

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Mükoloogia õppetool

Indrek Hiiesalu

MULLASEENTE JA RIPSLOOMADE ELURIKKUSE MUSTRID NIISKUSGRADIENDIL
TOITAINOVAESTES KASVUKOHATÜÜPIDES

Magistritöö

Juhendaja: vanemteadur Leho Tedersoo

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Materjal ja metoodika.....	7
2.1. Proovialade valik ja proovide võtmine	7
2.2. Mulla keemilised analüüsid.....	8
2.3. DNA eraldamine ja sekveneerimiseks ettevalmistamine	9
2.4. Tööd DNA järjestustega	10
2.5. Statistilised analüüsid	11
3. Tulemused	13
3.1. Andmete üldine iseloomustus.....	13
3.2. Elurikkuse parimad mudelid.....	15
3.3. Kasvukohatüüpide vahelised erinevused elurikkuses	18
3.4. Keskkonnategurite mõju koosluste struktuurile ja koosluste eristumise	22
4. Arutelu.....	26
Kokkuvõte.....	30
Summary	32
Tänuavaldused.....	34
Kasutatud kirjandus	35
LISA 1.....	39

1. Sissejuhatus

Mullas toimuvad protsessid on olulised ökosüsteemide toimimiseks. Bioloogilised ja füüsikalised protsessid - orgaanilise aine lagunemine, süsiniku salvestumine, õhulämmastiku sidumine, nitrifikatsioon, denitrifikatsioon ja toitainete väljauhtumine - määravad koosluste produktiivsuse ja taastumisvõime, mis loob jätkusuutlikud elutingimused kõigi Maal elavate organismide jaoks. Samas kõik need protsessid sõltuvad mulla elustikust ja hiljutised uuringud on näidanud, et mullaelustiku taksonoomiline ning funktsionaalne (ökoloogilised rühmad) mitmekesisus ehk elurikkus määrab ökosüsteemi toimimise, produktiivsuse ja plastilisuse (Scherber *et al.*, 2010). Seetõttu võimaldavad teadmised mulla taksonoomilisest ja funktsionaalsest elurikkusest hinnata mullas toimuvate protsesside tähtsust nii kohalikus kui ka globaalses skaalas.

Mõistmaks seoseid mikroorganismide elurikkuse ja koosluste toimimise vahel, tuleb teada, kuidas muutub liigirikkus ruumis ja millised faktorid seda mõjutavad (Fierer *et al.*, 2007). Liigirikkuse mustreid ja neid määravaid tegureid on uuritud nii taimedel kui ka loomadel mullaniiskuse gradiendil (Hettenbergerova *et al.*, 2013a; Hettenbergerova *et al.*, 2013b). Ehkki eeltuumsed organismid ja seened on mullas põhilised bioloogiliste protsesside läbiviijad, on nende mitmekesisuse mustritest niiskustingimuste gradiendil vähe teada. Mulla mikroorganismide uurimine on keeruline nende väiksuse ja ebapiisavate määramismeetodite tõttu. Seente biogeograafiat on uuritud viljakehade põhjal (O'Dell *et al.*, 1999), kuid viljakehad on lühikese elueaga ja nende arenemine sõltub kliimatilistest tingimustest. Enamik seeneliike ei moodusta kunagi viljakehasid; paljud neist on mikroskoopilised või vajavad spetsiifilisi määramismeetodeid. Kaasaegsed nn. uue põlvkonna DNA sekveneerimise meetodid võimaldavad mullas olevate mikroobikoosluste kiiret ja täpset analüüsi sadadest proovidest, andes määrangu korraga kümnetele tuhandetele organismidele. Molekulaarsete meetoditega on avastatud mullas peituv tohutu taksonoomiline mitmekesisus (Fierer *et al.*, 2007). Mullas peituvat liigirikkust ja koosluste struktuuri on uuritud enam pH, produktiivsuse ja mikroelementide kättesaadavuse gradientidel, kuid niiskusgradiendi uurimisele on pööratud võrdlemisi vähem tähelepanu.

Mulla teke on omakorda seotud orgaanilise aine produktsiooni ja lagundamise tasakaaluga. Toitainevaestes, madala primaarproduktsiooniga kooslustes määravad

orgaanilise aine ladestumist ja mulla arengut keskkonna niiskustingimused ja mikroobne aktiivsus. Käesolev töö vaatab soostumist ehk paludifikatsiooni, mis seisneb liigniisketes tingimustes mineraalmullaga aladel orgaanilise aine kuhjumises, millega kaasneb ka mulla veehoiuvõime suurenemine. Ajapikku muutuvad mullatüüp ja kasvukohatüüp (KKT) (Ruppel *et al.*, 2013).

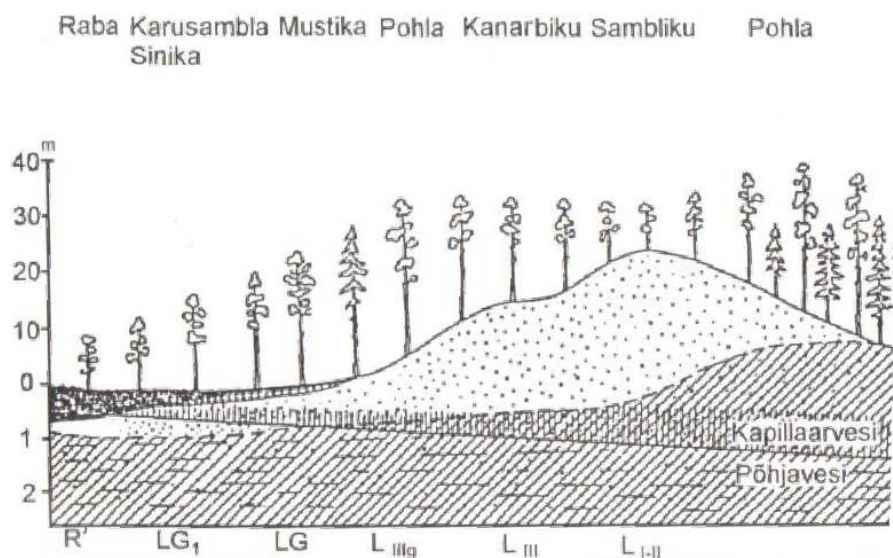
Kasvukohatüüp on omapärase taimestikulise koostise ja kindla mullatüübiga kooslus. Kasvukohatüübid ja mullatüübid ei ole ruumis selgete piiridega, vaid üleminekulised. Ökotonid moodustavad sageli märkimisväärse osa kooslustest (Joonis 1). Niiskusgradiendil toimuvad leetumine, turvastumine ja gleistumine erinevates toitainevaestes KKT-des erineva intensiivsusega. Mulla orgaanikakihi tusedus ulatub mõnest sentimeetrist kuivades KKT-des kuni mitmete meetriteni hästi välja arenenud rabades. Põhja-Euroopa taiga ja parasvöötme okasmetsade toitainevaestes KKT-des on domineeriv puuliik harilik mänd (*Pinus sylvestris* L.), parema boniteediga KKT-des lisanduvad ka harilik kuusk (*Picea abies* (L.)H.Karst.) ja kased (*Betula* spp.).

Kõige kuivemad KKT-d asuvad nõmmemetsades nõrgalt kuni keskmiselt leetunud leedemuldadel. Need on väljauhte ja sisseuhte horisontidega liivmullad, mida katab kuni viie sentimeetri tusedune orgaanika kiht. Põuakartlikke kasvukohatüüpe iseloomustavad põdrasamblikud (*Cladina* spp.) ja puhmastest pohl (*Vaccinium vitis-idaea* L.) ning kanarbik (*Calluna vulgaris* (L.) Hull). Reljeefi kõrgematel osadel paiknevad nõrgalt leetunud leedemullad (väljauhtehorisont < 7 cm) on tüüpilised sambliku KKT-le. Reljeefi madalamates osades paiknevad keskmiselt kuni tugevalt leetunud ning nõrkade gleistumistunnustega leedemullad on tüüpilised kanarbiku KKT-le (Paal, 1997; Astover *et al.*, 2012).

Palumetsad on toitainete kättesaadavuse poolest pisut rikkamad. Leede ja huumuslikel leedemuldadel on väljauhte horisont kaetud kuni 10 cm tuseduse huumushorisondiga. Pohla KKT-s on muld kuivem ja gleistumistunnuseid ei esine. Alustaimestik domineerib pohl ja samblarindes palusammal (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.). Mustika KKT mullad võivad olla ajutiselt veega küllastunud ja alati esineb gleistumistunnuseid. Alustaimestik domineerib harilik mustikas (*Vaccinium myrtillus* L.) ja samblarindes harilik laanik (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B., S. et. G.) (Paal, 1997; Astover *et al.*, 2012).

Rabastuvad metsad paiknevad gleimuldadel. Sealsed mullad on tihti veega küllastunud ning 10-30 cm tuseduse turbahorisonidiga. Samblarindes esineb alati turbasamblaid (*Sphagnum* spp.). Sinika KKT on toitainevaene ja madala taimede liigirikkusega. Alustaimestikule on iseloomulikud sinikas (*Vaccinium uliginosum* L.), harilik kanarbik ning sookail (*Ledum palustre* L.). Karusambla KKT mullas on toitainetega varustus parem, mis väljendub ka suuremas taimede liigirikkuses ja kuuse sagedases esinemises. Karusambla KKT-le on iseloomulikud harilik mustikas ja harilik karusammal (*Polytrichum commune* Hedw.) (Paal, 1997; Astover *et al.*, 2012).

Rabastunud metsad ja rabad paiknevad turvasmuldadel. Turvasmuldadel on orgaanika horisont üle 30 cm tüse, kusjuures vähemalt ülemine 30 cm horisont koosneb enamasti halvasti lagunenud turbasambla turbast. Siirdesoods ulatuvas taimede juured põhjaveeni, kuid rabades saavad taimed mineraaltoitaineid ainult sademetega. Tiheda turbasamblarinde kohal leidub mitmeid kanarbikulisi: harilik kanarbik, kukemari (*Empetrum nigrum* L.), jõhvikad (*Oxycoccus* spp.), sinikas, sookail. Siirdesoodele on iseloomulikud veel tarnad (*Carex* spp.) ja pilliroog (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud), rabades leidub aga huulheinasid (*Drosera* spp.) ja rabamurakat (*Rubus chamaemorus* L.) (Paal, 1997; Astover *et al.*, 2012).



Joonis 1. Toitainevaeste metsade kasvukohatüübid ja mullatüübid maastikuprofilil (Paal, 1997; modifitseeritud). Vasakult paremale: enim soostunud kasvukohatüüp, raba on paksu turbamullaga. Sooga piirnevad rabastuvad kasvukohatüübid (sinika ja karusambla) põhjustavad turvastumist ka külgneval mineraalmullaga aladel. Leedemuldadel olevad kõige kuivemad kasvukohatüübid (kanarbiku ja sambliku) on tihti veepuuduses ja ainult õhukese orgaanilise horisondiga.

Paljud seeneliigid, eriti ektomükoriisat moodustavad (EM) seened on peremehespetsiifilised (Kernaghan *et al.*, 2003). Seetõttu, muutused taimekoosluste koosseisus mõjutavad ka seenekoosluste koosseisu (Bahram *et al.*, 2012). Toitainevaeste KKT-de niiskusgradient on seenekoosluste uurimise seisukohalt üks parimaid, kuna muutused puude liigilises koosseisus on väikesed võrreldes niiskusgradiendiga toitainerikastes tingimustes. Toitainevaestes tingimustes moodustuv KKT-de gradient võimaldab palju selgemalt hinnata niiskustingimuste muutusest tulenevat efekti seenestiku liigirikkusele ja koosluse struktuurile.

Magistritöö eesmärk on kirjeldada seenekooslusi niiskusgradiendil toitainevaestes männi poolt domineeritud kasvukohatüüpides. Töös püstitasin järgmised alternatiivsed hüpoteesid: 1) niiskusgradiendil on tugev mõju mulla seente ja ripsloomade elurikkusele ja koosluste struktuurile; 2) erinevused elurikkuses ja kooslustes väljenduvad selgelt ka kasvukohatüüpide vahel.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Proovialade valik ja proovide võtmine

Proovid koguti 2013. aasta juunis ja juulis kolmelt kaitsealalt ja nende lähiümbrusest (Agusalu, Meenikunno, Karula), mis kõik paiknevad samas, enamust Ida-Eestit hõlmavas geobotaanilises allprovintsis (Laasimer, 1965). Agusalu (59°N, 27°E, kõrgus 40-60 m üle merepinna) on vaheldusrikka maastikuga sookoosluste kaitseala, kus vanad luitemoodustised (griivad) vahelduvad soostunud aladega. Meenikunno (58°N, 27°E, kõrgus 60-90 m üle merepinna) on sookaitseala koos seda ümbritseva mõhnastikuga. Karula (58°N, 26°E, kõrgus 70-120 m üle merepinna) on rahvuspark künklikul reljeefil ulatuslike metsaalade ja väikeste rabadega. Kõik nimetatud piirkonnad sisaldasid eriilmelisi metsa kasvukohatüüpe ja on olnud viimase 80 aasta jooksul suhteliselt vähe majandatud. Proove koguti kaheksast erinevast kooslusest (Paal, 1997; avaldamata käsikiri, Lisas 1, Appendix 1), hõlmates sambliku ja kanarbiku KKT-d (nõmmemetsade tüübirühm), pohla ja mustika KKT-d (palumetsade tüübirühm), sinika ja karusambla KKT-d (rabastuvate metsade tüübirühm), siirdesoometsa KKT-d (siirdesoometsade tüübirühm), ja rabametsa ning raba KKT-d, mis iseloomustavad kõige toitainevaesemaid tingimusi (edaspidi kokkuvõtvalt raba KKT). Loetletud KKT-d koos üleminekutega moodustavad kontiinumi kõige kuivemast (sambliku KKT) kuni kõige märjema (raba KKT) koosluseni (Lõhmus, 1984). Igas piirkonnas valiti välja 18 prooviala, kus iga KKT oli esindatud kahes korduses, end sambliku ja raba KKT olid kolmes korduses. Proovialade valikukriteeriumid olid järgnevad: esiteks, enamuspuuliik on mänd; teiseks, puurinde vanus on vähemalt 50 aastat; kolmandaks, proovialal ei esine leppa (*Alnus* spp.); neljandaks, proovialal on määratud mullaliigiks antud KKT-le kõige tüüpilisem mullaliik (lähtudes allikast Astover *et al.*, 2012). Proovialad valiti välja mullakaardi (Eesti Maa-amet, Tallinn) ja puistuandmete (Eesti Keskkonnaagentuur, Tallinn) alusel. Andmeid analüüsiti programmiga MapInfo Professional (Pitney Bowes Software, Stamford, USA).

Proovivõtualad olid ringikujulised, pindalaga 2500 ruutmeetrit. Kui kooslus oli kitsas, venitati ala ellipsikujuliseks nii, et proovivõtuala pindala jääks 2500 m². Igal proovivõtualal valiti juhuslikud 20 puud vähemalt 8 meetriste vahedega. Iga valitud puu kahelt küljelt 1-1,5 meetri kauguselt tüvest võeti mulla alamproov. Alamproovide võtmiseks eemaldati sammal ja pindmine vähelagunenud varis ning löödi viie cm diameetriga PVC toru haamriga maasse 10-20 cm ulatuses (sõltuvalt orgaanika kihi paksusest). Kõik 40 alamproovi koguti ühte

kilekotti; liitproov purustati, segati ja kuivatati varjulistes tingimustes esimesel võimalusel, hoidudes temperatuuri tõusust üle 35 °C. Kuivatatud ja purustatud proovist võeti ligikaudu 100 cm³ mulda edaspidisteks analüüsideks.

Proovialal määrati kõik soontaimeliigid ja visuaalselt hinnati nende suhtelist katvust. Samuti määrati proovialal samblarinde ja samblikurinde suhteline katvus. Inimmõju hinnati viie palli skaalas. Puistut iseloomustavad parameetrid metsa vanus, keskmine kõrgus, rinnaspindala, täius, boniteet ja puistuelementide suhtelised osakaalud kogutagavarast saadi Eesti Keskkonnaagentuuri andmebaasist (<http://www.keskkonnainfo.ee/main/index.php/en/component/content/article/363metsaregister>; avaldamata käsikiri, Lisas 1, Appendix 1). Määrati mullatüüp (Astover *et al.*, 2012), kõdu-, huumus- ja leethorisoni түsedused. Analüüside jaoks grupeeriti mullaliigid seitsmesse rühma alljärgnevalt (edaspidi, mullatüüp): 1 – nõrgalt leetunud leedemuld (L_I); 2 – keskmiselt kuni tugevalt leetunud leedemuld (L_{II} ja L_{III}); 3 – gleistunud nõrgalt kuni tugevasti leetunud leedemuld (L_{Ig}, L_{IIg} ja L_{IIIg}); 4 – leede- gleimuld (LG); 5 – leede-turvastunud muld (LG1); 6 – väga õhuke kuni sügav siirdesoomuld (S[`], S^{``} ja S^{```}); ja 7 – väga õhuke kuni sügav rabamuld (R[`], R^{``} ja R^{```}).

2.2. Mulla keemilised analüüsid

Mullaproovidest määrati orgaanilise aine ja järgnevate keemiliste elementide ning isotoopide kontsentratsioonid: süsinik (C), ¹³C, lämmastik (N), ¹⁵N, fosfor (P), kaalium (K), kaltsium (Ca), magneesium (Mg) lähtudes artiklist Tedersoo *et al.* (2012). Stabiilsete isotoopide ja tavaisotoopide suhe ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) määrati isotoop-spektromeetriga. Mulla reaktsioon (pH) määrati 1M KCl lahuses. Fosfor ja kaalium ekstraheeriti kasutades ammoonium-laktaati. Kaltsium ja magneesium ekstraheeriti kasutades ammoonium atsetaati (pH=7,0). Fosfori ja magneesiumi kontsentratsioonid mõõdeti voogsisestusanalüüsi (*flow injection analysis*) meetodil. Kaaliumi ja kaltsiumi kontsentratsioonid mõõdeti leekfotomeetri meetodil. Orgaanilise aine sisaldus määrati tuhastamismeetodil (2 tundi 360 °C) (avaldamata käsikiri, Lisas 1, Appendix 2).

2.3. DNA eraldamine ja sekveneerimiseks ettevalmistamine

DNA ekstraheeriti 2,0 grammist mullast kasutades komplekti PowerMax Soil DNA Isolation (MoBio, Carlsbad, CA USA) järgides tootja instruktsioone. Polümeraasi ahelreaktsioonis (PCR) kasutati segu kuuest pärisuunalisest praimerist (ekvimolaarses kontsentratsioonis), mis on analoogsed ITS3-ga, ja vastassuunalisest praimerist, mis on analoogne ITS4-ga (L. Tedersoo *et al.*, avaldamiseks esitatud käsikiri). Pärisuunalisele praimerile oli lisatud üks 54-st tunnusjärjestusest (*MID identifier*) pikkusega 10-12 aluspaari. Tunnusjärjestused olid modifitseeritud võrreldes tootja (Roche) poolt soovitatuga nii, et erinevus oleks rohkem kui kolmes koodonis. Tunnusjärjestused algasid ainult adenosiiniga ja sisaldasid 30-70% adenosiine ja tümidiine, optimeerimaks adapterjärjestuse seondumist. PCR segu sisaldas 0,6 µl DNA, 0,5 µl iga praimerit (20 pmol), 5 µl 5xHOT FIREPol Blend Master Mix (Solis Biodyne, Tartu, Estonia) ja 13,4 µl kahekordselt destilleeritud vett. PCR viidi läbi neljas korduses järgnevate tsüklitega: alustuseks 15 minutit 95 °C; järgnevalt 30 tsükli, millest igaüks koosnes 30 sekundit 95 °C, 30 sekundit 55 °C, 1 minut 72 °C; ja viimane tsükkel 10 minutit 72 °C. PCR produktid pandi kokku ja hinnati DNA suhteline kogus jooksutades 5 µl DNA lahust 1% agarosgeelil 15 minutit. Ilma nähtavate ribadeta (*band*) DNA proove taas-paljundati kasutades 35 tsükli, et saada piisavalt PCR produkti, samas väga tugevaid ribasid andnud proovide DNA-d paljundati ainult 25 tsükli. Et vähendada kimääride teket ja võimaldada sekveneerimistulemuste hindamist semikvantitatiivselt, kasutati võimalikult vähe PCR tsükleid. DNA eraldamisel ja PCR-is kasutati negatiivseid ja positiivseid (*Peziza whiteii*, MURU5860) kontrole. PCR produktid puhastati kasutades Exonuclease I ja temperatuuritundlikku aluselise fosfataasi ensüümi FastAP (Thermo Scientific, Pittsburgh, PA USA). Puhastatud PCR produktid normaliseeriti kasutades komplekti SequalPrep Normalization Plate Kit (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) järgides tootja juhendit. Normaliseeritud PCR produktidele lisati 454 adapterjärjestus, viidi läbi emulsioon-PCR ja 454 pürosekveneerimine kasutades GS-FLX+ tehnoloogiat ja Titanium-keemiat firmas Beckman Coulter Genomics (Danvers, MA, USA).

2.4. Tööd DNA järjestustega

Pürosekveneerimise tulemusena saadi 324455 järjestust mediaanpikkusega 400 aluspaari. Kasutades programmi mothur (Schloss *et al.*, 2009), määrati tunnusjärjestuste alusel sekventsid proovideks ja proovide järjestused puhastati (valikud: minlength=300; maxambigs=1; maxhomop=12; qwindowaverage=35; qwindowsize=50; bdiffs=1), et eemaldada liiga lühikesed ja madala kvaliteediga järjestused. Saadud järjestustelt eemaldati otsmised 5,8S ja 28S rRNA geenid, et järgnevat ITS järjestuste alusel rühmitamine annaks selgemaid tulemusi. Samuti eemaldati muudest genoomipiirkondadest ja teistest organismidest pärinevad DNA järjestused, kasutades programmi ITSx 1.0.7 (Bengtsson-Palme *et al.*, 2013). Alles jäeti ainult >99 aluspaariga järjestused, et eemaldada enamik poolikutest sekventsidest. Kimääride kontroll teostati programmiga UCHIME 4.2 (Edgar *et al.*, 2011). Pärast järjestuste kvaliteedi kontrolli jäi sõelale 248305 sekventsi, mis rühmitati 98,0% järjestuste sarnasuse kriteeriumi alusel (Kõljalg *et al.*, 2013) programmiga CD-Hit 4.6.1 (Fu *et al.*, 2012). Rühmitamise tulemusel saadi 4251 taksonoomilist ühikut (OTU), millest 2674 hõlmasid >1 järjestuse. Järjestuste sarnasuse kriteeriumina kasutati 98%, kuna selle lävendi juures eristuvad seente liigid paremini kui enamasti kasutatud 97,0% lävendi korral. Üksikut järjestust sisaldavad OTU-d eemaldati järgnevatest analüüsides, et vältida liigirikkuse ülehindamist vigaderohke uue põlvkonna DNA sekveneerimismeetoditega (Tedersoo *et al.* 2010). Iga OTU seast valiti välja kõige pikem järjestus, mida kasutati esindusjärjestusena *BLASTn* (*Basic Local Alignment Search Tool for nucleotides*) otsingus andmebaaside International Nucleotide Sequence Databases Collaboration (INSDC; Nakamura *et al.*, 2013) ja UNITE (Abarenkov *et al.* 2010a) vastu. Lisaks sellele tehti *BLASTn* otsing ka seente 99,0% sarnasuse alusel rühmitatud etalonjärjestuste vastu, mis on avalikud PlutoF pilve töölaual (Abarenkov *et al.* 2010b; Kõljalg *et al.* 2013; Nilsson *et al.*, 2014). Võimalikult täpseks määramiseks hinnati OTU-sid päringutega saadud kümne sarnasema võrdlusjärjestusega. Juhul kui puudus usaldusväärne taksonoomiline info, tehti INSDC andmebaasi vastu uus *BLASTn* otsing. Järjestuste 98,0%, 90,0%, 85,0%, 80,0% ja 75,0% sarnasus võeti aluseks OTU määramisel vastavalt liigi, perekonna, sugukonna, seltsi või klassi tasemeni. Usaldusväärseks loeti *BLASTn* otsingu tulemus juhul kui e-väärtus oli $< e^{-50}$, ent väärtuse $> e^{-50}$ puhul arvati OTU kategooriasse `tundmatu`. Kõrgemate süstemaatiliste nimetustena kasutati INSDC taksonoomiat. Andmebaasi *Index Fungorum* (www.indexfungorum.org) taksonoomiat kasutati seentel kuni klassi tasemeni. Kõikidel seente perekondadel, sugukondadel ja

seltsidel määrati kuuluvus ökoloogilisse rühma. Kui samas perekonnas esines erinevate ökoloogiliste kohastumustega liike, määrati perekond domineeriva (>75% liikidest) rühma alusel või kui üks rühm ei domineerinud (<75% liikidest) määrati takson kategooriasse 'ökoloogiline rühm teadmata'. Kõik krohmseened (*Glomeromycota*) arvati arbuskulaarse mükoriisa moodustajateks. Takson määrati ektomükoriisiks (EM) kui järjestus sarnanes mõne kindlasse EM liini kuuluva järjestusega (Tedersoo & Smith 2013).

Hinnati hallituseente (*Trichocomaceae*, *Mortierellaceae*, *Mucoraceae*) suhtelist ohtrust igas proovis. Kuna leiti ebaloomulikult suur seenesugukonna *Trichocomaceae* vohamine (>5% proovi sekventsist) eemaldati kolm proovi (IH.K19, IH.K23 ja IH.K38) statistilistest analüüsist. Eemaldatud kolm proovi olid võetud märgadest kasvukohatüüpidest ja olid arvatavasti liiga aeglase kuivatamise tõttu hallitustega üle kasvanud.

2.5. Statistilised analüüsid

Orgaanilise horisondi tüsedus, puude kõrgus, soontaimede liigirikkus, rohttaimede liigirikkus, orgaanilise aine ja elementide C, N, P, K, Ca, Mg sisaldused mullas logaritmiti enne statistilist andmetöötlust, et parandada jääkide jaotust ja testida lineaarseid mudeleid. Et arvestada erinevat sekventsistide arvu proovides, arvutati liigirikkkuse analüüsist jaoks OTU-de jäägid logaritmitud DNA järjestuste suhtes.

Hindamiseks võimalikku ruumilise autokorrelatsiooni mõju, arvutati ruumi omavektorid (*spatial eigenvectors*) kasutades statistikatarkvara R pakette *vegan*, *fields* ja *packfor* (R Core Development Team 2013). Taimkatte, mulla ja ruumi tunnustega seotud parameetrid lisati multiregressioon-mudelisse, et teha kindlaks parimad seenete ja ripsloomade mitmekesisust seletavad tegurid. Keskkonnaparameetrite paljususe ja arvutusvõimsuse piiratuse tõttu valiti välja 18 kandidaatparameetrit lihtsate (*simple regression*) ja mitmeste (*multiple regression*) regressioonanalüüsist põhjal, kasutades eespidist valikut (*forward selection*) ja determinatsioonikordajat parameetrite sobivuse hindamisel. Parim mitmekesisust seletav mudel selgitati välja korrigeeritud Akaike informatsiooni kriteeriumi alusel (AICc). Parima mudeli komponendid järjestati eespidist valiku põhjal, et määrata nende suhteline olulisus, kasutades R tarkvara *packfor* paketti.

Mullaparameetrite, ruumivektorite ja floristiliste muutujate suhtelist tähtsust organismide koosluste struktuuri muutustele hinnati Hellinger-transformeeritud ohtrusmaatriksite põhjal, kuhu kaasati vaid >1 korra (sagedus) esinenud OTU-d. Analüüs viidi läbi, kasutades DISTLM funktsiooni programmis Permanova+ (Terlizzi *et al.*, 2005). Ühefaktoriliste (kriteerium F_{pseudo} -väärtused) ja multifaktoriliste mudelite (kriteerium eespidine valik) põhjal valiti 15 kandidaatparameetrit parima mudeli tuvastamiseks AICc kriteeriumi põhjal. Determinatsioonikordajate ($R^2_{\text{adjusted, cumulative}}$) ja statistikute (F_{pseudo} ja P-väärtused) saamiseks tehti parima mudeli komponentidele eespidine parameetrite valik. Mittemeetriline multidimensionaalne skaleerimine (*Global Nonmetric Multidimensional Scaling*, GNMDS) viidi läbi kasutades samu parameetreid. Statistiliselt olulised parameetrid kaasati ordinatsioonigraafikule kasutades R tarkvara vegan paketi funktsiooni envfit (vegan.rforge.rproject.org). Proovide koordinaatide põhjal kahemõõtmelises tunnusruumis arvutati 95% usaldusintervallid.

Kasvukohatüüpide-vahelise mitmekesisuse erinevuste selgitamiseks kasutati dispersioonanalüüsi ja sellel põhinevat post-hoc testi *Unequal N Honestly Significant Difference* teste programmis Statistica (StatSoft, Inc., Tulsa, Oklahoma, USA). Selleks, et tekstis oleks võimalik mitmekesisusi omavahel arusaadavamalt võrrelda, on kõik aritmeetilised keskmised ja variatsioonikoefitsiendid arvatud OTU-rikkuse (mitte OTU jääkide) andmete alusel. Statistilisel olulisusel põhinevad hinnangud on antud toetudes OTU-jääkidega tehtud analüüsidele. Kogu töös on kasutatud usaldusnivood $\alpha=0,050$.

Panus töösse

Idee ja disain: I. Hiiesalu ja L. Tedersoo. Välitööd: I. Hiiesalu. Laboratoorsed analüüsid: I. Hiiesalu ja laborandid. Bioinformaatiline analüüs: L. Tedersoo ja M. Bahram. Järjestuste analüüsid: I. Hiiesalu ja L. Tedersoo. Statistilised analüüsid: I. Hiiesalu. Kirjutamine: I. Hiiesalu.

3. Tulemused

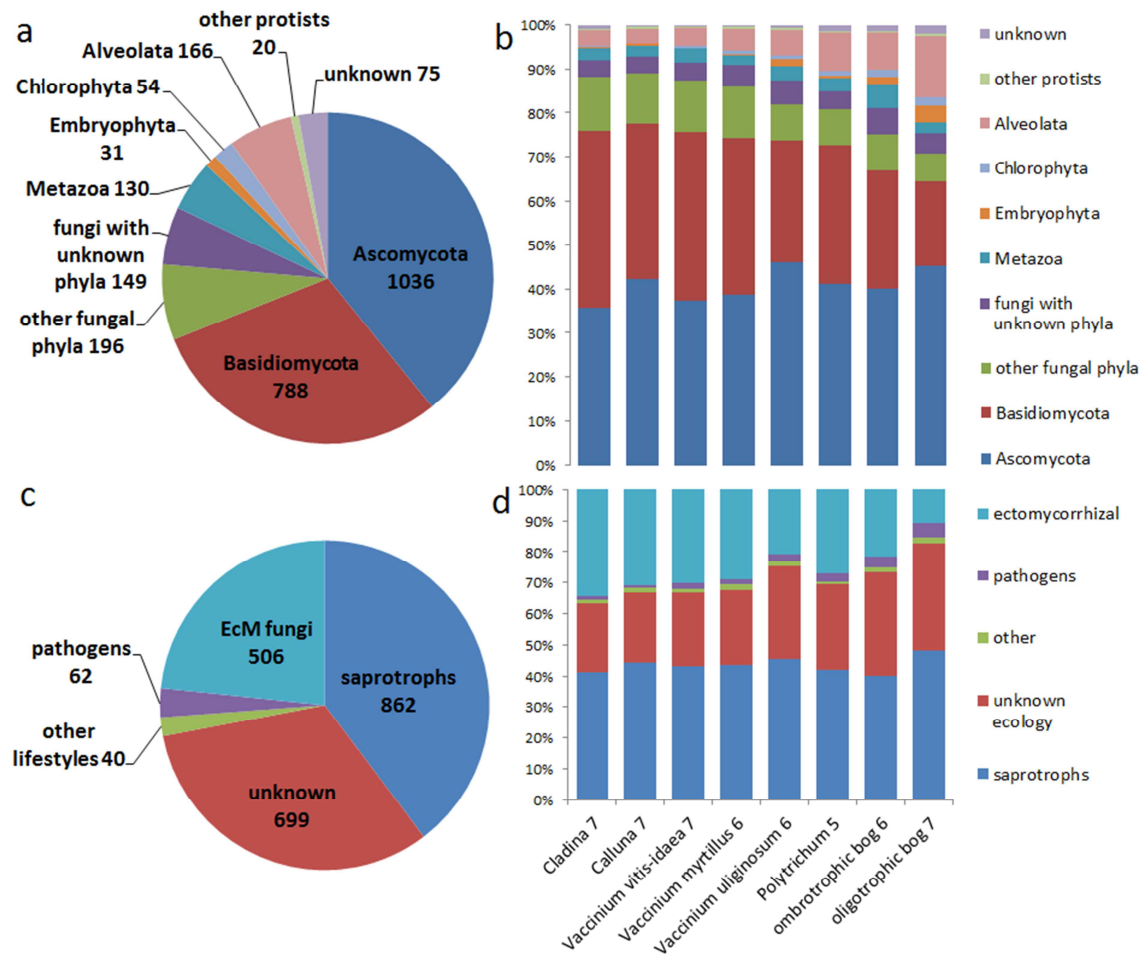
3.1. Andmete üldine iseloomustus

Kvaliteetsest 51 proovist saadi 228547 korralikku DNA järjestust ja need jaotati 2646 OTU-ks (Joonis 2a). Keskmiselt oli proovi kohta 4481 (SD=1182.4, kõige vähem= 2619, kõige rohkem=7841) sekvensi ja 283 (SD=72.1, kõige vähem=121, kõige rohkem=452) OTU-t. 82,0% kõikidest OTU-dest kuulus seeneriiki (*Fungi*). Väiksema mitmekesisusega olid loomad (*Metazoa*, 4,9%), taimed (*Embryophyta*, 1,2%), alveolaarid [valdavalt ripsloomad (*Ciliophora*), 6,3%], rohevetikad (*Chlorophyta*, 2,0%) ja juurjalgsed (*Rhizaria*, 0,8%). 2,8% OTU-dest ei olnud võimalik määrata ühtegi taksonisse.

Analüüsitud proovides oli kõige rikkalikumalt seeni, mis moodustasid 92,4% järjestustest (211110 sekvensi) ja 82,0% eukarüootide elurikkusest (2169 OTU-t). Seeneriigisiselt oli kvantitatiivselt kõige arvukam kandseente hõimkond (*Basidiomycota*, 63,9% järjestustest). Taksonoomiliselt mitmekesisuselt oli kottseente hõimkond arvukaim (*Ascomycota*, 1036 OTU-t), ületades kandseeni (877 OTU-t) ja teisi hõimkondi (kokku 196 OTU-t). Ligi seitse protsenti seentest ei olnud võimalik identifitseerida ühtegi teada olevasse hõimkonda kuuluvaks. Rohkem kui ühe protsendi seente mitmekesisusest andsid järgnevad klassid: *Agaricomycetes* (670 OTU-t), hüüvikseened (*Leotiomycetes*, 569 OTU-t), *Eurotiomycetes* (142 OTU-t), *Dothideomycetes* (117 OTU-t), *Sordariomycetes* (71 OTU-t), *Mortierellomycetes* (65 OTU-t), kõhrikseened (*Tremellomycetes*, 53 OTU-t), *Archaeorhizomycetes* (38 OTU-t), *Mucoromycetes* (38 OTU-t), *Microbotryomycetes* (30 OTU-t), *Lecanoromycetes* (26 OTU-t) ja liudikseened (*Pezizomycetes*, 22 OTU-t). Seente ökoloogilistest rühmadest kõige arvukamad olid saprotroofid (862 OTU-t), EM-seened (506 OTU-t) ja taimepatogeensed seened (62 OTU-t), moodustades vastavalt 39,7%, 23,3% ja 2,9% seenestikust (Joonis 2c). 32,2% seene OTU-dest (699) ei olnud võimalik määrata ühtegi ökoloogilisse rühma enamasti kõrgemate taksonoomiliste tasemete ebamäärasuse tõttu (sisaldavad mitmeid ökoloogilisi rühmi). Lisaks määrati 84 OTU-t (3,9%) valgemädanike tekitajateks ja 89 OTU-t (4,1%) pärmina elavateks.

OTU-de suhteline ohtrus erines KKT-de vahel. Raba KKT-s oli võrreldes kuivade KKT-dega (sambliku, kanarbiku, pohla) oluliselt kõrgem kottseente liigirikkuse suhe kandseente

liigirikkusesse ($F_{7,43}=5,3$; $P<0,001$) (Joonis 2b). EM-seente suhe saprotroofidesse oli oluliselt kõrgem ($F_{7,43}=2,4$; $P=0,039$) kuivas sambliku KKT-s võrreldes raba KKT-ga (Joonis 2d).



Joonis 2. OTU-de proportsionaalne jaotus. **a)** OTU-de esinemine kõrgemates taksonoomilistes rühmades. Kogu sektordiagramm iseloomustab 2646 OTU-t. Tumeroheline sektor „Other fungal phyla“ sisaldab hõimkondi *Cytridiomycota* (17 OTU-t), *Entomophthoromycota* (7 OTU-t), *Glomeromycota* (3 OTU-t), *Kickxellomycota* (1 OTU), *Mortierellomycota* (65 OTU-t), *Mucoromycota* (38 OTU-t), *Cryptomycota* (65 OTU-t). Heleroheline sektor „Other protists“ sisaldab: *Amoebozoa* (1 OTU), *Rhizaria* (13 OTU-t), *Stramenopila* (6 OTU-t). **b)** Kõrgemate taksonoomiliste rühmade suhteline mitmekesisus kasvukohatüüpide kaupa. **c)** Seente OTU-de jagunemine ökoloogilistesse rühmadesse. Sektor „other lifestyles“ sisaldab järgmisi rühmi: arbuskulaarset mükoriisat moodustavad seened (3 OTU-t), loomadel parasiteerivad seened (9 OTU-t), lihhenikoolsed seened (1 OTU) ja mükoparasiitsed seened (14 OTU-t). **d)** Seente ökoloogiliste rühmade suhteline osakaal kasvukohatüüpide kaupa, põhinedes OTU-de arvul. Tulpdiagrammidel tähistavad tulbad kasvukohatüüpe, vasakult kõige kuivemast kuni paremale kõige niiskemani; *Cladina* – sambliku, *Calluna* – kanarbiku, *Vaccinium vitis-idaea* – pohla, *V. myrtillus* – mustika, *V. uliginosum* – sinika, *Polytrichum* – karusambla, obrotrophic bog – siirdesoo, oligotrophic bog – raba. Kasvukohatüüpide nimetustele järgnevad numbrid tähistavad replikaatide arvu. Võetud allikast Hiiesalu *et al.* (avaldamata käsikiri; Lisa 1).

3.2. Elurikkuse parimad mudelid

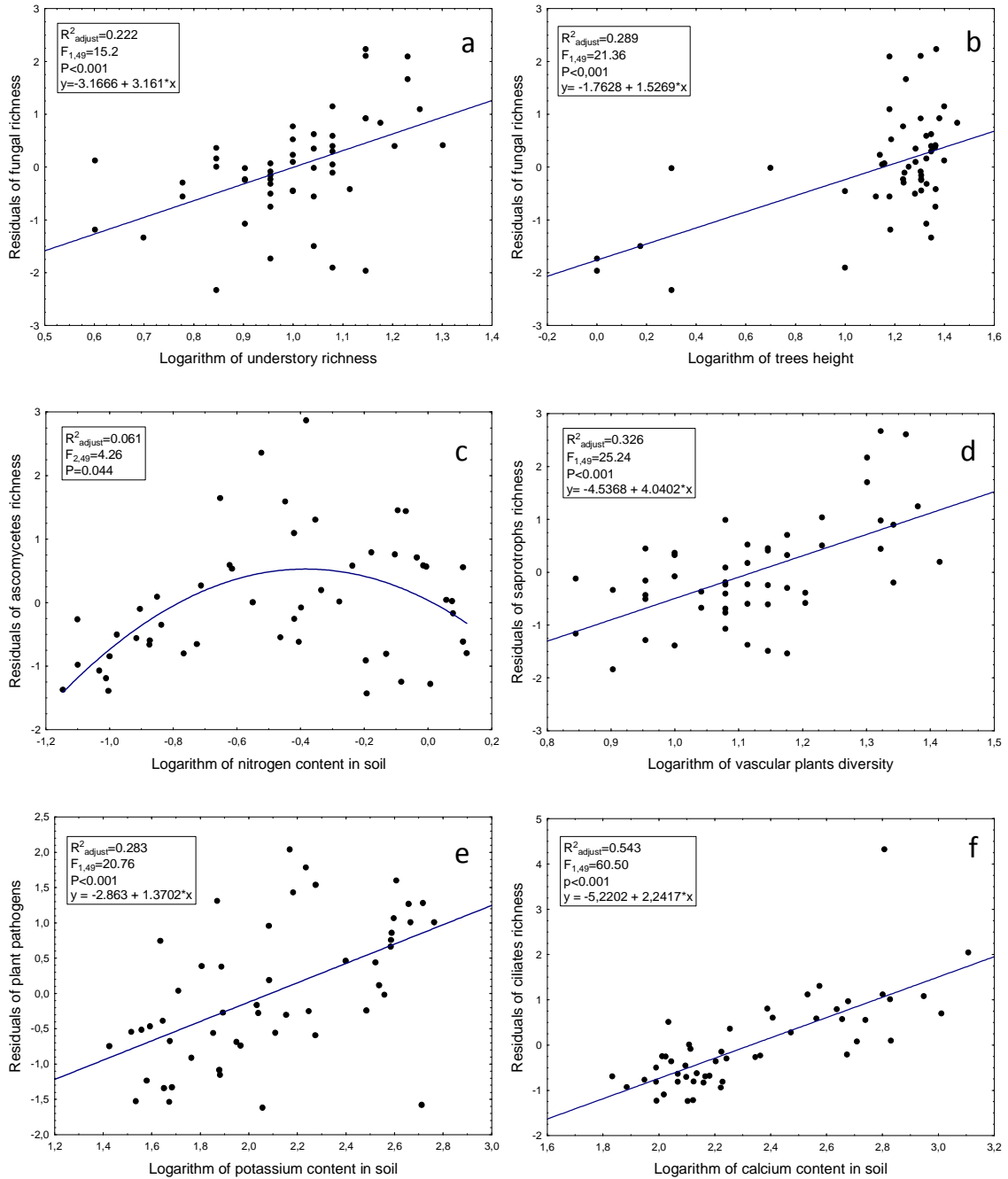
Mitmekesisust seletavad mudelid näitavad, et parimad elurikkust seletavad muutujad (*predictors*) erinevad taksonoomilistes ja ökoloogilistes rühmades (Tabel 1). Peaaegu kõikides gruppides olid parimatesse mitmekesisust ennustavatesse mudelitesse kaasatud ruumi omavektorid. Ainult EM-seente elurikkuse mudelist olid need välja jäänud.

Kõige paremini seletavad kogu seente elurikkust puude kõrgus ja alustaimestiku liigirikkus, kirjeldades vastavalt 30,4% (positiivne seos) ja 21,9% (positiivne seos) seente mitmekesisuse varieeruvusest (Joonis 3a,b). Männi osakaal (6,8%, positiivne seos) ja alustaimestiku katvus (3,1%, positiivne seos) osutusid samuti olulisteks seente mitmekesisuse ennustajateks. Kottseente ja kandseente mitmekesisuse ennustajad osutusid parimates mudelites täiesti erinevateks. Parimad kottseente liigirikku seletajad olid mulla $\delta^{15}\text{N}$ (21,0%, positiivne seos) ja mulla lämmastiku sisaldus (25,3%, positiivne seos) (Joonis 3c). Alustaimestiku katvusel ja kase suhtelisel osakaalul oli samuti väike positiivne mõju kottseente mitmekesisusele, seletades vastavalt 5,7% ja 4,7% varieeruvusest. Kandseente mitmekesisuse tugevaimad seletajad parimas mudelis olid puude kõrgus (41,3%, positiivne seos), soontaimede liigirikkus (22,6%, positiivne seos) ja mulla pH (7,8%, positiivne seos).

Soontaimede liigirikkus (36,7%, positiivne seos; Joonis 3d), alustaimestiku katvus (11,4% positiivne seos), puude kõrgus (9,2%, positiivne seos) ja kase suhteline osakaal puistus (4,5%, positiivne seos) olid olulisimad saprotroofide mitmekesisuse seletajad parimas mudelis. EM-seente mitmekesisuse parimateks ennustajateks olid puude kõrgus (45,4%, positiivne mõju), mulla pH (15,1%, positiivne seos), soontaimede liigirikkus (8,3%, positiivne seos) ja kasvukoha boniteet (3,1%, positiivne seos). Taimepatogeensete seente parimaks mitmekesisuse seletajaks osutus peale ruumi omavektorite ainult kaaliumi sisaldus mullas (29,4%, positiivne seos). Mulla pH (27,2%, positiivne seos), soontaimede liigirikkus (17,2%, positiivne seos), mullatüüp (8,5%, suurem mitmekesisus kuivemates muldades) ja süsiniku sisaldus mullas seletavad kõige paremini (4,3%, positiivne seos) valgema danikku põhjustavate seente elurikkust. Puude liigirikkus oli kõige parem pärmide mitmekesisust seletav kasvukoha tunnus, mis seletas 27,8% varieeruvusest. Kaltsiumi kontsentratsioon mullas oli parim ripsloomade mitmekesisuse ennustaja, mis seletas 55,3% varieeruvusest (positiivne seos) (Joonis 3f).

Tabel 1. Seente ja ripsloomade mitmekesisuse tugevaimad ennustajad parimates mudelites. PCNM tähistavad ruumi omavektoreid.

Elustikurühm, Keskkonna parameeter	R ²	R ² _{adj. cumul.}	F-väärtus	P-väärtus
Seened (kõik)				
Puude kõrgus	0.304	0.289	21.36	0.001
Alustaimestiku liigirikkus	0.219	0.502	21.97	0.001
PCNM2	0.081	0.578	9.61	0.003
Männi osakaal	0.068	0.642	9.44	0.005
Alustaimestiku katvus	0.031	0.669	4.72	0.036
Kottseened				
Mulla δ ¹⁵ N	0.210	0.194	13.06	0.001
Mulla N %	0.253	0.442	22.69	0.001
Alustaimestiku katvus	0.057	0.490	5.57	0.031
PCNM13	0.042	0.524	4.38	0.037
Kase osakaal	0.047	0.566	5.39	0.028
PCNM2	0.035	0.596	4.34	0.048
PCNM10	0.023	0.613	3.02	0.106
Kandseened				
Puude kõrgus	0.413	0.401	34.47	0.001
Soontaimede liigirikkus	0.226	0.624	29.99	0.001
Mulla pH	0.078	0.699	13.02	0.002
Männi osakaal	0.019	0.713	3.32	0.059
PCNM1	0.018	0.727	3.34	0.078
Mullatüüp	0.014	0.736	2.59	0.111
Saprotroofid				
Soontaimede liigirikkus	0.367	0.354	28.38	0.001
Alustaimestiku katvus	0.114	0.459	10.48	0.004
Puude kõrgus	0.092	0.545	10.06	0.003
Kase osakaal	0.045	0.584	5.42	0.025
PCNM2	0.051	0.631	6.91	0.012
Ektomükoriisat moodustavad seened				
Puude kõrgus	0.454	0.443	40.70	0.001
Mulla pH	0.151	0.588	18.35	0.001
Soontaimede liigirikkus	0.083	0.668	12.50	0.001
Boniteet	0.031	0.694	5.00	0.022
EM taimede liigirikkus	0.019	0.708	3.22	0.084
Taimepatogeensed seened				
Mulla K %	0.294	0.279	19.97	0.001
PCNM10	0.080	0.347	6.01	0.023
PCNM43	0.041	0.377	3.24	0.075
PCNM8	0.043	0.410	3.55	0.057
Valgemädaniku tekitajad				
Mulla pH	0.272	0.257	17.95	0.001
Soontaimede liigirikkus	0.172	0.420	14.52	0.002
Mullatüüp	0.085	0.498	8.33	0.01
Mulla C %	0.043	0.534	4.51	0.043
PCNM2	0.030	0.557	3.36	0.082
Pärmid				
Puude liigirikkus	0.278	0.263	18.86	0.001
PCNM28	0.129	0.382	10.42	0.001
PCNM44	0.042	0.413	3.56	0.066
Mulla δ ¹⁵ N	0.030	0.433	2.63	0.111
PCNM40	0.026	0.449	2.35	0.13
Ripsloomad				
Mulla Ca %	0.553	0.543	60.50	0.001
PCNM44	0.143	0.683	22.63	0.003
Inimmõju	0.013	0.690	2.10	0.145

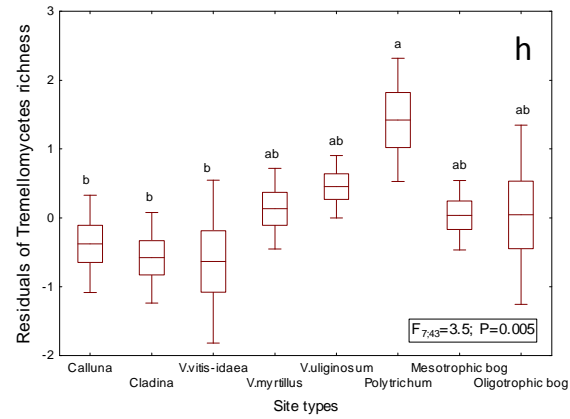
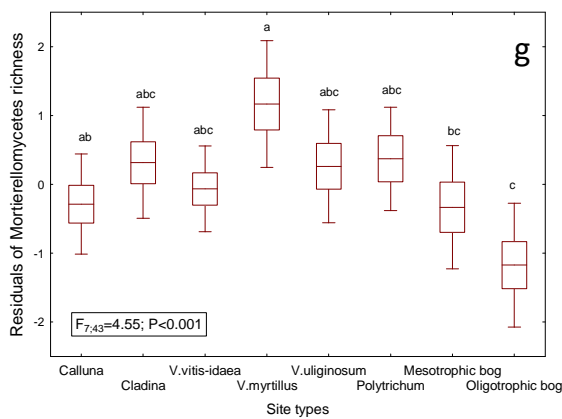
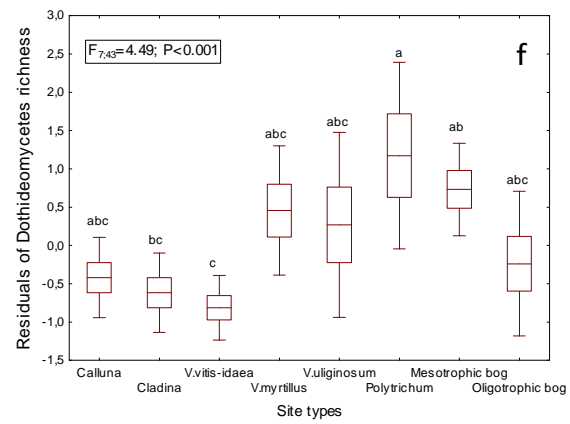
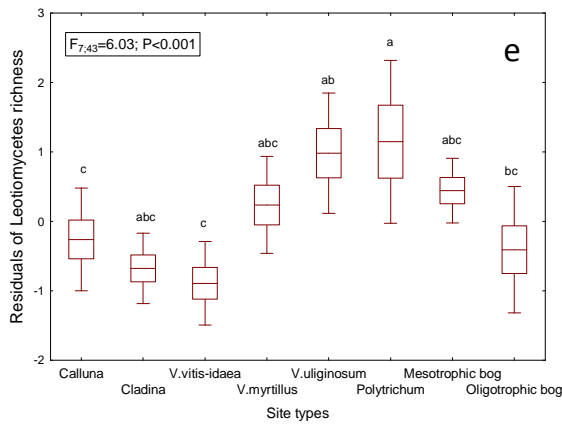
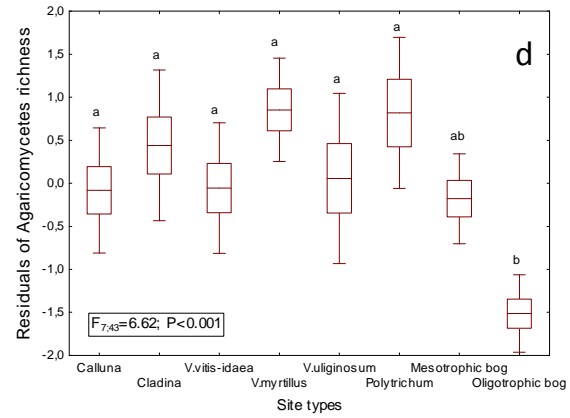
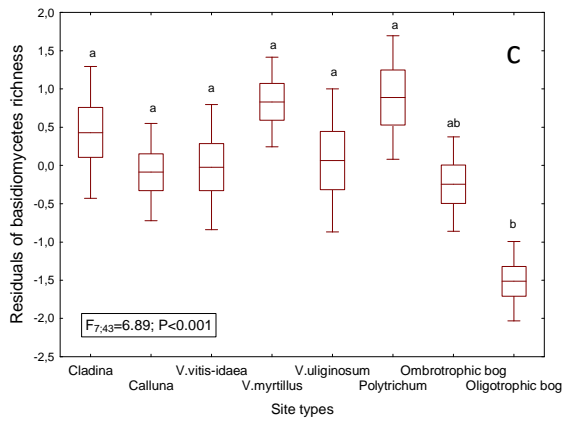
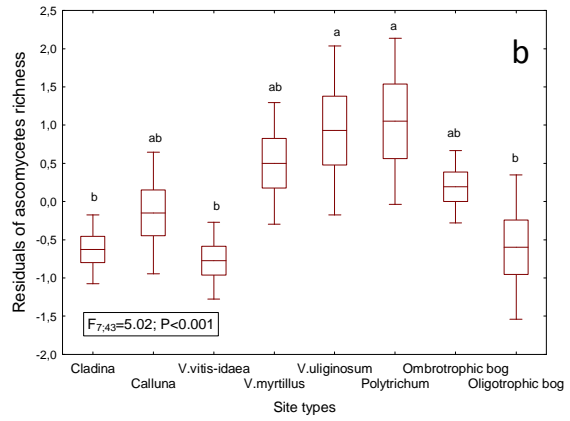
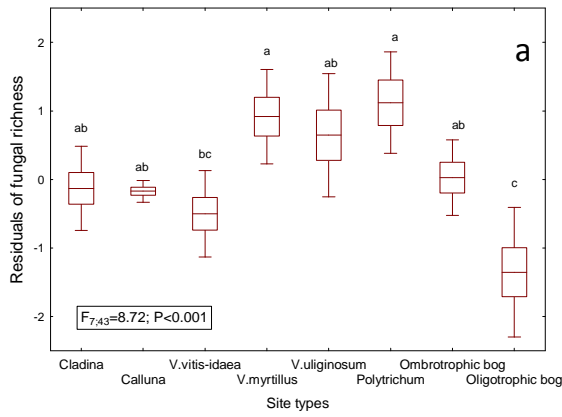


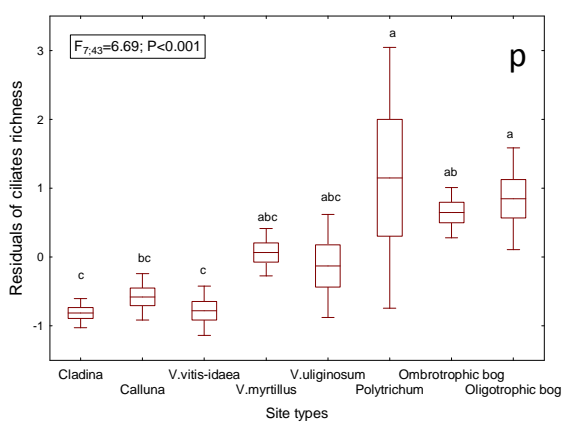
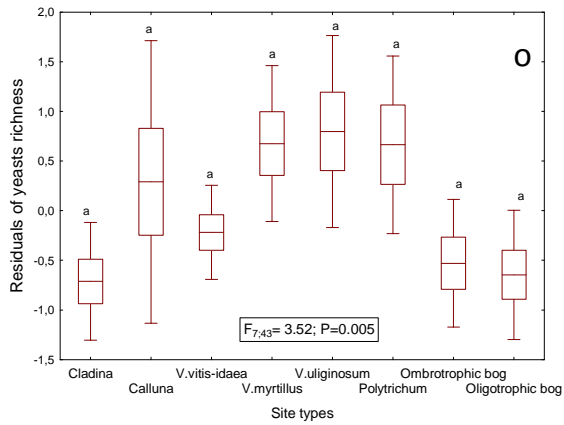
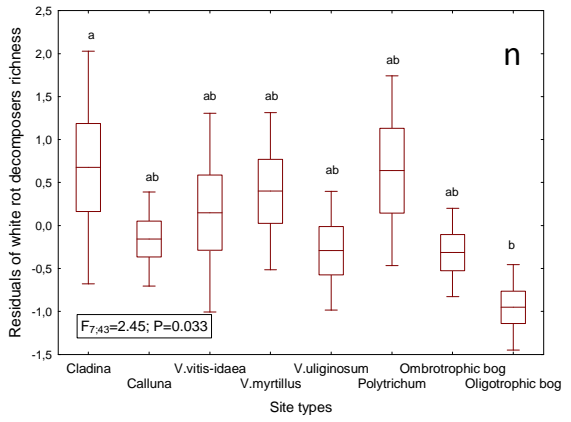
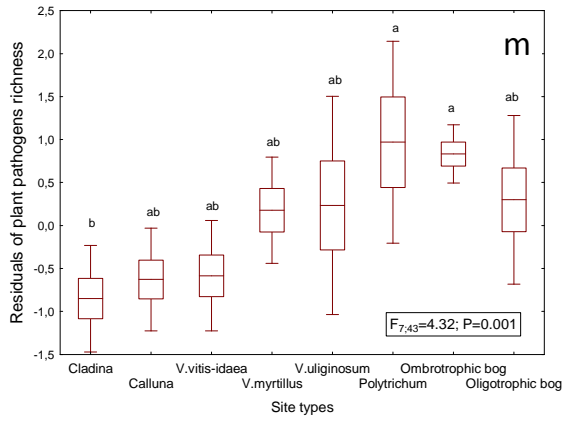
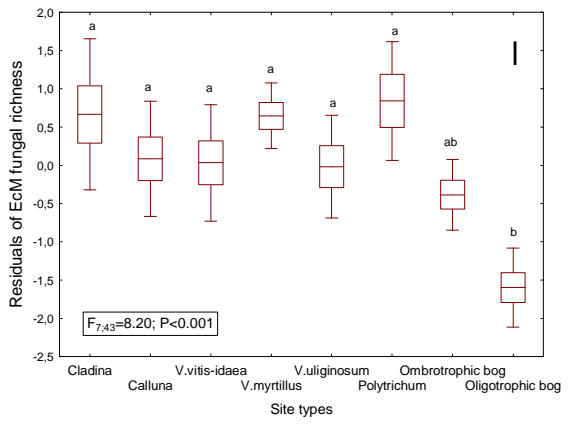
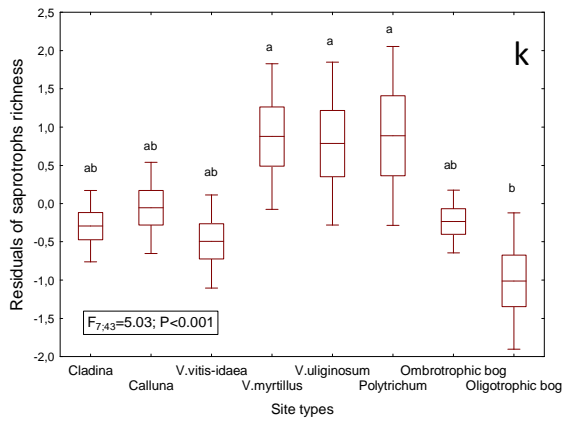
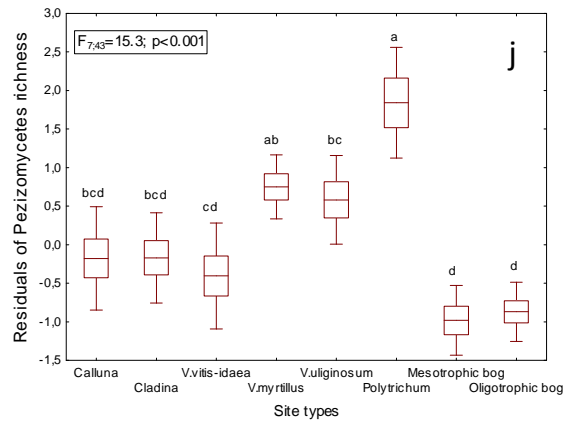
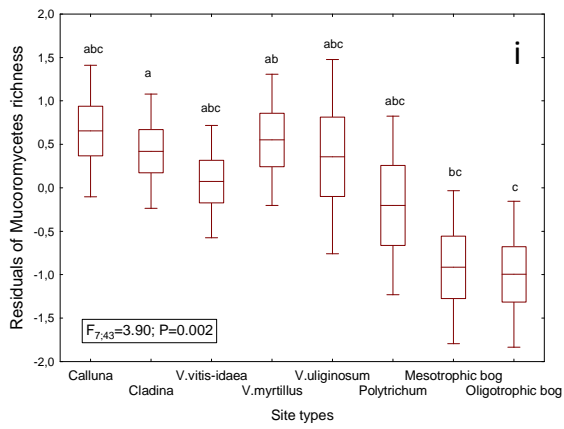
Joonis 3 a-f. Regressioonid kasvukoha keskkonnaparaameetrite ja seente ning ripsloomade mitmekesisuse vahel. Võetud allikast Hiiesalu *et al.* (avaldamata käsikiri; Lisa 1).

3.3. Kasvukohatüüpide vahelised erinevused elurikkuses

Kõigi seente mitmekesisuses esinesid KKT-de vahel olulised erinevused ($F_{7,43}=8,7$; $P<0,001$). Kõige suurem mitmekesisus leiti karusambla (aritmeetiline keskmine=322,2 OTU-t; variatsioonikoefitsient $CV=0,166$) ja mustika (keskm.=296,2 OTU-t; $CV=0,169$) KKT-des. Kõige madalam mitmekesisus leiti raba KKT-s (keskm.=164,9 OTU-t; $CV=0,378$), mis oli ka kõige varieeruvama seente mitmekesisusega. Kõige väiksem varieeruvus seente mitmekesisuses oli kanarbiku KKT-s (keskm.=226,1 OTU-t; $CV=0,038$). *Post-hoc* testidest selgus, et raba KKT oli enamikest teistest KKT-dest oluliselt väiksema mitmekesisusega, ainult pohla KKT (keskm.=214,7 OTU-t; $CV = 0,179$) mitmekesisus sarnanes raba KKT omaga. Mitmekesisus pohla KKT-s oli oluliselt madalam võrreldes mustika ja karusambla KKT-dega (Joonis 4a). Kottseente ja kandseente elurikkus oli samuti kasvukohatüüpide vahel erinev (vastavalt: $F_{7,43}=5,0$; $P<0,001$ ja $F_{7,43}=6,9$; $P<0,001$). Kottseente mitmekesisus oli kõige kõrgem karusambla (keskm.=156,8 OTU-t; $CV=0,274$) ja sinika (keskm.=155,7 OTU-t; $CV=0,264$) KKT-des, mis erinesid mitmekesisuselt pohla (keskm.=87,7 OTU-t; $CV=0,187$), sambliku (keskm.=92,9 OTU-t; $CV=0,263$) ja raba (keskm.=99,0 OTU-t; $CV=0,359$) KKT-dest (Joonis 4b). Kandseente mitmekesisus oli kõigis mitte-soo KKT-des sarnane (keskm.=100,2 OTU-t; $CV=0,268$), neist oluliselt madalama mitmekesisusega oli raba KKT (keskm.=42,1 OTU-t; $CV=0,402$), siirdesoo KKT oli vahepealse elurikkusega (Joonis 4c).

Suurematest seente klassidest (sisaldades >1% seene OTU-dest) esines KKT-de vahel olulisi erinevusi üheksas rühmas, kusjuures *post-hoc* testide alusel oli vähemalt üks KKT-de vaheline võrdlus statistiliselt oluliselt erinev seitsmes järgnevas klassis: *Agaricomycetes* ($F_{7,43}=6,6$; $P<0,001$; Joonis 4d), *Leotiomyces* ($F_{7,43}=6,0$; $P<0,001$; Joonis 4e), *Dothideomyces* ($F_{7,43}=4,4$; $P=0,001$; Joonis 4f), *Mortierellomyces* ($F_{7,43}=4,6$; $P<0,001$; Joonis 4g), *Tremellomyces* ($F_{7,43}=4,0$; $P=0,002$; Joonis 4h), *Mucoromyces* ($F_{7,43}=3,9$; $P=0,002$; Joonis 4i) ja *Pezizomyces* ($F_{7,43}=15,3$; $P<0,001$; Joonis 4j).





Joonis 4 a-p. Taksonoomiliste ja ökoloogiliste rühmade mitmekesisuse erinevused kasvukohatüüpide vahel. Vertikaalteljel elurikkuse jäägid. Graafikul on kasvukohatüübid reastatud pikki niiskusgradienti, vasakul kuivemad, paremal märjemad: *Cladina* – sambliku, *Calluna* – kanarbiku, *Vaccinium vitis-idaea* – pohla, *V. myrtillus* – mustika, *V. uliginosum* – sinika, *Polytrichum* – karusambla, obrotrophic bog – siirdesoo, oligotrophic bog – raba. Mõned kasvukohatüübid on sarnaste niiskustingimustega, näiteks sinika ja karusambla, neist viimane on paremate juurtoitumistingimustega. Erinevad tähed vurrude kohal märgivad ANOVA post-hoc testidest leitud kasvukohatüüpide vahelisi olulisi ($p < 0,05$) erinevusi. Kastid näitavad standardviga aritmeetilise keskmise ümber; vurrud näitavad standardhälvet aritmeetilise keskmise ümber. Võetud allikast Hiiesalu *et al.* (avaldamata käsikiri; Lisa 1).

Kõikides suuremates seente ökoloogilistes rühmades esines kasvukohatüüpide mitmekesisuste vahel erinevusi (Joonised 4k-m). Kõige suurem saprotroofsete seente mitmekesisus oli karusambla (keskm.=135,6 OTU-t; CV=0,274), sinika (keskm.=134,7 OTU-t; CV=0,256) ja mustika (keskm.=128,7 OTU-t; CV=0,249) KKT-des, erinedes oluliselt ($F_{7,43}=5,0$; $P < 0,001$; dispersioonanalüüsil põhinev *Honestly Significant Difference test*; Joonis 4k) väikseima mitmekesisusega raba KKT-st (keskm.=79,6 OTU-t; CV=0,348). EM-seente mitmekesisus oli sarnane kõigis mitte-soo KKT-des (keskm.=74,5 OTU-t; CV=0,284). Ainult raba KKT (keskm.=17,9 OTU-t; CV=0,804) oli oluliselt madalama mitmekesisusega ($F_{7,43}=8,2$; $P < 0,001$; Joonis 4l). Kõige kõrgem taimepatogeensete seente mitmekesisus oli karusambla (keskm.=9,4 OTU-t; CV=0,535) ja siirdesoo (keskm.=8,5 OTU-t; CV=0,276) KKT-des. Kõige madalam ning karusambla ja sinika KKT-dest oluliselt väiksema mitmekesisusega oli sambliku (keskm.=2,7 OTU-t; CV=0,758) KKT. Teised KKT-d olid vahepealse taimepatogeensete mitmekesisusega ($F_{7,43}=4,3$; $P=0,001$). Valgemädanikku põhjustavatel seentel oli liigirikkus KKT-des erinev ($F_{7,43}=2,4$; $P=0,033$), aga mitmekesisuse kasv niiskusgradiendil oli võrdlemisi nõrk (Joonis 4n). Valgemädaniku tekitajatest kõige suurema mitmekesisusega oli sambliku KKT (keskm.=10,1 OTU-t; CV=1,579), mis erines oluliselt ainult kõige vaesemast raba KKT-st (keskm.=3,1 OTU-t; CV=0,698). Kuigi pärmina elavatel seentel oli liigirikkus KKT-des erinev ($F_{7,43}=3,5$; $P=0,005$), ei leitud post-hoc testidega ühtegi konkreetsete KKT-de vahel statistiliselt erinevaks osutunud võrdlust (Joonis 4o). Kõige suurem pärmseente mitmekesisus leiti sinika (keskm.=15,8 OTU-t; CV=0,300) KKT-s, ent kõige madalam mitmekesisus oli sambliku (keskm.=8,4 OTU-t; CV=0,342) ja raba (keskm.=8,7 OTU-t; CV=0,373) KKT-des.

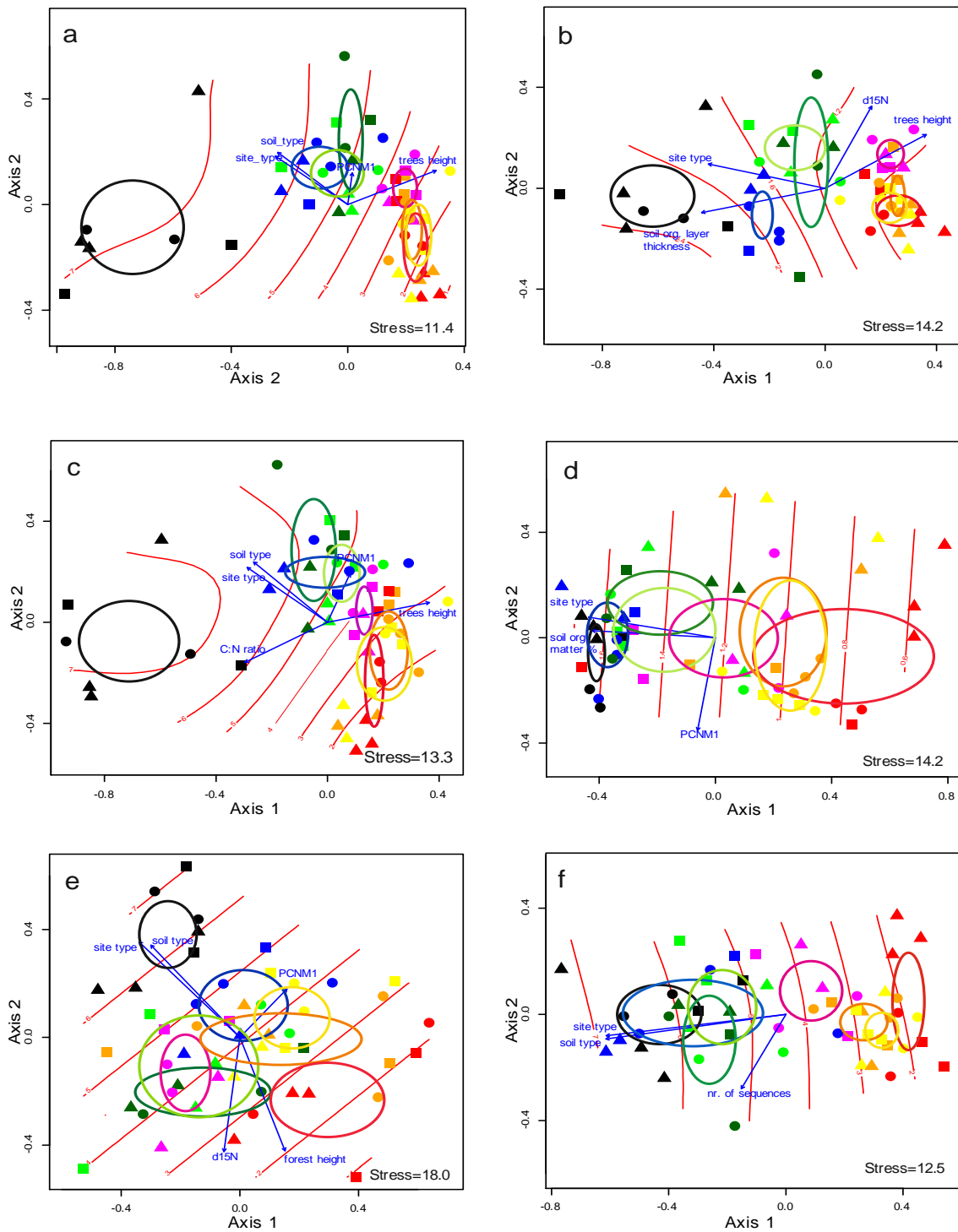
Kõige arvukama protistide rühma – ripsloomade - mitmekesisus oli samuti kasvukohatüüpides erinev ($F_{7,43}=6,7$; $P < 0,001$). Post-hoc testidest ilmnas, et karusambla

(keskm.=32,0 OTU-t; CV=0,605) ja raba (keskm.=30,1 OTU-t; CV=0,394) KKT-des oli oluliselt kõrgem ripsloomade mitmekesisus kui sambliku (keskm.=9,9 OTU-t; CV=0,414), kanarbiku (keskm.=7,9 OTU-t; CV=0,414) ja pohla (keskm.=9,4 OTU-t; CV=0,329) KKT-des (Joonis 4p).

3.4. Keskkonnategurite mõju koosluste struktuurile ja koosluste eristumine

Analüüsi taimkatte, mulla ja ruumiliste tunnuste mõju seene- ja ripsloomakoosluse struktuurile (Tabel 2) ning hinnati koosluste struktuuri erinevusi kasvukohatüüpide vahel (Joonis 5a-f). Seenekoosluste ja ripsloomakoosluste struktuuri seletas kõige paremini mullatüüp, mis kirjeldas vastavalt 15,8% ja 24,8% nimetatud koosluste struktuuri varieeruvusest. Raba KKT seenekoosluste struktuur erines peaaegu alati teiste KKT-de seenekoosluste struktuurist. Peale raba, kõik ülejäänud KKT-d moodustasid GNMDS graafikul kaks sarnase seenekoosluse struktuuriga rühma: liigniisked KKT-d (siirdesoo, karusambla ja sinika) ning kuivad ja parasniisked KKT-d (sambliku, kanarbiku, pohla ja mustika; Joonis 5a).

Mulla orgaanilise horisondi tüsedus saprotroofidel ja mulla orgaanilise aine sisaldus valgemädaniku tekitajatel olid kõige paremad koosluste struktuuri seletajad, mis kirjeldasid vastavalt 20,0% ja 15,2% koosluste struktuuri varieeruvusest. Puude kõrgus ja mulla $\delta^{15}\text{N}$ olid saprotroofidel samuti olulised struktuuri seletajad, vastavalt 7,3% ja 7,8%. Valgemädaniku tekitajatel lisandus olulisimasse mudelisse kuuse suhteline osakaal, mis seletas 4,2% struktuuri varieeruvust. Põhinedes kasvukohatüüpide keskmisi ümbritsevate usalduspiire tähistavate ellipsite mittekattuvusele GNMDS graafikul, jagunesid saprotroofide kooslused KKT-de alusel viide rühma: raba; siirdesoo; sinika ja karusambla; mustika; pohla, kanarbiku ja sambliku (Joonis 5b). Erinevalt saprotroofidest ei olnud valgemädaniku tekitajate koosluse struktuur KKT-de alusel nii hästi liigendunud, vaid nad moodustasid sujuvalt teineteiseks üle mineva kontiinumi kõige märjemast KKT-st kuni kõige kuivema KKT-ni (Joonis 5d).



Joonis 5 a-f. Mittemeetrilise multidimensionaalse skaleerimise (GNMDS) graafikud näitavad keskkonnategurite (nooled) suhtelist olulisust seene- ja ripsloomakoosluste struktuuri seletamisel. Ellipsid märgivad kasvukohatüübi aritmeetilise keskmise 95% usalduspiiri. Ellipsite värvid tähistavad kasvukohatüüpe järgnevalt: punane – sambliku; oranž – kanarbiku; kollane – poha; violetne – mustika; heleroheleline – sinika; tumeroheleline – karusambla; sinine – siirdesoo; must – raba. Kolmnurgad tähistavad Agusalu proove; ringid tähistavad Meenikunno proove; ruudud tähistavad Karula proove. **a)** kõik seemned kokku; **b)** saprotroofsed seemned; **c)** ektomükoriissed seemned; **d)** valgemädanikku põhjustavad seemned; **e)** pärmid; **f)** ripsloomad. Punased kontuurid tähistavad reeglina mullatüüpide gradienti, välja arvatud **b)** saprotroofidel (orgaanilise horisondi tusedus) ja **d)** valgemädaniku tekitajatel (orgaanilise aine sisaldus). Võetud allikast Hiiesalu *et al.* (avaldamata käsikiri; Lisa 1).

Puude kõrgus ja mullatüüp osutasid EM-seenekoosluste struktuuri ennustamisel kõige olulisemateks, seletades vastavalt 13,0% ja 11,7% struktuuri varieeruvusest. Süsinik-lämmastiku suhe (C/N) kirjeldas 3,5% EM-seenekoosluste struktuuri varieeruvusest. Kasvukohatüübid moodustasid EM-seenekoosluste GNMDS graafikul neli oluliselt erinevat rühma (Joonis 5c). Raba KKT moodustas esimese telje alusel selgelt omapärase struktuuriga EM-seenekoosluse. Teised KKT-d olid teineteisega palju rohkem sarnased, kuid jagunesid kolme rühma. Ühel pool paiknesid liigniisked KKT-d: siirdesoo, sinika ja karusambla; teisel pool kuivad KKT-d: pohla, kanarbiku ja sambliku; ning mustika KKT nende kahe rühma vahel.

Taimepatogeensetel seentel oli väga sarnane koosluse struktuur ning 95% usalduspiiri alusel ei olnud võimalik eristada unikaalse struktuuriga kooslusi. Mullatüüp ja puude kõrgus olid kõige paremad patogeenide koosluste struktuuri seletajad, ent nende efekt oli madal (<6%). Pärmina elavate seente koosluste struktuuri parimad ennustajad olid puude kõrgus (12,5%), mullatüüp (7,7%) ja mulla $\delta^{15}\text{N}$ (6,3%). Erinevused pärmikoosluste struktuuris olid suhteliselt väikesed (Joonis 5e). Koosluse struktuur raba KKT-s erines oluliselt kõikide teiste KKT-de pärmikoosluste struktuurist. Kasvukohatüübid ei moodustanud selgeid piire niiskusgradiendil. Ainult raba KKT vastandus sambliku KKT-le GNMDS graafikul.

Ripsloomade koosluse struktuur osutus sarnaseks kõikides rabastuvates ja rabastunud KKT-des, olles samas oluliselt erinev mustika KKT kooslusest. Kuivematest kasvukohatüüpidest eristusid sambliku ja kanarbiku KKT-de ripsloomakooslused (Joonis 5f).

Tabel 2. Kõige tugevamad seene- ja ripsloomakoosluste struktuuri ennustavad muutujad. PCNM tähistavad ruumi omavektoreid.

Elustikurühm, Keskonnaparameeter	R ²	R ² _{adj, cumul.}	F _{pseudo}	P-väärtus
Seened (kõik)				
Mullatüüp	0.158	0.141	9.21	0.001
Puude kõrgus	0.114	0.242	7.55	0.001
PCNM1	0.064	0.295	4.56	0.001
Saprootroofid				
Mulla org. kihi tusedus	0.200	0.183	12.23	0.001
Puude kõrgus	0.073	0.242	4.81	0.001
PCNM1	0.054	0.283	3.73	0.001
Mulla δ ¹⁵ N	0.048	0.320	3.54	0.001
Ektomükoriisat moodustavad seened				
Puude kõrgus	0.130	0.112	7.31	0.001
Mullatüüp	0.117	0.215	7.45	0.001
PCNM1	0.074	0.277	5.10	0.001
C:N suhe	0.035	0.300	2.53	0.001
Taimepatogeensed seened				
Mullatüüp	0.052	0.032	2.62	0.001
Puude kõrgus	0.043	0.056	2.24	0.001
Valgemädaniku tekitajad				
Mulla org. aine sisaldus	0.152	0.135	8.63	0.001
PCNM1	0.055	0.174	3.29	0.001
PCNM18	0.049	0.209	3.06	0.003
Kuuse osakaal	0.042	0.237	2.67	0.001
Pärmid				
Puude kõrgus	0.125	0.108	7.03	0.001
Mullatüüp	0.077	0.170	4.66	0.001
Mulla δ ¹⁵ N	0.063	0.219	4.05	0.001
PCNM1	0.040	0.245	2.64	0.001
Ripsloomad				
Mullatüüp	0.248	0.232	16.12	0.001
PCNM1	0.039	0.257	2.66	0.001
Sekventside arv proovis	0.033	0.277	2.31	0.003

4. Arutelu

Toitainevaeste kasvukohatüüpide seente ja ripsloomade mitmekesisust määravad tähtsaimad muutujad on erinevates mikroorganismide fülogeneetilistes ja funktsionaalsetes gruppides erinevad. Seente mitmekesisuse parimateks seletajateks on peamiselt puude kõrgus ja soontaimede liigirikkus, osadel rühmadel ka mullaparameetrid. Ruumi omavektorid ei kuulu tavaliselt kõige tugevamate elurikkuse seletajate hulka, kuid pea kõikides organismirühmades (v.a. EM-seened) on neil väike mõju mitmekesisusele. Teineteisest sadade kilomeetrite kaugusel olevate alade niiskustingimused ja soostumus omavad tugevamat mõju võrreldes geograafilise kaugusega alade vahel ning alade siseselt. Suhteliselt tugevam seos ruumis paiknemise ja mitmekesisuse vahel leiti pärmidel (19,6%), taimepatogeenidel (16,4%) ja ripsloomadel (14,3%). Puude kõrgus olutus kõige paremaks kandseente mitmekesisuse seletajaks, kuid kottseente mitmekesisusele see mingit mõju ei avaldanud. Puude kõrgus kaudse tunnusena väljendab kasvukoha kvaliteeti ja süsinikuallika tugevust juursümbiontsetele EM-seentele. Puude kõrgust võib vaadelda komplekstunnusena, mis on funktsioon mulla toitainetega varustatusest, mulla niiskustingimustest ja nende koosmõjust. Niiskusgradiendil oli puude kõrgus üllatavalt parem mitmekesisuse ennustaja kui skaalal ühest kuueni mõõdetud boniteet. Peale suurema mikroorganismide elurikkuse leiti kõrgema produktiivsusega kasvukohtadel ka suurem taimede liigirikkus. Kottseente ja kandseente mitmekesisust mõjutavad tegurid osutusid erinevateks. Mulla lämmastikühenditel on kõige suurem mõju kottseente mitmekesisusele. Puude kõrgus ja taimede liigirikkus osutusid kõige paremateks kandseente elurikkuse seletajateks. Ka saprotroofsete seente ja valgemädaniku tekitajate mitmekesisust mõjutavad tegurid erinesid. Ainult soontaimede liigirikkusel on mõju mõlemale lagundajaterühmale, mis on seletatav mitmekesisema varise ja laguproduktide tekkega. See omakorda pakub rohkematele lagundajatele võimalust leida sobivaim substraat. Mitmekesisust seletavate tegurite erinevus taksonoomiliste ja ökoloogiliste gruppide vahel viitab sellele, et gruppidel võivad olla ökosüsteemis toimivas toitainete ringluses spetsialiseerunud rollid (Talbot *et al.*, 2013). Otsestest mullakarakteristikutest tulid olulisteks mitmekesisuse seletajateks pH (EM-seentel ja valgemädaniku tekitajatel), kaaliumi sisaldus (taimepatogeenidel) ja kaltsiumi sisaldus (ripsloomadel). Seentel ja ripsloomadel on erinevad mitmekesisuse mustrid KKT-de gradiendil. Raba KKT-s on ripsloomadel kõrge elurikkus, seentel aga suhteliselt madal elurikkus. Seente ja ripsloomade elurikkus on erinev ka kuivades sambliku ja pohla KKT-des,

kus seentel on keskmiselt kõrge mitmekesisus, ripsloomadel aga kõige madalam mitmekesisus. Ripsloomade sellist elurikkuse mustrit saab seletada märgade kasvukohtade sobivusega elutegevuseks, kuna ripsloomadele on vajalikud täidetud poorid või kapillaarvesi selleks, et nad saaksid viburitega liikuda (Adl & Gupta, 2006). Seente mitmekesisus on üldiselt suurim karusambla, sinika ja mustika KKT-des. Enamikes seenerühmades on madalam mitmekesisus niiskustingimuste gradiendi otstes, mis viitab unimodaalsele seesele seente elurikkuse ja mulla niiskuse vahel. Kui kottseentel on mitmekesisus madalam kõige kuivemates ja kõige märjemates KKT-des, siis kandseentel on suhteliselt madalam mitmekesisus ainult kõige märjemates KKT-des. Paljudes analüüsitud seenerühmades, eriti kottseentel, leiti kõige kõrgem mitmekesisus karusambla KKT-s. Kõige madalam seente mitmekesisus esines raba KKT-s, mis oli eriti tugevalt väljendunud kandseentel. Seevastu taimepatogeensete seente elurikkus oli rabades võrdlemisi kõrge. Ehkki pohla ja mustika KKT-d kuuluvad samasse palumetsade tüübirühma, on seente elurikkus nendes KKT-des väga erinev. Mustika KKT on märksa suurema seente mitmekesisusega kui pohla KKT. Mustika KKT kõrgem seente elurikkus võib tuleneda pisut suuremast soontaimede liigirikkusest, paremast boniteedist ja mitmekesisematest mullastikutingimustest. Võib ka spekuloida, et pohl eritab mulda rohkem seente kasvu pärssivaid allelopaatilisi ühendeid kui mustikas. OTU-de osas suurt ülekattuvust omavad kandseente hõimkond ja ökoloogiline rühm EM-seened (506-st EM-seenest 437 kuulub kandseente hulka) näitasid ka sarnaseid mitmekesisuse mustreid. Mõlemal oli kõigis mineraalmaa (mitte-soo) KKT-des ühtlaselt kõrge ja raba KKT-s madal mitmekesisus. Selliseid tulemusi toetavad ka mitmed Põhja-Ameerikas tehtud uuringud, kus hinnati seente liigirikkust mükoriisete juuretippude alusel ning leiti, et mineraalmaa EM-seente mitmekesisus oli suurem kui külgnevates soo KKT-des (Wurzburger *et al.*, 2004; Robertson *et al.*, 2006).

Seene- ja ripsloomakoosluste struktuuri kõige paremateks seletajateks osutusid mullakarakteristikud, eelkõige mullatüüp, aga ka orgaanilise aine sisaldus ning puude kõrgus. Mullatüüp osutus tähtsaimaks koosluse struktuuri ennustajaks ripsloomadel ja enamikel seente ökoloogilistel rühmadel. Saprotroofide ja valgemädaniku tekitajate kooslused olid erandlikud, kuna neil oli mulla orgaanilise aine sisaldus peamine muutuja, mis eristas eri kasvukohatüüpide koosluseid omavahel. Mullatüübi tähtsus seenekoosluste struktuuri ennustajana oli oodatav tulemus, kuna see on võetud aluseks ka taimekoosluste klassifitseerimisel kui peamine KKT-d määrav tunnus. Juuretippude analüüsil põhinevas EM

koosluste uuringus leiti samuti tugev seos mullatüübi ja seenekoosluse struktuuri vahel (Gehring *et al.*, 1998). Orgaanilise horisondi sügavus ja orgaanilise aine sisaldus mullas osutusid headeks koosluse struktuuri seletavateks teguriteks, mis on seletatav lagundajate tugeva sõltuvusega substraadist. Kasvukoha produktiivsust, mida niiskusgradiendil iseloomustab hästi puude kõrgus, on pidanud oluliseks seenekoosluste struktuuri seletajaks ka Toljander *et al.* (2006). Ripslooma- ja valgemädanikutekitajate koosluste struktuuri seletavad paremini mullatüüp ja orgaanilise aine sisaldus, mitte kasvukoha produktiivsust iseloomustavad parameetrid. Need tunnused peegelduvad ka niiskusgradiendil, kus koosluste struktuuri üleminekud on ühtlasemad, st. ei esine väga suuri koosluste koosseisu erinevusi raba ja mineraalmaal KKT-de vahel. Ka mulla lämmastikuga seotud tunnustel on teatud mõju seenekoosluste struktuurile, eriti seente ökoloogilistes rühmades, mis hangivad eluks vajalikud elemendid ja energia surnud orgaanilisest ainest. Üllatav oli proovialade vähenenud mõju seenekoosluste struktuurile, sest enamikus varasemates uuringutes on see võrdlemisi tugev. Tõenäoliselt muutis mullaparametrite ja kasvukoha tunnuste kaasamine mudelisse ruumivektorid statistiliselt mitteoluliseks. Ruumitunnused olid täiesti mitteolulised taimepatogeensete seente koosluste seletamises, mis viitab patogeenide suhteliselt ühtlasemale jaotuvusele ruumis võrreldes teiste seente rühmadega.

Seente ja ripsloomade koosluste struktuurid muutusid niiskusgradiendil eri suundades. Ripsloomadel on kuivades KKT-des koosluste struktuur diferentseerunud kui seentel ja vastupidi - seentel on märgades KKT-des koosluste struktuur rohkem diferentseerunud kui ripsloomadel. Raba KKT on enamikes seenerühmades teistest KKT-dest oluliselt erineva koosluse struktuuriga. Saprotroofide kooslused eristusid kasvukohatüüpide alusel kõige paremini, taimepatogeenid aga kõige halvemini. See viitab asjaolule, et tegemist on kas mändidele iseloomulike patogeenidega või pole enamiku patogeenide põhiline elupaik mullas. Saprotroofsetel seentel eristub orgaanilise horisondi tuseduse teljel viis sarnase kooslusestruktuuriga KKT-d või KKT-rühma. Selgelt eristuvad raba, siirdesoo, sinika-karusambla, mustika ja pohla-kanarbiku-sambliku KKT-d. Peale erinevuste kõdukihi paksuses võib sellist mustrit seletada ka suhteliselt mitmekülgsete lagunemistingimustega liigniisketes KKT-des ja sarnasemate tingimustega kuivades kasvukohatüüpides. Mustika KKT kooslused eristusid selgelt ainult saprotroofide ja ripsloomade seas, kuid teistes rühmades klasterdusid need kooslused pigem kuivade KKT-dega või moodustasid üleminekulise rühma kuivade ja

märgade KKT-de vahel. Kuivade KKT-de, nagu sambliku, kanarbiku, pohla, seenekooslused olid väga sarnased enamikes uuritud ökoloogilistes rühmades.

Kokkuvõtvalt võib väita, et toitainevaestes KKT-des on parimateks seente ja ripsloomade liigirikkuse ennustajateks taimestikuga seotud tunnused. Kõige suurem seente mitmekesisus leiti soostuvatest KKT-dest ja mustika KKT-st. Raba KKT oli kõige väiksema seente elurikkusega. Kõige tugevamateks seene- ja ripsloomakoosluste struktuuri ennustajateks võib pidada mullaga seotud tunnuseid. Kuigi paljud KKT-d erinesid koosluste struktuurilt, ei moodusta kõik KKT-d selgelt omapärase kooslusega rühmi. Näiteks soostuvate metsade ja kuivade KKT-de seenekooslused on sarnased. Seene- ja ripsloomakoosluste struktuuri erinevused avalduvad hästi niiskustingimuste gradiendil – kõige kuivemate KKT-de kooslused vastanduvad raba KKT kooslustele.

Kokkuvõte

Mullaseente ja ripsloomade mitmekesisuse mustrid niiskustingimuste gradiendil toitainevaestes kasvukohatüüpides

Mulla mikroorganismidel on tähtis roll koosluste toimimises ja arengus. Kuni viimase ajani on olnud vähe võimalusi nende uurimiseks, mistõttu on võrdlemisi vähe teada nii mulla üldisest liigirikkusest kui ka keskkonnafaktorite mõjust mulla mikroorganismide mitmekesisusele ja struktuurile. Käesoleva magistritöö eesmärk oli kirjeldada mullas elavate eukarüootsete mikroorganismide mitmekesisust niiskustingimuste gradiendil toitainevaestes metsa- ja sookooslustes. Püstitati järgnevad hüpoteesid: 1) niiskustingimuste gradiendil on tugev mõju seente mitmekesisusele ja koosluse struktuurile; 2) kasvukohatüüpide vahel esinevad erinevused seente taksonoomilises mitmekesisuses ja seenekoosluste struktuuris. Kolmest Ida-Eesti piirkonnast (Agusalu, Karula ja Meenikunno) kokku kaheksast erinevast kasvukohatüübist (KKT) (sambliku, kanarbiku, pohla, mustika, sinika, karusambla, siirdesoo ja raba) võeti kokku 54 mullaproovi. Proovialadel kirjeldati taimkatet ja mulda. Mullaproovidest eraldati DNA ja pürosekvenceeriti. Saadud sekvensid rühmitati rDNA ITS2 regiooni järjestuste 98% sarnasuse alusel taksonoomilistesse rühmadesse ning süstematiseeriti tuginedes INSDC ja UNITE andmebaasides olevatele võrdlusandmetele. Lisaks määrati mullaproovidest peamiste toiteelementide ja orgaanilise aine sisaldused ning pH_{KCl} .

Kokku määrati 2646 taksonoomilist ühikut eukarüootseid organisme, millest 82,0% moodustasid seened (*Fungi*), 6,2% ripsloomad (*Ciliophora*) ning ülejäänud riigitasemel taksonid olid vähemarvukad. Multiregressioon-analüüsi tulemusel leiti, et kõige paremateks seenekoosluste mitmekesisuse seletajateks niiskustingimuste gradiendil on puude kõrgus ja taimestiku liigirikkus. Puude kõrgus iseloomustab ilmselt üldisi erinevusi raba ja mineraalmaa koosluste boniteediklasside vahel. Samuti leiti seenerühma-spetsiifilisi seoseid – näiteks kottseente liigirikkus on tugevasti seotud mullas oleva lämmastiku hulgaga; saprotroofide liigirikkust ennustab peale taimede liigirikkuse ka alustaimestiku katvus. Ripsloomade liigirikkuse parimaks ennustajaks osutus mulla kaltsiumi sisaldus.

Niiskustingimuste gradiendil uuritud KKT-dest kõige elurikkamad on mustika, sinika ja eriti karusambla. Kõige madalam mitmekesisus on ekstreemsete niiskustingimustega KKT-

des, eriti rabas. Enamike seenerühmade esindatuse poolest on raba vaene, samas mõningate rühmade (taimepatogeensed seened) mitmekesisus rabas osutus keskpäraseks. Ripsloomade mitmekesisus on madalam kuivemates ja kõrgem märjemates KKT-des.

Kõige paremateks seenekoosluste ja ripsloomakoosluste struktuuride seletajateks osutusid mulla karakteristikud (peamiselt mullatüüp) ning puude kõrgus. Kuna mullatüüp on otseselt mõjutatud pikaajalistest niiskustingimustest, võib väita, et niiskusrežiim on oluliseks seenekooslusi mõjutavaks teguriks. Saprotroofide koosluste struktuuri ennustab kõige enam kõdu- või turbakihi tusedus. Kõigil KKT-del ei ole ainuomast seene- või ripsloomakoosluse struktuuri ning sageli on KKT-de koosluste struktuur üleminekuline. Seene- ja ripsloomakoosluste struktuuride erinevused on kõige suuremad niiskustingimuste gradiendi äärmuste vahel. Raba seenekoosluste struktuur on oluliselt erinev kõikidest mineraaltoitumisega KKT-de seenekooslustest. Kõige selgemad erinevused koosluste struktuuris on saprotroofsetel seentel, kel eristub viis kasvukohatüüpide rühma: sambliku-kanarbiku-pohla; mustika; sinika-karusambla; ja siirdesoo ning raba. Kui seentel on märjemad kooslused üksteisest rohkem eristunud, siis ripsloomadel on rabastunud ja rabastuvate KKT-de koosluste struktuur palju sarnasem.

Summary

Diversity patterns of soil fungi and ciliates on soil moisture gradient in nutrient-poor site types

Although soil micro-organisms have important roles in community functioning and development, until recently there have been poor options to study these in detail. There is limited information about total soil biodiversity and the impact of environmental factors on it. The aim of this work was to describe soil fungal richness and community structure in nutrient-poor forest site types along moisture gradient from dry coniferous forests to bogs. I postulated the following hypotheses: 1) local moisture gradient has a strong effect on fungal richness and community composition; 2) fungal richness and community composition is different among site types. For that, 54 soil samples were taken from eight site types (*Cladina*, *Calluna*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Polytrichum*, ombrotrophic bog and oligotrophic bog) located in three sites in Estonia (Agusalu, Karula, Meenikunno). In sampling sites, vascular plants were identified and soil nutrients and pH were determined. From sampled soils, DNA was isolated and pyrosequenced using a 454 technology. Sequences were assigned to operational taxonomic units (OTUs) based on 98% similarity in rDNA ITS2 subregion. OTUs were compared with data in INSDC and UNITE databases and assigned to taxonomic identity according to the best matches.

Altogether 2646 eukaryotic OTUs were found, of which 82.0% were fungi, 6.2% ciliates (*Ciliophora*). As a result of multiregression analysis, it was found that the best predictors of fungal richness are tree height and understory richness along the moisture gradient. Tree height indicates general differences among bog and minerotrophic site type productivity. There were also differences between analyzed taxonomic and functional groups of fungi. For example, ascomycete richness was strongly connected to soil nitrogen content, whereas understory coverage was a good predictor of saprotrophs richness. Soil calcium content was the best predictor of ciliate richness. The highest richness of fungi occurred in *V. myrtillus*, *V. uliginosum* and especially in *Polytrichum* site types. Lower richness was observed in site types with extreme moisture conditions, especially in oligotrophic site type. However, in some groups (for example: fungal plant pathogens)

oligotrophic bog were with moderate richness. Ciliates had lowest richness in dry site types and higher richness in wet site types.

The best predictors of fungal and ciliates community structure were soil characteristics (mostly soil type) and tree height. While soil type depends on long-term moisture conditions, it can be argued that moisture regimen is important factor that affects fungal communities. The thickness of peat layer was the best predictor of saprotroph community composition. Although all site types did not have unique fungal and ciliate community structure and often site types had transitional community composition, some general patterns emerged. The differences in fungal and ciliate community composition were greatest between the extremities of the moisture gradient. Oligotrophic bog had significantly different community structure compared with all minerotrophic site types, particularly contrasting to communities in the *Cladina* site type. Saprotrophic fungi had the most compartmentalized community structure with five site type groups: oligotrophic bog; ombrotrophic bog; *Polytrichum-V. uliginosum*; *V. myrtilus*; and *Calluna-V. vitis-idaea-Cladina*. While fungal community composition was generally more variable in wet site types, ciliate communities were relatively more similar among bog and paludifying site types.

Tänuavaldused

Täna kõiki järgnevaid, kes aitasid väärt nõuannete või materiaalsete hüvedega magistritöö valmimisele kaasa:

Eesti Keskkonnaagentuuri, puistuandmete info eest.

Raivo Aunapit, GPS-i kasutamise eest.

Anneli Palot, kasvukohatüüpide määramise nõuannete eest.

Perekondi Meriste ja Puksing, külalislahkuse eest välitöödel.

Karula Rahvuspargi ja Kauksi Looduskeskuse töötajaid, välitööbaaside eest.

Maireet Müüri, abi eest välitöödel.

Mai Oleskit, soovitude eest mulla laborianalüüsidel.

TÜ mükoloogia õppetooli töötajaid ja kraadiõppureid.

Juhendajat, Leho Tedersood, eriti keeruliste programmidega töötamise juhendamise eest.

Kasutatud kirjandus

- Abarenkov K, Nilsson RH, Larsson K-H, Alexander IJ, Eberhart U, Erland S, Hoiland K, Kjoller R, Larsson E, Pennanen T, Sen R, Taylor AFS, Tedersii L, Ursing BM, Vralstad T, Liimatainen K, Peintner U, Kõljalg U (2010a) The UNITE database for molecular identification of fungi – recent updates and future perspectives. *New Phytologist*, **186**, 281-285.
- Abarenkov K, Tedersoo L, Nilsson RH, Vellak K, Saar I, Veldre V, Parmasto E, Proust M, Aan A, Ots M, Kurina O, Ostonen I, Jõgeva J, Halapuu S, Põldmaa K, Toots M, Truu J, Larsson KH, Kõljalg U (2010b) Plutof – a web based workbench for ecological and taxonomic research, with an online implementation for fungal ITS sequences. *Evolutionary Bioinformatics*, **6**, 189-196.
- Adl MS, Gupta VVSR (2006) Protists in soil ecology and forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Forest Research*, **7**, 1805-1817.
- Astover A, Kõlli R, Roostalu H, Reintam E, Leedu E. 2012. Mullateadus. Õpik kõrgkoolidele. - Eesti Maaülikool. Tartu.
- Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Zarre S, Tedersoo L (2012) Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran. *New Phytologist*, **193**, 465-473.
- Bengtsson-Palme J, Ryberg M, Hartmann M, Branco S, Wang Z, Godhe A, De Wit P, Sanchez-Garcia M, Ebersberger I, de Sousa F, Amend AS, Jumpponen A, Untersehr m, Kristiansson E, Abarenkov K, Bertrand YJK, Sanli K, Eriksson KM, Vik U, Veldre V, Nilsson RH (2013) Improved software detection and extraction of ITS1 and ITS2 from ribosomal ITS sequences of fungi and other eukaryotes of analysis of environmental sequencing data. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 914-919.
- Edgar RC, Haas BJ, Clemente JC, Quince C, Knight R (2011) UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, **27**, 2194-2200.
- Fierer N, Breitbart M, Nulton J, Salamon P, Lozupone C, Jones R, Robeson M, Edwards RA, Felts B, Rayhawk S, Knight R, Rohwer F, Jackson RB (2007) Metagenomic and small-subunit rRNA analyses reveal the genetic diversity of bacteria, archaea, fungi, and viruses in soil. *Applied and Environmental Microbiology*, **73**, 7059-7066.
- Fu L, Niu B, Zhu, Z, Wu S, Li W (2012) CD-HIT: accelerated for clustering the next-generation sequencing data. *Bioinformatics*, **28**, 3150-3152.

- Gehring CA, Theimer TC, Whitham TG, Keim P (1998) Ectomycorrhizal fungal community structure of pinyon pines growing in two environmental extremes. *Ecology*, **79**, 1562-1572.
- Hettenbergerova E, Hajek M, Zelny D, Jirouškova J, Mikuluškova E (2013a) Changes in species richness and species composition of vascular plants and bryophytes along a moisture gradient. *Preslia*, **85**, 369-388.
- Hettenbergerova E, Horsak M, Chandran M, Hajek M, Zelny D, Dvorakova (2013b) Patterns of land snail assemblages along a fine-scale moisture gradient. *BioOne*, **56**, 31-42.
- Kernaghan G, Widden P, Bergeron Y, Lègarè S, Parè D (2003) Biotic and abiotic factors affecting ectomycorrhizal diversity in boreal mixed-woods. *Oikos*, **102**, 497-504.
- Kõljalg U, Nilsson RH, Abarenkov K, Tedersoo L, Taylor AFS, Bahram M, Bates ST, Bruns TD, Bengtsson-Palme J, Callaghan TM, Douglas B, Drenkhan T, Eberhardt U, Duenas M, Grebenc T, Griffith GW, Hartmann M, Kirk PM, Kohout P, Weiss M, Larsson K-H (2013) Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, **22**, 5271-5277.
- Laasimer L (1965) Eesti NSV taimkate. – Valgus, Tallinn.
- Lõhmus E (1984) Eesti metsakasvukohatüübid.– ENSV Agrotööstuskoondise Info- ja Juurutusvalitsus, Tallinn.
- Nakamura Y, Cochrane G, Karsch-Mizrachi I (2012) The International Nucleotide Sequence Database Collaboration. *Nucleic Acids Research*, doi: 10.1093/nar/gks1084.
- Nilsson RH, Hyde KD, Pawlowsks J, Ryberg M, Tedersoo L, Aas AB, Alias SA, Alves A, Anderson CL, Antonelli A, Kõljalg U, Abarenkov K (2014) Improving ITS sequence data for identification of plant pathogenic fungi. *Fungal Diversity*, trükis. doi: 10.1007/s13225-014-0291-8.
- O`Dell TE, Ammirati JF, Schreiner EG (1999) Species richness and abundance of ectomycorrhizal basidiomycete sporocarps on a moisture gradient in the *Tsuga heterophylla* zone. *Canadian Journal of Botany*, **77**, 1699-1711.
- Paal J. (1997) Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon.– Keskkonnaministeeriumi Info- ja Tehnokeskus, Tallinn.
- Robertson SJ, Tackaberry LE, Egger KN, Massicotte HB (2006) Ectomycorrhizal fungal communities of spruce differ between wetland and upland forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**, 972-985.

- Ruppel M, Väiliranta M, Virtanen T, Korhola A (2013) Postglacial spatiotemporal peatland initiation and lateral expansion dynamics in North America and northern Europe. *The Holocene*, **23**, 1596-1606.
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser W, Schmid B, Voigt W, Fisher M, Schulze E-D, Roscher C, Weigelt A, Allan E, Beler H, Bonkowski M, Buchmann N, Biuscot F, Clement LW, Ebeling A, Engels C, Halle S, Kertscher I, Klein A-M, Koller R, König, S, Kowalski E, Kummer V, Kuu A, Temperton VM, Tschardt T (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, **468**, 553-556.
- Schloss PD., Westcott SLW, Ryabin T, Hall JR, Hartmann M, Hollister EB, Lesniewski RA, Oakley BB, Parks DH, Robinson CJ, Sahl JW, Stres B, Thallinger GG, Horn DJV, Weber CF (2009) Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported, software for describing and comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, **75**, 7537-7541.
- Talbot JM, Bruns TD, Smith DPS, Branco S, Glassman SI, Erlandson S, Vilgalys R, Peay KG (2013) Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, **57**, 282-291.
- Tedersoo L, Naadel T, Bahram M, Pritsch K, Buegger F, Leal M, Kõljalg U, Põldmaa K (2012) Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afro-tropical rain forest. *New Phytologist*, **195**, 832-843.
- Tedersoo L, Nilsson RH, Abarenkov K, Jairus T, Sadam A, Saar I, Bahram M, Bechem E, Chuyong G, Kõljalg U (2010) 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *New Phytologist*, **188**, 291-301.
- Tedersoo L, Smith ME (2013) Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biology Reviews*, **27**, 83-99.
- Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L, Bevilacqua S, Fraschetti S, Guidetti P, Anderson MJ (2005) Multivariate and univariate asymmetrical analyses in environmental impact assessment: a case study of Mediterranean subtidal sessile assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, **289**, 27-42.

Toljander JF, Eberhardt U, Toljander YK, Paul LR, Taylor AFS (2006) Species composition of an ectomycorrhizal fungal community along a local nutrient gradient in a boreal forest. *New Phytologist*, **170**, 873-883.

Wurzburger N, Hartshorn AS, Heindrick RL (2004) Ectomycorrhizal fungal community structure across a bog-forest ecotone in southeastern Alaska. *Mycorrhiza*, **14**, 383-389.

LISA 1

I.Hiiesalu, M. Bahram, L. Tedersoo

Käsikiri „Diversity patterns of soil fungi and ciliates
on soil moisture gradient in nutrient-poor site types“

Ingliseelse käsikirja sisuline osa ei kuulu digitaalsel kujul avaldamisele, kuna see on töös teadusartiklina avaldamiseks.

APPENDIX 1

Sampling plots location, forest stand and vegetation data

Samples that were excluded from statistical analysis are marked with *

Plot code	Latitude N	Longitude E	Site name	Site type	Human impact	Pine (%)	Spruce (%)	Birch (%)	Stand age (years)	Trees height (m)	Total basal area (m ²)	Fullness (%)	Productivity rating	Trees diversity	Vascular plants diversity	EcM plants diversity	Understory coverage (%)	Moss coverage (%)	Lichen coverage (%)
IH.A31	59.1006	27.4371	Agusalu	<i>Cladina</i>	4	100	0	0	128	22	25	71	3	3	14	3	20	95	5
IH.A36	59.0826	27.4557	Agusalu	<i>Cladina</i>	4	100	0	0	148	19	22	65	4	2	12	3	20	95	5
IH.A39	59.0619	27.5162	Agusalu	<i>Cladina</i>	4	100	0	0	128	22	25	71	3	6	22	3	10	90	10
IH.K10	57.6764	26.5529	Karula	<i>Cladina</i>	3	100	0	0	79	13	27	90	4	2	8	2	30	50	30
IH.K17	57.6457	26.4148	Karula	<i>Cladina</i>	2	100	0	0	60	17	21	65	3	3	9	3	20	40	40
IH.M13	57.9381	27.4035	Meenikunno	<i>Cladina</i>	3	100	0	0	84	15	22	70	4	3	7	3	30	50	30
IH.M47	57.9389	27.3520	Meenikunno	<i>Cladina</i>	2	100	0	0	131	18	20	40	4	2	9	2	20	70	30
IH.A89	59.0972	27.4316	Agusalu	<i>Calluna</i>	4	100	0	0	78	17	24	73	3	2	14	3	30	100	0
IH.A93	59.0729	27.4353	Agusalu	<i>Calluna</i>	4	96	0	4	148	20	26	78	4	2	12	2	20	90	1
IH.K02	57.6726	26.5691	Karula	<i>Calluna</i>	3	100	0	0	76	14	25	80	4	3	12	3	40	99	1
IH.K05	57.6823	26.6012	Karula	<i>Calluna</i>	4	100	0	0	131	20	24	69	4	5	14	4	40	95	5
IH.M23	57.9608	27.2828	Meenikunno	<i>Calluna</i>	4	100	0	0	161	20	15	45	4	3	12	3	20	98	2
IH.M27	57.9384	27.2990	Meenikunno	<i>Calluna</i>	4	100	0	0	161	20	24	70	4	1	10	1	30	80	5
IH.M30	57.9557	27.3249	Meenikunno	<i>Calluna</i>	4	100	0	0	171	20	22	65	4	1	9	1	20	90	10
IH.A51	59.0771	27.4582	Agusalu	<i>V.vitis-idaea</i>	3	100	0	0	118	23	27	75	3	6	26	3	50	90	0
IH.A56	59.0618	27.5112	Agusalu	<i>V.vitis-idaea</i>	4	100	0	0	128	23	30	84	3	3	16	5	50	100	0
IH.K01	57.6824	26.5988	Karula	<i>V.vitis-idaea</i>	4	100	0	0	131	19	24	69	4	2	11	2	25	95	5
IH.K07	57.6669	26.6047	Karula	<i>V.vitis-idaea</i>	4	100	0	0	96	21	24	70	3	4	12	3	25	98	2
IH.K29	57.6898	26.4768	Karula	<i>V.vitis-idaea</i>	5	100	0	0	118	23	25	70	3	3	12	3	50	99	1
IH.M01	57.9485	27.3418	Meenikunno	<i>V.vitis-idaea</i>	3	100	0	0	131	21	21	60	4	3	10	3	40	99	1
IH.M10	57.9409	27.3497	Meenikunno	<i>V.vitis-idaea</i>	3	100	0	0	91	22	25	70	2	4	9	4	40	100	0
IH.A21	59.1001	27.4131	Agusalu	<i>V.myrtillus</i>	4	100	0	0	128	15	22	71	5	6	23	5	70	30	0
IH.A61	59.0579	27.5019	Agusalu	<i>V.myrtillus</i>	3	97	0	3	100	24	28	78	2	7	21	4	65	95	0
IH.K16	57.6652	26.4683	Karula	<i>V.myrtillus</i>	3	90	5	5	101	23	29	70	3	3	10	3	55	90	0
IH.K21	57.6541	26.4972	Karula	<i>V.myrtillus</i>	4	77	15	8	96	25	34	83	2	3	7	3	15	100	0

IH.M41	57.9386	27.3643	Meenikunno	<i>V.myrtillus</i>	3	40	30	30	151	28	20	56	2	6	21	4	0.3	80	0
IH.M45	57.9602	27.2862	Meenikunno	<i>V.myrtillus</i>	5	95	0	5	101	25	22	60	2	5	17	4	60	90	0
IH.A20	59.1023	27.4188	Agusalu	<i>V.uliginosum</i>	4	100	0	0	128	15	22	70	5	4	22	3	25	100	0
IH.A90	59.0606	27.5044	Agusalu	<i>V.uliginosum</i>	4	99	0	1	158	23	24	67	4	7	21	4	70	80	0
IH.K22	57.6524	26.4950	Karula	<i>V.uliginosum</i>	4	100	0	0	81	21	27	77	2	4	13	4	30	100	0
IH.K35	57.6710	26.5578	Karula	<i>V.uliginosum</i>	4	100	0	0	61	14	19	64	4	3	13	3	60	99	1
IH.M16	57.9264	27.4050	Meenikunno	<i>V.uliginosum</i>	4	100	0	0	146	19	24	71	4	4	15	4	50	100	0
IH.M46	57.9382	27.3527	Meenikunno	<i>V.uliginosum</i>	3	98	0	2	151	22	23	65	4	5	17	4	50	100	0
IH.A72	59.0553	27.5074	Agusalu	<i>Polytrichum</i>	4	90	0	10	88	20	26	87	3	6	20	4	40	100	0
IH.A78	59.0694	27.4764	Agusalu	<i>Polytrichum</i>	3	88	1	11	47	18	21	69	2	7	24	4	30	100	0
IH.K13	57.6567	26.4493	Karula	<i>Polytrichum</i>	4	75	20	5	76	15	21	61	4	6	16	4	10	100	0
*IH.K19	57.6415	26.4149	Karula	<i>Polytrichum</i>	4	89	11	0	76	22	30	81	2	7	18	5	40	100	0
IH.M14	57.9212	27.3791	Meenikunno	<i>Polytrichum</i>	4	93	0	7	111	23	30	86	3	3	15	3	20	100	0
IH.M33	57.9504	27.3688	Meenikunno	<i>Polytrichum</i>	4	50	0	50	121	20	20	62	4	6	20	4	30	100	0
IH.A12	59.0773	27.4879	Agusalu	Ombrotrophic bog	4	100	0	0	128	21	21	70	5	3	15	3	50	100	0
IH.A14	59.0589	27.5083	Agusalu	Ombrotrophic bog	4	100	0	0	128	17	27	82	5	3	13	3	25	100	0
*IH.K23	57.667	26.4667	Karula	ombrotrophic bog	5	100	0	0	101	14	18	60	5	3	9	3	30	100	0
IH.K37	57.6655	26.5061	Karula	Ombrotrophic bog	5	100	0	0	101	10	16	60	6	2	12	2	35	100	0
IH.M07	57.9246	27.3258	Meenikunno	Ombrotrophic bog	4	100	0	0	141	15	19	60	5	3	14	3	40	100	0
IH.M09	57.9374	27.3465	Meenikunno	Ombrotrophic bog	4	100	0	0	151	14	18	60	5	1	13	1	40	100	0
IH.M42	57.9330	27.3541	Meenikunno	Ombrotrophic bog	4	100	0	0	141	17	20	60	5	3	11	3	20	100	0
IH.A01	59.0673	27.5277	Agusalu	Oligotrophic bog	5	100	0	0	150	2	0.8	5	6	2	13	2	20	100	0
IH.A02	59.0960	27.4422	Agusalu	Oligotrophic bog	5	100	0	0	150	1	0.2	2	6	1	15	1	40	100	0
IH.A03	59.0656	27.4805	Agusalu	Oligotrophic bog	5	100	0	0	150	10	14	50	6	2	14	2	25	100	0
IH.K24	57.6687	26.4676	Karula	Oligotrophic bog	5	100	0	0	150	5	10	40	6	1	12	1	60	100	0
*IH.K38	57.6624	26.5162	Karula	oligotrophic bog	5	100	0	0	150	4	3	30	6	1	9	1	70	90	0
IH.K39	57.6700	26.4723	Karula	Oligotrophic bog	5	100	0	0	150	2	0.4	2	6	1	8	1	30	100	0
IH.M37	57.9408	27.2926	Meenikunno	Oligotrophic bog	5	100	0	0	150	1	0.1	1	6	1	10	1	30	100	0
IH.M48	57.9237	27.2948	Meenikunno	Oligotrophic bog	4	100	0	0	150	2	4	20	6	1	9	1	50	99	0

APPENDIX 2

Soil data from sampling plots

Samples that were excluded from statistical analysis are marked with *

Plot code	Site type	Soil type	Soil type class	Org. matter (cm)	A horizon (cm)	pH _{KCl}	Org. matter (%)	N (%)	C (%)	C:N ratio	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	P (mg/kg)	K (mg/kg)	Ca (mg/kg)	Mg (mg/kg)
IH.A31	<i>Cladina</i>	LI	1	5	0	3.31	5.74	0.08	3.04	38.23	-0.71	-27.24	0.22	34.25	133.05	16.05
IH.A36	<i>Cladina</i>	LI	1	4	0	3.26	3.72	0.34	13.21	38.32	-0.79	-27.46	2.30	39.25	146.68	14.87
IH.A39	<i>Cladina</i>	LI	1	3	0	3.47	5.58	0.08	2.75	34.84	-1.59	-27.38	1.11	44.25	126.99	15.68
IH.K10	<i>Cladina</i>	LII	2	4	0	2.89	7.86	1.32	32.23	24.34	-4.62	-27.54	10.72	46.97	116.63	22.34
IH.K17	<i>Cladina</i>	LII	2	4	0	2.84	2.57	0.15	4.91	34.00	-1.07	-27.58	2.06	51.24	76.91	10.72
IH.M13	<i>Cladina</i>	LIII	2	3	0	2.86	4.74	0.07	2.71	38.12	-0.44	-27.58	8.26	26.66	68.18	15.42
IH.M47	<i>Cladina</i>	LI	1	5	0	2.63	7.29	0.40	13.88	34.73	-1.80	-27.38	26.33	48.29	125.21	20.85
IH.A89	<i>Calluna</i>	Llg	3	6	0	3.39	7.14	0.13	4.82	36.60	-0.98	-27.84	11.22	107.74	167.13	21.26
IH.A93	<i>Calluna</i>	Llg	3	4	0	3.55	4.01	0.10	4.52	45.48	-0.64	-28.09	0.20	36.17	104.27	16.94
IH.K02	<i>Calluna</i>	LG	4	9	1	2.40	5.97	0.44	16.62	37.45	-0.52	-27.47	14.04	64.04	105.94	23.44
IH.K05	<i>Calluna</i>	Lig	3	8	0.5	2.37	11.51	0.24	9.16	37.81	0.49	-27.86	7.24	88.88	116.63	23.65
IH.M23	<i>Calluna</i>	LIIg	3	5	1	2.81	6.49	0.39	13.44	34.10	-1.04	-27.51	16.18	57.95	97.83	27.15
IH.M27	<i>Calluna</i>	Lig	3	6	0	2.79	9.26	0.12	5.03	40.40	-0.87	-27.87	12.92	76.10	124.45	30.56
IH.M30	<i>Calluna</i>	Lig	3	6	0	2.74	5.87	0.19	7.52	39.96	-0.79	-27.54	34.01	44.81	97.83	22.56
IH.A51	<i>V.vitis-idaea</i>	LII	2	5	0	3.40	4.68	0.11	3.35	31.98	-0.07	-27.68	12.65	92.73	151.98	20.57
IH.A56	<i>V.vitis-idaea</i>	LI	1	4	0	3.42	7.31	0.09	3.37	36.84	-0.46	-27.77	9.38	47.33	159.56	17.58
IH.K01	<i>V.vitis-idaea</i>	LIIg	3	8	0	3.11	8.63	0.12	4.20	34.64	-0.82	-27.98	19.11	75.69	144.90	31.10
IH.K07	<i>V.vitis-idaea</i>	LI	1	5	0	2.74	4.83	0.10	3.31	34.09	-0.06	-27.74	25.34	38.04	98.30	15.49
IH.K29	<i>V.vitis-idaea</i>	Lig	3	7	1	2.64	7.50	0.17	5.86	34.22	-1.34	-27.76	13.17	71.42	132.68	25.44
IH.M01	<i>V.vitis-idaea</i>	LII	2	7.5	0	2.85	6.10	0.14	5.22	37.06	-0.71	-27.41	32.41	43.27	110.76	24.00
IH.M10	<i>V.vitis-idaea</i>	LIII	2	8	0	3.03	5.89	0.10	3.65	36.70	-0.79	-27.78	0.75	32.84	88.71	17.85
IH.A21	<i>V.myrtillus</i>	LG	4	8	2	2.99	12.27	0.22	6.65	29.71	1.14	-28.18	6.36	74.07	256.04	36.93
IH.A61	<i>V.myrtillus</i>	LG	4	8	5	3.36	12.48	0.28	9.99	35.24	1.89	-28.35	10.89	176.61	230.75	38.61
IH.K16	<i>V.myrtillus</i>	LkG	4	6	7.5	2.53	8.84	0.24	6.75	28.29	-0.46	-27.74	27.96	78.40	102.88	29.05
IH.K21	<i>V.myrtillus</i>	Lg	3	5	1	3.08	12.59	0.13	4.23	31.61	0.28	-27.83	13.35	77.24	129.62	39.97

IH.M41	<i>V.myrtillus</i>	L(k)II	2	7	2	2.46	11.38	0.19	6.03	31.10	-0.14	-27.60	6.81	121.29	179.95	41.98
IH.M45	<i>V.myrtillus</i>	LG	4	10	2	2.62	19.04	0.38	11.71	30.78	0.10	-27.95	13.91	109.32	128.25	34.58
IH.A20	<i>V.uliginosum</i>	S`	6	34	0	2.71	29.75	0.79	27.47	34.84	0.11	-28.37	17.12	152.51	296.81	58.08
IH.A90	<i>V.uliginosum</i>	LG1	5	15	0	2.94	17.38	0.41	13.78	33.24	2.45	-28.27	9.22	120.82	244.39	45.89
IH.K22	<i>V.uliginosum</i>	LG1	5	20	0	2.62	20.45	0.46	13.37	28.89	1.15	-27.99	13.55	142.44	108.23	43.67
IH.K35	<i>V.uliginosum</i>	LG1	5	22	0	2.75	32.72	0.85	30.18	35.41	1.19	-27.88	36.65	188.44	166.65	70.43
IH.M16	<i>V.uliginosum</i>	LG1	5	21	0	2.81	30.88	0.58	22.40	38.61	0.55	-28.09	23.88	188.26	169.19	80.64
IH.M46	<i>V.uliginosum</i>	LG1	5	15	0	2.44	16.92	0.38	12.90	33.83	0.59	-28.06	27.73	113.95	136.61	40.20
IH.A72	<i>Polytrichum</i>	LG1	5	22	2	2.94	20.89	0.30	9.39	31.40	1.01	-28.49	14.73	171.99	221.66	48.91
IH.A78	<i>Polytrichum</i>	LG1	4	14	0	2.80	24.78	0.36	11.66	32.66	1.54	-28.48	10.91	147.75	174.71	42.89
IH.K13	<i>Polytrichum</i>	S``	6	80	0	3.37	64.41	1.20	36.35	30.30	-0.90	-28.38	50.51	405.11	1025.50	288.31
*IH.K19	<i>Polytrichum</i>	LG1	5	25	0	3.07	18.34	0.85	24.96	29.52	1.05	-27.90	16.30	134.67	183.86	47.30
IH.M14	<i>Polytrichum</i>	LG1	5	27	0	2.91	24.10	0.53	13.65	25.89	0.54	-28.37	19.85	128.48	641.96	162.67
IH.M33	<i>Polytrichum</i>	LG1	5	25	0	2.80	59.45	0.80	24.24	30.16	-1.20	-28.27	92.57	361.95	375.69	185.68
IH.A12	Ombrotrophic bog	S``	6	77	0	2.61	76.51	1.29	45.22	35.07	-0.63	-28.17	44.73	385.81	475.46	146.00
IH.A14	Ombrotrophic bog	R``	7	87	0	2.54	81.60	0.99	45.83	46.30	-2.13	-28.80	43.99	396.07	548.20	193.39
*IH.K23	ombrotrophic bog	S``	6	75	0	2.65	76.70	1.13	45.05	39.87	-2.90	-27.99	103.07	356.27	393.49	231.75
IH.K37	Ombrotrophic bog	S``	6	150	0	2.65	77.13	0.97	45.83	47.35	-3.19	-28.17	47.59	455.04	453.13	239.69
IH.M07	Ombrotrophic bog	S``	6	150	0	2.82	74.33	1.29	46.65	36.18	-2.89	-27.55	46.23	250.92	510.80	201.60
IH.M09	Ombrotrophic bog	S``	6	75	0	3.05	72.63	1.19	46.95	39.41	-2.51	-27.46	40.61	332.63	340.71	169.27
IH.M42	Ombrotrophic bog	S`	6	40	0	2.91	71.67	1.14	38.47	33.80	-1.63	-28.43	47.66	463.73	366.72	168.48
IH.A01	Oligotrophic bog	R``	7	200	0	2.80	84.26	0.74	43.56	58.90	-3.63	-27.86	43.60	344.03	1283.47	336.65
IH.A02	Oligotrophic bog	R``	7	200	0	2.73	88.65	0.64	43.82	68.18	-3.11	-28.40	48.96	515.35	886.35	294.50
IH.A03	Oligotrophic bog	R``	7	65	0	2.68	80.64	0.83	41.57	50.29	-2.21	-29.08	45.14	305.42	672.71	261.31
IH.K24	Oligotrophic bog	R``	7	200	0	2.83	87.79	0.92	46.44	50.30	-3.61	-28.38	57.25	522.16	471.25	279.82
*IH.K38	oligotrophic bog	R``	7	200	0	3.01	83.95	0.90	46.54	51.57	-4.27	-29.05	72.86	508.95	711.49	331.83
IH.K39	Oligotrophic bog	R``	7	200	0	2.57	89.94	1.02	44.53	43.72	-3.72	-28.06	60.01	387.51	676.93	319.67
IH.M37	Oligotrophic bog	R``	7	200	0	2.47	65.37	0.64	43.78	68.52	-5.53	-28.47	96.33	384.63	433.58	227.31
IH.M48	Oligotrophic bog	R``	7	200	0	2.65	88.43	0.66	44.59	67.15	-3.86	-28.47	57.24	580.07	631.53	251.48

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Indrek Hiiesalu,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Mullaseente ja ripsloomade elurikkuse mustrid niiskusgradiendil toitainevaestes kasvukohatüüpides“, mille juhendaja on Leho Tedersoo,
 - 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, 03.06.2014