 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* 333: 880-882.

Kivlin,S.N., Hawkes,C.V. & Treseder,K.K. 2011. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 2294-2303.

Lingua,G., Franchin,C., Todeschini,V., Castiglione,S., Biondi,S., Burlando,B., Parravicini,V., Torrigiani,P. & Berta,G. 2008. Arbuscular mycorrhizal fungi differentially affect the response to high zinc concentrations of two registered poplar clones. *Environmental Pollution* 153: 137-147.

Maherali,H. & Klironomos,J.N. 2007. Influence of Phylogeny on Fungal Community Assembly and Ecosystem Functioning. *Science* 316: 1746-1748.

Meier,S., Borie,F., Bolan,N. & Cornejo,P. 2012. Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 42: 741-775.

- Miller,R.M., Jastrow,J.D. & Allen,M.F. 1992. The application of VA mycorrhizae to ecosystem restoration and reclamation. In: Allen,M.F. (ed.) *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*, pp. 438-467. Springer, Berlin.
- Miras-Avalos,J.M., Antunes,P.M., Koch,A., Khosla,K., Klironomos,J.N. & Dunfield,K.E. 2011. The influence of tillage on the structure of rhizosphere and root-associated arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Pedobiologia* 54: 235-241.
- Moora,M., Öpik,M., Sen,R. & Zobel,M. 2004. Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology* 18: 554-562.
- Oehl,F., Sieverding,E., Ineichen,K., Mäder,P., Boller,T. & Wiemken,A. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 2816-2824.
- Oehl,F., Sieverding,E., Mäder,P., Dubois,D., Ineichen,K., Boller,T. & Wiemken,A. 2004. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 138: 574-583.
- Oehl,F., Laczko,E., Bogenrieder,A., Stahr,K., Bösch,R., van der Heijden,M. & Sieverding,E. 2010. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 724-738.
- Parniske,M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6: 763-775.
- Pilon-Smits,E. 2005. Phytoremediation. *Annual Review of Plant Biology* 56: 15-39.
- Porcel,R., Aroca,R. & Ruiz-Lozano,J.M. 2012. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 181-200.
- Pozo,M.J. & Azcón-Aguilar,C. 2007. Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 393-398.



Redecker,D., Kodner,R. & Graham,L.E. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920-1921.

Smith, S. E. & Read, D. J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed., pp. 11-145, 611-636. Academic Press, Great Britain.

Uibopuu,A., Moora,M., Saks, Ü., Daniell,T., Zobel,M. & Öpik,M. 2009. Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest understorey plant species. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 2141-2146.

Uibopuu,A., Moora,M., Öpik,M. & Zobel,M. 2012. Temperate forest understorey species performance is altered by local arbuscular mycorrhizal fungal communities from stands of different successional stages. *Plant and Soil* 356: 331-339.

Vallino,M., Massa,N., Lumini,E., Bianciotto,V., Berta,G. & Bonfante,P. 2006. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in roots of *Solidago gigantea* growing in a polluted soil in Northern Italy. *Environmental Microbiology* 8: 971-983.

Van der Heijden,M.G.A., Boller,T., Wiemken,A. & Sanders,I.R. 1998 a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.

Van der Heijden,M.G.A., Klironomos,J.N., Ursic,M., Moutoglis,P., Streitwolf-Engel,R., Boller,T., Wiemken,A. & Sanders,I.R. 1998 b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.

Verbruggen,E., Kiers,E.T., Bakelaar,P.N.C., Rölting,W.F.M. & van der Heijden,M.G.A. 2012 a. Provision of contrasting ecosystem services by soil communities from different agricultural fields. *Plant and Soil* 350: 43-55.

Verbruggen,E., Van Der Heijden,M.G.A., Weedon,J.T., Kowalchuk,G.A. & Rölting,W.F.M. 2012 b. Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Molecular Ecology* 21: 2341-2353.

Vogel-Mikuš,K., Drobne,D. & Regvar,M. 2005. Zn, Cd and Pb accumulation and arbuscular mycorrhizal colonisation of pennycress *Thlaspi praecox* Wulf. (Brassicaceae) from the vicinity of a lead mine and smelter in Slovenia. *Environmental Pollution* 133: 233-242.

Wang,F.Y., Hu,J.L., Lin,X.G., Qin,S.W. & Wang,J.H. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungal community structure and diversity in response to long-term fertilization: A field case from China. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 27: 67-74.

Whitfield,L., Richards,A.J. & Rimmer,D.L. 2004. Relationships between soil heavy metal concentration and mycorrhizal colonisation in *Thymus polytrichus* in northern England. *Mycorrhiza* 14: 55-62.

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

Williams,A., Ridgway,H.J. & Norton,D.A. 2013. Different arbuscular mycorrhizae and competition with an exotic grass affect the growth of *Podocarpus cunninghamii* Colenso cuttings. *New Forests* 44: 183-195.

Willis,A., Rodrigues,B.F. & Harris,P.J.C. 2012. The Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Critical Reviews in Plant Sciences* 32: 1-20.

Öpik,M., 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: 778-790.

Öpik,M., Moora,M., Zobel,M., Saks,U., Wheatley,R., Wright,F. & Daniell,T. 2008. High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytologist* 179: 867-876.

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: 223-241.

Öpik, M., Zobel, M., Cantero, J. J., Davison, J., Facelli, J. M., Hiiesalu, I., Jairus, T., Kalwij, J. M., Koorem, K., Leal, M. E., Liira, J., Metsis, M., Neshataeva, V., Paal, J., Phosri, C., Põlme, S., Reier, U., Saks, U., Schimann, H., Thiéry, O., Vasar, M. & Moora, M. 2013. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. DOI 10.1007/s00572-013-0482-2.

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

Mina, Siim-Kaarel Sepp (sünnikuupäev: 12.07.1989),

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

MAAKASUTUSE MÕJU ARBUSKULAARMÜKORIISSETE SEENTE  
MITMEKESISUSELE,

mille juhendaja on Maarja Öpik,

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**