

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Kati Heering

**SAMBLIKE FOTOBIONDI VARIEERUVUS SÕLTUVALT
KESKKONNATINGIMUSTEST**

Bakalaureusetöö

Bioloogia ja elustiku kaitse

12 EAP

Juhendaja Inga Jüriado, PhD

Tartu 2022

INFOLEHT

Samblike fotobiondi varieeruvus sõltuvalt keskkonnatingimustest

Bakalaureusetöö eesmärgiks on anda ülevaade samblikust ning kuidas keskkonnatingimused mõjutavad sambliku fotobiondi valikut. Samuti anda ülevaade, kuidas varieerub fotobiont sambliku talluses.

Märksõnad: samblik, fotobiont, mükobiont, keskkond, lihheniseerumine

CERCS teadusalad: B270 Taimeökoloogia

Variability of lichen photobiont depending on environmental conditions

The aim of the bachelor's thesis is to give an overview of lichens and how environmental conditions affect the choice of lichen photobiont. Also to give an overview on how the photobiont varies in the lichen thalli.

Keywords: lichen, photobiont, mycobiont, environment, lichenization

CERCS code: B270 Plant ecology

Sisukord

SISSEJUHATUS	4
1. SAMBLIK.....	5
1.1. Sambliku talluse morfoloogia	5
1.2. Suguline paljunemine.....	7
1.3. Mittesuguline paljunemine.....	9
2. FOTOBIONT SAMBLIKUTALLUSES	11
2.1. Klorobiont	11
2.2. Tsüanobiont.....	12
3. LIHHENISEERUMINE, FOTOSÜMBIODEEMID, FAKULTATIIVSED SAMBLIKUD...	13
3.1. Lihheniseerumine.....	13
3.2. Fotosümbiodeemid.....	13
3.3. Fakultatiivsed samblikud	14
4. FOTOBIONDI LIIGILINE JA GENOTÜÜBILINE VARIEERUVUS SAMBLIKUTALLUSES.....	16
5. FOTOBIONDI VARIEERUVUS GLOBAALSES JA LOKAALSES SKAALAS.....	19
5.1. Mükobiondi selektiivsus ja fotobiondi spetsiifilisus.....	19
5.2. Biogeograafiline varieeruvus	20
5.3. Ökoloogilistest tingimustest tingitud varieeruvus	21
KOKKUVÕTE	23
SUMMARY	25
TÄNUAVALDUSED.....	27
KASUTATUD KIRJANDUS.....	28

SISSEJUHATUS

Kuigi sümbioos on väga levinud kooselu vorm, ei ole kindlaks tehtud mehhanism, kuidas tekivad sümbiontide omavahelised suhted (Yahr et al., 2004).

Samblik on organism, mis koosneb seenest ning tsüanobakterist või rohevetikast (Aschenbrenner et al., 2016). Kuid on ka juhtumeid, kus on samblikus korraga nii rohevetikas, kui ka tsüanobakter (Aschenbrenner et al., 2016). Seenekomponenti, mis asub samblikus, nimetatakse mükobiondiks. Mükobiont mängib olulist rolli sambliku liigi määramisel, kuna erinevalt vetikast ei varieeru mükobiont liigisiselt. Samblikus olevat vetikat nimetatakse fotobiondiks just tema fotosünteesivõime tõttu (Trass & Randle, 1994). Fotobionte, mis moodustavad mükobiondiga liidu, teatakse ligikaudu 120 liiki, kuhu kuuluvad nii tsüanobakterid kui ka vetikad (Honegger, 2009). Lisaks esineb ka liheniseerunud seeni, millel võib olla mitu erinevat fotobionti (Kukwa et al., 2020). Samblikul, milles esinevad nii vetikas, kui ka tsüanobakter, on talluses tsüanobakterit vähem kui vetikat (Rikkinen, 2013). Sel juhul leidub tsüanobakterit ainult tsefaloodides (Rikkinen, 2013). Mükobiondiks on samblikul tavaliselt kottseened, harva kandseened (Trass & Randle, 1994). Rohevetikatest esineb samblikes tavaliselt perekondade *Trentepohlia*, *Trebouxia* ja *Chlorella* esindajaid (Trass & Randle 1994). Tsüanobakteritest esineb samblikes enamasti perekondade *Nostoc*, *Stigonema* ja *Scytonema* liike (Trass & Randle, 1994).

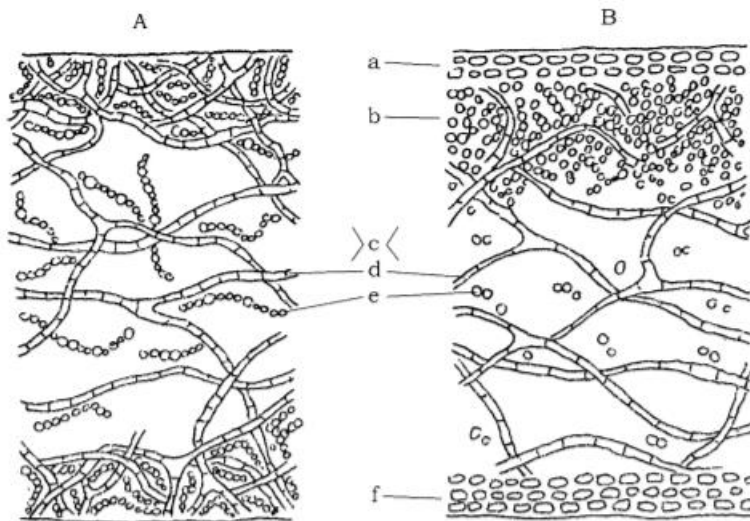
Suur hulk samblikke moodustavatest seentest on fotobiondi suhtes väga valivad, ehk neil on kõrge selektiivsuse tase (Voytsekhovich et al., 2011). Kõrge või väga kõrge selektiivsuse tase tähendab seda, et samblikku moodustav seen loob sümbioosseid suhteid ainult ühe vetika tüvega või kindla liigiga (Voytsekhovich et al., 2011). Mõningatel samblikke moodustvatel seentel on keskmine selektiivsuse tase, mille korral luuakse suhe sama perekonna liikidega (Voytsekhovich et al., 2011). Lisaks mõjutavad sümbioosse suhte teket nii keskkonnatingimused kui ka kasvustraat (Beck et al., 2002; Blaha et al., 2006; Muggia et al., 2013; Leavitt et al., 2013). Kuigi samblikuna elaval organismil on võime üle elada anhüdrobioos (Kranner et al., 2005). Samblikke leidub nii kõrbes, mägedes, kui ka Antarktikas ja Arktikas (Honegger, 2009). Lisaks sellele võib samblik kasvada epifüüdina taime küljes (González et al., 2005).

1. SAMBLIK

1.1. Sambliku talluse morfoloogia

Talluseks nimetatakse sambliku vegetatiivset keha (Trass & Randlane 1994). Vegetatiivne keha võib olla nii homöomeerne või heteromeerne (Joonis 1; Aschenbrenner et al., 2016). Homöomeerse talluse ehitumises ei ole kihistumist märgata, samas kui heteromeerses talluses on kihid eristatavad (Randlane & Saag, 2004). Umbes 80% tallusest moodustab mükobiont ja ülejäänud osa jääb fotobiondile (Purvis, 2000). Mükobiont moodustab küll suurema osa tallusest, kuid ei ole võimeline ilma fotobiondita tallust moodustama (Ahmadjian, 1993). Kuigi fotobionti on tarvis talluse moodustamiseks, ei määra see moodustuva talluse tüüpi (Ahmadjian, 1993).

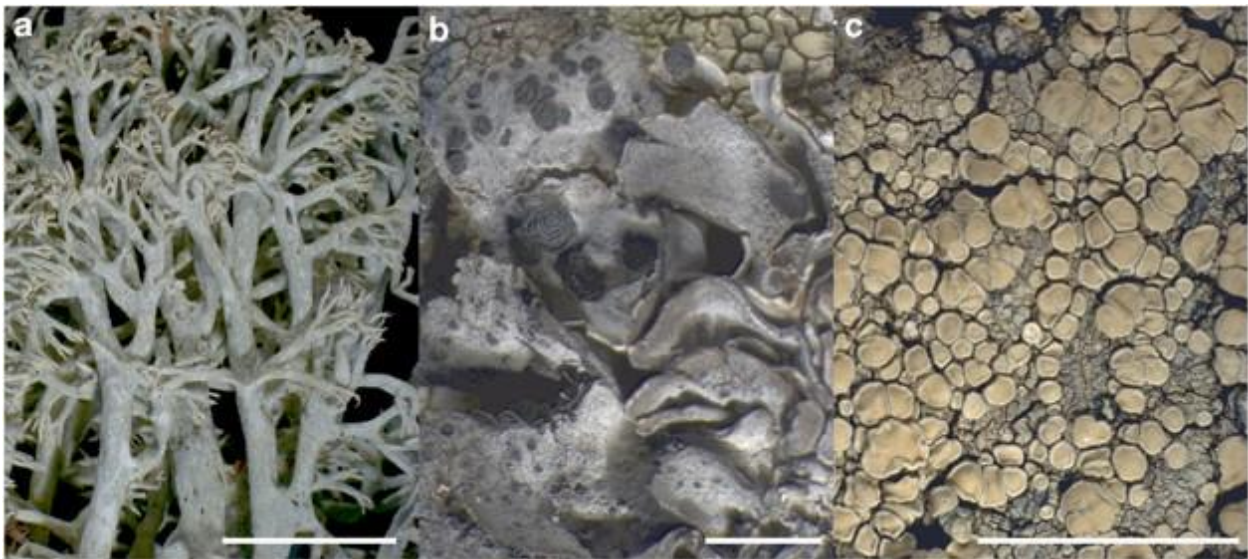
Samblikule annab mehaanilise stabiilsuse koorkiht (Joonis 1; Honegger et al., 2013). Lisaks mehaanilisele stabiilsusele on koorkihil ka oluline roll valguse ülekandel fotobiondi kihti (Honegger et al., 2013). Tihtilugu kasutatakse talluse kuju ja värvi kas liigi määramiseks või teisest liigist eristamiseks (Trass & Randlane, 1994).



Joonis 1. Samblikutalluse tüübid. A-homöomeerne tallus, B- heteromeerne tallus (Randlane & Saag, 2004). a - ülemine koorkiht, b - vetikakiht, c - südamikukiht, d - seeneniidid, e - fotobiondi rakud, f - alumine koorkiht

Tallused jagatakse morfoloogia järgi kolme gruppi: põõsassamblikud, lehtsamblikud ja kooriksamblikud (Trass & Randlane, 1994). Need grupid ei ole selgelt piiritletud, kuna erinevates arenguetappides võib samblik läbida mitut neist (Trass & Randlane, 1994). „Nii näiteks kasvab hall karesamblik (*Pseudevernia furfuracea*) noore isendina kui lehtsamblik, tavaliselt esineb leht- ja põõsassambliku vahepealse vormina, mõnikord aga moodustab tüüpilisi põõsassamblikele omaseid puhmaid.“ (Trass & Randlane, 1994, 14)

Põõsassamblikud on lapikute või ümarate harudega samblikud ning nende tallused on tavaliselt püstised või rippuvad (Joonis 2; Trass & Randlane, 1994). Lehtsamblikel on lame, tavaliselt lehtja või plaatja kujuga tallus (Trass & Randlane, 1994). Kooriksamblikel on tavaliselt väikestest terakestest või areoolidest koosnev tallus, mis hoiab substraadi ligi ning moodustab laiike (Randlane & Saag, 2004).



Joonis 2. a) põõsassamblik, b) lehtsamblik ja c) kooriksamblik (Grube et al, 2009).

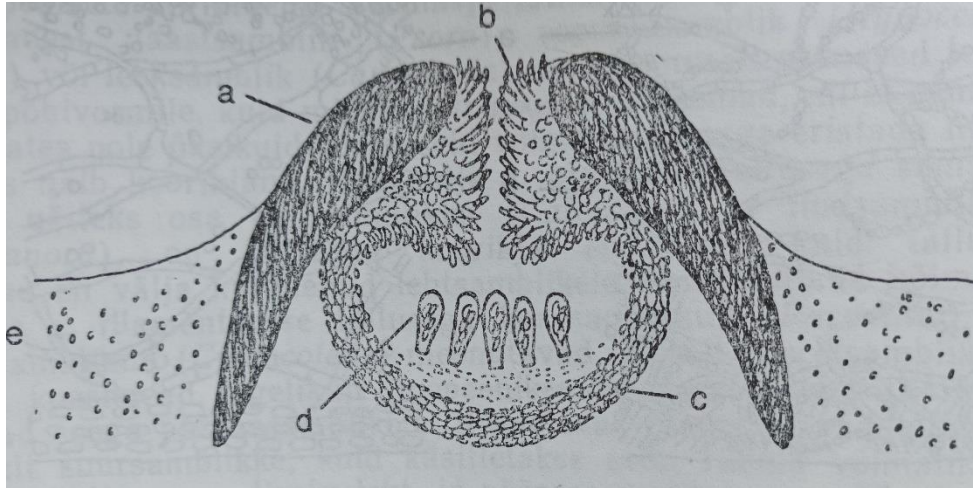
Sambliku talluses võib esineda samaaegselt mitu fotobionti, mis võivad olla kohastunud erinevate keskkonnatingimustega (del Campo et al., 2013). Talluses leidub ka auto- ja heterotroofseid organisme, mis võivad olla nii prokarüootsed, kui ka eukarüootsed (Kukwa et al, 2020). Prokarüootidest võib samblikes leida näiteks baktereid (Bates et al., 2011). Lisaks eelnevalt mainitule, võib samblikest leida ka pärme (Aschenbrenner et al., 2016; Spribille et al., 2016). Bates et al. (2011) uurisid neljas erinevas samblikus olevat bakterite kooslust ning tulemuseks saadi, et nende bakteritekooslus oli erinev. Domineerivaks bakteri klassiks kõigis samblikes oli *Alphaproteobacteria* (Bates et al., 2011). Samuti arvatakse, et samblikus esinevatel bakteritel on

talluses talitluslik roll (Bates et al., 2011), ning et bakterid aitavad neil erinevate keskkonnatingimuste ja -tüüpidega kohaneda (Grube et al, 2009).

Sümbioosis võib bakterite ülesandeks olla näiteks fotosünteesi toetamine või vastupanu osutamine abiootilistele ja biootilistele faktoritele (Grube et al., 2015). Leidub ka sellised baktereid, mis hävitavad osa sambliku tallusest, kui see on vananenud (Grube et al., 2015).

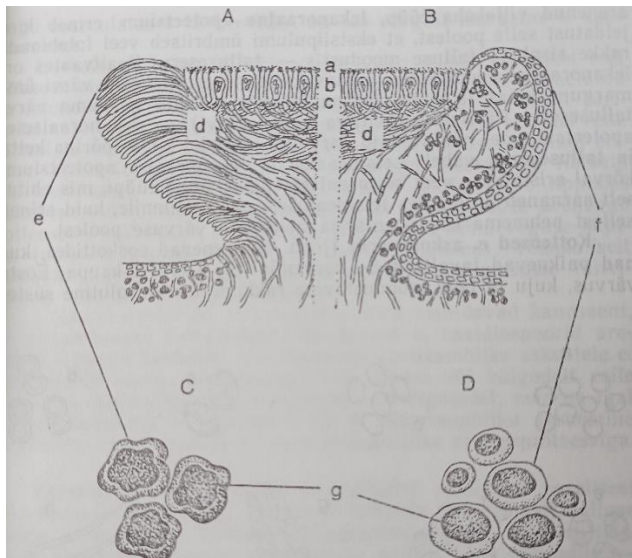
1.2. Suguline paljunemine

Eostega, ehk sugulisel teel paljunemine on keerulisem kui mittesuguline paljunemine (Randlane & Saag, 2004). Tõenäoliselt paljunevad fotobiondid ka sugulise paljunemise korral ikkagi vegetatiivselt, kuigi selle kohta on infot vähe (Randlane & Saag, 2004). Sugulisel teel paljunemiseks moodustavad samblikud viljakehad, mille sees asuvad eosed (Purvis, 2000). Viljakeha võib olla nii pikaajaline kui ka lühiajaline, varieerudes mitmest aastakümnest lühikese perioodini aastas (Purvis, 2000). Samuti võib viljakeha ehitusest võtta osa fotobiont, kuid suurema osa sellest moodustavad ikkagi seeneniitidest (Randlane & Saag, 2004). Viljakehad erinevad samblikel olenevalt sellest, kas mükobiondiks on kottseen või kandseen (Trass & Randlane, 1994). Kandseene puhul on tegemist basidioomiga ja kottseene puhul askoomiga, mis omakorda jaguneb periteetsiumiks ja apoteetsiumiks (Trass & Randlane, 1994). „Periteetsiumid on suletud, urnikujulised, talluse või substraadi sisse süüvinud viljakehad, mis avanevad pinnale täpikujulise poori e. ostiooliga“ (Joonis 3; Randlane & Saag, 2004). Antud viljakehad võivad vaatlusel peaaegu märkamatuks jääda, kuna nad on nähtavad väikse kõrgema kohana, millel on tume täpp (Randlane & Saag, 2004). Askused asuvad periteetsiumis ning nad sisaldavad kotteoseid ning steriilseid hüüfe (Randlane & Saag, 2004). Perifüüsideks nimetatakse hüüfe, mis asuvad periteetsiumi avause ümber (Randlane & Saag, 2004).



Joonis 3. Periteetsium (Trass & Randlane, 1994). a - involukrellum, b - perifüüsid, c - ekstsipulum, d - eoskotid, e - tallus

Vaatlusel kergemini märgatavamateks viljakehadeks on kausja kujuga apoteetsiumid, mis asuvad tallusel (Joonis 4; Randlane & Saag, 2004). Apoteetsiumis asuvad eoskotid ning parafüüsid (Randlane & Saag, 2004). Lisaks on olemas ka ekstsipulum ehk tihe moodustis seeneniitidest, mis asub hümeeniumi ehk eoslava ja hüpoteetsiumi ümber (Randlane & Saag, 2004). Pisisamblike määramisel on oluline teada viljakeha tüüpi ning selle sisu (Randlane & Saag, 2004).



Joonis 4. Apoteetsiumi siseehitus ja pealtvaade. A & C - letsideaalne apoteetsium, B & D - lekanoraalne apoteetsium. a - epiteetsium, b - hümeenium, c - hüpoteetsium, d - ekstsipulum, e - pärisserv, f - talluseserv, g - ketas (Trass & Randlane, 1994).

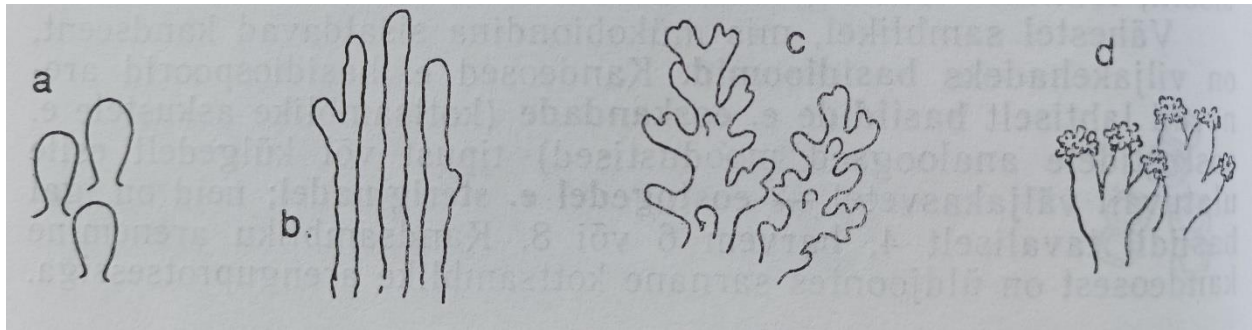
Sporidega paljunemisel ei levi mükobiont ja fotobiont koos, vaid levib ainult sambliku mükobiont (Randlane & Saag, 2004). Sambliku tekkeks on vajalik sümbioos fotobiondiga (Trass & Randlane, 1994).

1.3. Mittesuguline paljunemine

Võrreldes sugulise paljunemisega on mittesuguline paljunemine ehk vegetatiivne paljunemine samblikel tihedamini esinev paljunemisviis (Trass & Randlane, 1994). Erinevalt sugulisest paljunemisest levivad vegetatiivsel paljunemisel mükobiont ja fotobiont tervikuna (Trass & Randlane, 1994). Kõige levinumad vegetatiivse paljunemise vahendid on soreedid ja isiidid.

Soreedid on vegetatiivse paljunemise kehakesed, mis koosnevad nii mükobiondist kui ka fotobiondist (Trass & Randlane, 1994) ehk vetikarakkudest ja seenehüüfidest (Randlane & Saag, 2004). Soreedide suurus jääb vahemikku 100 – 150 µm ning neid toodetakse soraalides (Romeike et al., 2002). Kuju poolest võivad nad olla nii ümarad kui ka ebamäärased (Randlane & Saag, 2004). Soreedidel puudub koorkiht ning asuvad vabalt tallusel (Randlane & Saag, 2004). Kuju poolest võivad soreedid olla nii teralised, kui ka väga peenikesed (Randlane & Saag, 2004). Soreedide abil on paljunemine küll lihtsam, kuid see ei suurenda kummagi osapoole geneetilist varieeruvust (Piercey-Normore, 2006). Soreedid võivad tuule abil liikuda erinevatesse paikadesse (Romeike et al., 2002). Lisaks on võimalik soraalide abiga määrata sambliku liiki ehk vaadatakse, kus nad asuvad ning millise kujuga nad on (Randlane & Saag, 2004). Soraaliks nimetatakse soreedide kogumikku (Randlane & Saag, 2004).

Isiidideks nimetatakse mükobionti ja fotobionti sisaldavat moodustist talluse küljes (Trass & Randlane, 1994), mis on kaetud koorkihiga (Randlane & Saag, 2004). Tavaliselt on isiidid kuju poolest peenikesed ja pikad, mille tõttu murduvad nad talluse küljest üsna kergesti ära (Randlane & Saag, 2004), kuid esineb ka teistsuguse kujuga isiide (Joonis 5; Trass & Randlane, 1994). Lisaks isiididele on samblikel võimalus paljuneda ka blastiidide ja šisiidide abiga (Randlane & Saag, 2004). Šisiidide puhul on tegemist „talluse ülemiste kihtide koorumisel väikeste soomusjate tükikestena“ (Randlane & Saag, 2004), kuid blastiidide puhul tallus pungub ning pungumise abil tekkinu blastiidid on tavaliselt ümara kujuga (Randlane & Saag, 2004).



Joonis 5. Isiidide eri tüübid (Trass & Randlane, 1994). a- nuiakujuline, b- pulkjas, c- koraljas, d- soredioosne.

Lisaks isiididele ja soreedidele võivad samblikud vegetatiivselt paljuneda ka talluse fragmendiga (Trass & Randlane, 1994). Talluse fragmendiga paljunevatel samblikel on võimalik levida ka inimeste ja loomade abil (Yahr et al., 2004), kuigi isiidid ja soreedid võivad samamoodi levida (Trass & Randlane, 1994). Näiteks kui inimene või loom kõnnib samblikul, jäävad talluse tükid nende taldade külge ning kanduvad uude elupaika (Yahr et al., 2004).

2. FOTOBIONT SAMBLIKUTALLUSES

Fotobiont võib olla ka fakultatiivne (Voytsekhovich et al., 2011). See tähendab, et fotobiont on võimeline elama lihheniseerunult või iseseisvalt endale sobivas keskkonnas (Voytsekhovich et al., 2011). Ette on tulnud ka selliseid olukordi, kus näiteks vetikas, mis ei ole tavaliselt samblikus fotobiondiks, on saanud osaks samblikust (Voytsekhovich et al., 2011). Selline olukord võib tekkida siis, kui vetikas kasvab sambliku läheduses ning sambliku seenkomponendi hüüfid kasvavad ajapikku ümber vetikaraku (Voytsekhovich et al., 2011). Talluses hoitakse fotobiondi rakke südamikukihi perifeerses osas (Honegger et al., 2013)

Primaarseks fotobiondiks nimetatakse vetikat või tsüanobakterit, mida leidub kõigil liigi isenditel ning lisaks sellele peab primaarne fotobiont olema seotud ka seenehüüfiga (Voytsekhovich et al., 2011). Lisaks võib talluses leiduda peale primaarse fotobiondi ka mitmeid mittespetsiifilisi fotobionte (Voytsekhovich et al., 2011). Keskkonnast liigub fotobiont samblikusse juhuslikult (Voytsekhovich et al., 2011). Fotobiondi üheks ülesandeks on mükobiondi süsivesikutega varustamine (Grube et al., 2009). Juhul, kui samblik vahetab fotobionti, siis võib antud sambliku tallus või selle paljunemisviis muutuda (Kukwa et al., 2020).

2.1. Klorobiont

Samblikus esinev vetikas on tavaliselt ainurakne (Armaleo et al., 2019). Põhiliselt on klorobiondiks mõni perekonna *Trebouxia* liige (Romeike et al., 2002), kuid klorobionte võib esineda ka *Trentepohliaceae* sugukonnas (Hametner et al., 2014). Perekonna *Trentepohlia* liigid on ühed tihedamini esinevad klorobiondid (Friedl & Büdel, 2008). Klorobiontide teatakse kolme erinevat tüüpi, milleks on sarkinoidne, filamentne ja kokkoidne tüüp (Friedl & Büdel, 2008).

Samblikus klorobiondiks olemine võimaldab vetikal asustada ka muidu mitte sobivaid elupaiku (Blaha et al., 2006). Näiteks võivad muidu niisketes piirkondades ja vees elavad vetikad asustada ka kuivemaid alasid, olles osa samblikust (Nash, 2008). Sama kehtib ka vabalt elava ja vesist või niisket elupaika eelistava tsüanobakteri kohta (Nash, 2008).

Klorobiont toodab fotosünteesi ajal erinevaid saadusi, kuid toodetav aine sõltub sümbioosis oleva vetika liigist (Richardson et al., 1968). Näiteks *Trebouxia*, *Myrmecia* ja *Coccomyxa* puhul tekib fotosünteesi käigus ribitool, kuid *Hyalococcus* liikide puhul on selleks hoopis sorbitool (Richardson et al., 1968).

2.2. Tsüanobiont

Üheks levinuimaks tsüanobiondiks on *Nostoc* perekonna isendid, millele järgnevad *Gloeocapsa* ja *Chroococciopsis* (Friedl & Büdel, 2008). Tsüanobiont võib olla nii primaarseks, kui sekundaarseks fotobiondiks (Friedl & Büdel, 2008). Näiteks, primaarseks fotobiondiks on klorobiondiks olev rohevetikas ja sekundaarseks fotoiondiks on tsüanobakter (Friedl & Büdel, 2008). Tsüanobiont on prokariootset päritolu ning neil puuduvad kloroplastid, mis klorobiondil oemas on (Friedl & Büdel, 2008). Vähestele liikidel on tsüanobiont esmaseks fotobiondiks, samas kui leidub ka neid liike, mis võivad sümbioosi luua nii rohevetika, kui ka tsüanobakteriga (Friedl & Büdel, 2008). Sambliku seenkomponent saab tsüanobakterilt lämmastikku ning suhkruid (Rikkinen, 2013), põhiliselt glükoosi (Richardson et al., 1968). Vastutasuks võib tsüanobakter saada näiteks süsihappegaasi ja mükobiondi hangitud vett (Rikkinen, 2013). Tsüanobiondiks olev tsüanobakter võib seonduda ka bioloogiliste mullakoorikutega (Williams et al., 2016). Mullakoorikutega seondumine aitab pinnast tasakaalustada ning lämmastikku fikseerida (Williams et al., 2016). Lisaks sellele eritavad tsüanobakterid mulda limaseid aineid (Williams et al., 2016). Erinevalt rohevetikast, millele sobib väike talluse veesisaldus, saab tsüanobiont samblikus paremini hakkama just suure veesisaldusega (Green et al., 1993).

Kui tsüanobiont on loonud sümbioosse suhte seenkomponendiga, siis tavaliselt kandub antud tsüanobiont edasi põlvkonnalt põlvkonnale (Rikkinen, 2013). Tsüanobionti on tavaliselt väga raske, kui mitte võimatu, identifitseerida (Friedl & Büdel, 2008). Seda just selle tõttu, et mükobiont muudab tsüanobiondi morfoloogiat (Friedl & Büdel, 2008).

3. LIHHENISEERUMINE, FOTOSÜMBIODEEMID, FAKULTATIIVSED SAMBLIKUD

3.1. Lihheniseerumine

Lihheniseerumiseks nimetatakse mükobiondi ja fotobiondi sümbioosse suhte teket (Zúñiga et al., 2017). Selle korral omandatakse vetikate ja/või tsüanobakterite populatsioonidest fikseeritud süsinikku (Friedl & Büdel, 2008). Nash (2008) pidas lihheniseerumist üheks eduka sümbioosi tekke silmapaistvamaks näiteks. Arvatakse, et lihheniseerumine on toimunud mitmeid kordi, ning selle tulemusena, tuleb samblikke vaadelda kui polüfüleetilist rühma (Nash, 2008). Lihheniseerumiseks on vaja fotobionti (Zúñiga et al., 2017). Samuti on leitud, et lihheniseerumine võib olla mööduv nähtus (Friedl & Büdel, 2008). Relihheniseerumist võib vaja minna mittesugulise paljunemise ajal, just sel juhul, kui fotobiont ja mükobiont kanduvad uude elupaika üksteisest eraldi (Romeike et al., 2002).

Magain et al. (2017) arvavad, et lihheniseerumisel „püüab mükobiont kinni fotobiondi“, mitte vastupidi. Lihheniseerumisel on ka erinevad tasemed, mis võivad varieeruda mõningast üksikust fotobiondi rakust, täielikult eristatava fotobiondi kihini (Nash, 2008). Lihheniseerumise protsessi tulemusena saavad fotobiondid ka suure valgusega piirkondades hakkama (Nash, 2008).

3.2. Fotosümbiodeemid

Fotosümbiodeeme teatakse ka kui kimäärseid samblikke (Rikkinen, 2013). See on samblik, millel on mitu erinevat primaarset fotobionti talluse eri osades (Green et al., 1993). Nendeks primaarseteks fotobiontideks on tsüanobakter ning rohevetikas (Green et al., 1993). Fotosümbiodeemi puhul arenevad fotobiontidest erineva morfoloogiaga tallused, mis on võimelised elama nii koos, kui ka eraldi (Joonis 6; Rikkinen, 2013). Fotosümbiodeemi korral on primaarseks fotobiondiks tavaliselt rohevetikas ning sekundaarseks fotobiondiks on tsüanobakter (Büdel & Scheidegger, 2008)

Põhiliselt leidub fotosümbiodeeme just väga niisketel metsäärsetel aladel (Green et al., 1993). Fotosümbiodeemidele sobib selline keskkond, kus on vastandlike füsioloogiatega fotobiontidele sobilikud tingimused tagatud (Green et al., 1993). Moncada et al. (2013) läbi viidud uuringu põhjal

leidub fotosümbioodeeme ka troopikas. Väga tihti kasvavad fotosümbioodeemidesse kuuluvad osad eraldi, kuna nende ehitus ja kasvuks sobilikud tingimused erinevad üksteisest (Green et al., 1993). Kui sambliku elukeskkonnaks on kuivem ja valgusrikas ala, siis eelistatakse rohevetikat, kuid vastupidistes tingimustes loob samblik sümbioosse suhte hoopis tsüanobakteriga (Kukwa et al., 2020).



Joonis 6. Fotosümbioodeem *Sticta* aff. *subscrobiculata* (Moncada et al., 2013).

3.3. Fakultatiivsed samblikud

Fakultatiivse sambliku puhul on tegemist organismiga, millel on kaks erinevat arenguvõimalust (Wedin et al., 2004). Nendeks võimalusteks on arenemine samblikuks või elamine saprotroofina (Wedin et al., 2004). Wedin et al. (2004) leidsid Põhja-Skandinaavias *Stictis* perekonna saprotroofselt elavaid liike ja *Conotrema* perekonna lihheniseerunud liike uurides, et organismi arengut saprotroofiks või samblikuks mõjutab kasvusubstraat. Samuti arvatakse, et sellise eluviisi puhul on samblikel suurem võimalus keskkonnatingimuste muutudes hakkama saada (Wedin et al., 2004). Tulemuseks saadi kolm erinevat fülogeneetilist liiki, kus on nii lihheniseerunud isendeid, kui ka saprotroofe (Wedin et al., 2004). See tähendab, et lihheniseerunud *Conotrema* isendeid ei saa pidada eraldiseisvaks liigiks (Wedin et al., 2004). Wedin et al., (2006) väitsid, et ühe liigi saprotroofne ja samblikuna elav isend erinevad üksteisest märgatavalt. Ühe erinevusena võib välja tuua viljakehade suuruse (Wedin et al., 2006). Samblikuna elaval isendil tekivad tavaliselt väiksemad viljakehad, kui saprotroofselt organismil (Wedin et al., 2006). Lisaks leidub erinevusi ka askoomi seinalaosa paksuses ja olemasolus (Wedin et al., 2006). Kui tegemist on

saprotroofselt elava isendiga, siis on askoomi seinaga alaosa lihtsalt eristatav, samas kui samblikuna elaval isendil võib see olla väga õhuke või hoopiski kokkusurutud (Wedin et al., 2006).

4. FOTOBIONDI LIIGILINE JA GENOTÜÜBILINE VARIEERUVUS SAMBLIKUTALLUSES

Blaha et al. (2006) sõnul võib leida ühest ja samast samblikuliigist pärit tallustest mitmesuguseid fotobionte. Selleks võib olla lihtsalt teine fotobiondi liik või tüvi (Blaha et al., 2006). Talluses tekkivad muudatused võivad olla somaatilise mutatsiooni tulemused (Fahselt, 2008).

Fotobiondi liigilise varieeruvuse määramiseks samblikutalluses kasutatakse tavaliselt Sangeri sekveneerimist, kuigi see pole just kõige täpsem viis (Moya et al., 2017). Lisaks Sangeri meetodile on võimalik kasutada ka Ion Torrent sekveneerimist (Onuþ-Brännström et al., 2018). Onuþ-Brännström et al. (2018) läbi viidud uuringus kasutati nii Sangeri kui Ion Torrenti sekveneerimist ning saadi kinnitust sellele, et sambliku talluses võib leiduda erinevaid fotobionte.

Onuþ-Brännström et al. (2018) uurisid perekondade *Thamnolia* ja *Cetraria* samblikke ning uurimisel kasutatud isendid korjati Islandilt ja Ölandilt. Moya et al. (2017) kasutas oma uuringus 454 pürosekveneerimise meetodit ning sai seda kasutades tallusest lugemid, milles oli 31 mikrovetika perekonna OTU-d. Läbi viidud uuringu põhjal võib järeldada, et Ion Torrenti meetod on Sangerist täpsem, kuna Ion Torrent tuvastas sambliku talluses mitu erinevat fotobiondi genotüüpi, samas kui Sanger tuvastas ainult ühe (Onuþ-Brännström et al., 2018). Erinevus tuleneb tõenäoliselt sellest, et Sangeri meetod tuvastab tallusest domineeriva fotobiondi genotüübi (Onuþ-Brännström et al., 2018). Onuþ-Brännström et al. (2018) uuringus jõuti tulemuseni, et nii *Thamnolia*, kui ka *Cetraria* samblikutes leidub mitmeid erinevaid fotobionte.

Yahr et al. (2004) uurisid Florida võsarikes kasvavate *Cladonia* samblike mükobiondi ja fotobiondi sümbioosete suhete moodustumise mustreid. Selleks kasutati mitmeid meetodeid, kuhu kuulusid nii sageduspõhised meetodid, kui ka geneetiline sarnasus (Yahr et al., 2004). Tulemusi kirjeldati spetsiifilisuse ja selektiivsuse kaudu (Yahr et al., 2004). Spetsiifilisuse all peetakse silmas sümbioosiks sobivate partnerite hulka (Yahr et al., 2004). Dal Grande et al. (2014) uurisid liikide *Xanthoria parietina* ja *Anaptychia ciliaris* talluses leiduva rohevetika *Trebouxia decolorans* tüvede mitmekesisust. Uuringu tulemusena saadi teada, et vetika geneetilised erinevused tekivad mutatsioonide tulemusena (Dal Grande et al., 2014). Paulsrud et al. (2008) uurisid tsüanosamblike *Peltigera aphthosa* ja *Nephroma arcticum* mitut isendit ning uuringu tulemusena leiti nendest kaks erinevat tsüanobiondi genotüüpi. Soomes läbi viidud uuringus leiti

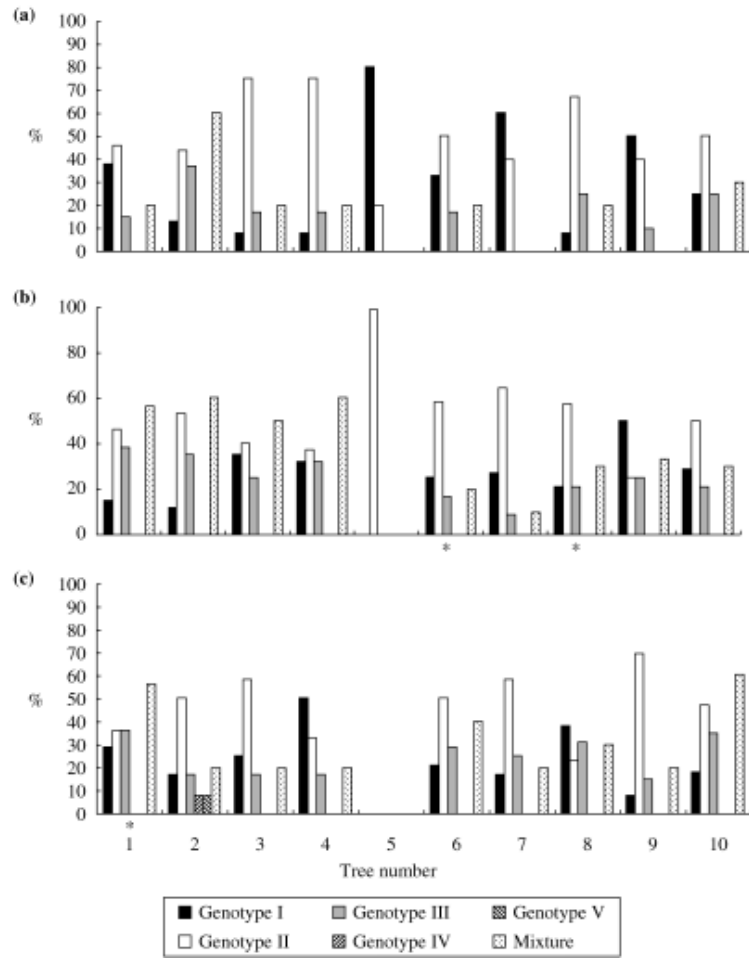
samuti *Peltigera neopolydactyla* isenditest mitu erinevat fotobiondi genotüüpi (Rikkinen, 2013). Selleks fotobiondiks oli *Nostoc* (Rikkinen, 2013). Samuti uurisid Paulsrud et al. (2000) Oregonist (USA), Soomest ja Rootsist korjatud *Peltigera membranacea* ja *Nephroma resupinatum* talluseid. Uuringu tulemusena leiti, et *P. membranacea*, mida korjati Oregonist ja Rootsist, sisaldas ühesuguseid tsüanobakter *Nostoc* genotüüpe (Paulsrud et al., 2000).

Lisaks uuris Piercey-Normore (2006) sambliku *Evernia mesomorpha* tallust. Uuringuks koguti 290 tallust ning neid lähemalt uurides leiti, et ühes *E. mesomorpha* talluse osas esines mitu vetika genotüüpi (Joonis 7; Piercey-Normore, 2006). Oksanen et al. (2002) uurisid Iirimaa lääneosas kasvavaid *Collema multipartitum* sümbionte. *Collema multipartitum* fotobionti võrreldi läheduses vabalt kasvava *Nostoc* tüvedega ning võrdluse aluseks oli tRna^{Leu} intron (Oksanen et al., 2002). Uurimuses taheti proovida eristada vabalt elava ning sümbioosis oleva *Nostoc* tüvesid eelnevalt mainitud introni abil (Oksanen et al., 2002). Leiti, et vabalt elavatel ning lihheniseerunud tüvedel oli erinev heptanukleotiidide kordusmotiivide arv (Oksanen et al., 2002).

Lisaks Oksanen et al. (2002) viisid ka Fedrowitz et al. (2011) läbi uuringu, kus kasutasid tRna^{Leu} intronit. Nende uurimuse eesmärgiks oli boreaalses metsas kolme *Nephroma* liigi fotobiondi varieeruvust uurida (Fedrowitz et al., 2011). Uuritavateks *Nephroma* liikideks olid *N. bellum*, *N. resupinatum* ja *N. parile* (Fedrowitz et al., 2011). 232-st kogutud tallusest leiti ainult 5 erinevat tRna^{Leu} introni genotüüpi, millest võib järeldada, et antud piirkonnas on kõrge fotobiondi selektiivsus (Fedrowitz et al., 2011). Samast liigist isendid, mis kasvasid ühel puul, jagasid omavahel sama fotobiondi tüve (Fedrowitz et al., 2011). Leiti, et *N. bellum* ja *N. resupinatum* jagasid omavahel kahte *Nostoc* genotüüpi ning *N. parile* seondus samuti kahe erineva genotüübiga (Fedrowitz et al. 2011). Lisaks eelnevale leiti ka, et *Nephroma* gildi isendid ei vaheta oma fotobionte juhuslikult (Fedrowitz et al., 2011).

Hametner et al. (2014) on uurinud *Trentepohliaceae* sugukonnast pärit fotobiontide mitmekesisust. Uuringu jaoks kasutati 18S rRNA, *rbcL* geeni fragmente ning tuuma ITS järjestuste andmeid (Hametner et al., 2014). Leiti, et üleüldine fotobiondi mitmekesisus oli limiteeritud (Hametner et al., 2014). Uuritud *Trentepohliaceae* eelistab pigem elupaika, kus on kõrge õhuniiskus ning tavaliselt leidub sellistes elupaikades ka päris palju mükobionte, kes loovad sümbioosseid suhteid just *Trentepohliaceae* isenditega (Hametner et al., 2014). See, paljud *Trentepohliaceae* hulgast võivad samblikes fotobiondiks olla, on seniajani veel teadmata (Hametner et al., 2014).

Trentepohlia on tavaliselt põõsasja või padjatoalise tallusega, mis koosneb hargnenud filamentidest (Hametner et al., 2014). *Trentepohliaceae* identifitseerimine morfoloogiliste tunnuste põhjal on küllaltki raske, kuna sümbioosis olles karotenoidide tootmine väheneb, mis muidu annab neile oranži värvuse (Hametner et al., 2014). Lisaks karotenoidide tootmise vähenemisele muutuvad rohelised kloroplastid hoopis silmatorkavamaks (Hametner et al., 2014).



Joonis 7. Vetikate genotüüpide esinemisprotsent ning varieeruvus kümnel puul kolmel eri transektil (Piercey-Normore, 2006).

5. FOTOBIONDI VARIEERUVUS GLOBAALSES JA LOKAALSES SKAALAS

5.1. Mükobiondi selektiivsus ja fotobiondi spetsiifilisus

Samblikud on võimelised hakkama saama väga ekstreemsetes tingimustes (Robinson et al., 2003). Näiteks samblik *Ramalina farinacea* võib hakkama saada nii ekstreemsetes tingimustes, kui ka vähem äärmuslikes elupaikades (del Hoyo et al., 2011). Mükobiondi selektiivsus fotobiondi valimisel võib olla nii kõrge kui ka madal (Piercey-Normore, 2006). Madala selektiivsuse puhul loob mükobiont sümbioosis suhte just selle fotobiondiga, mis levib tema kasvukohas, kuid kõrge selektiivsuse korral loob mükobiont suhte kindla perekonna liigiga, isegi siis, kui teise perekonna fotobiont oleks kättesaadavam (Piercey-Normore, 2006). Mükobiondid on tavaliselt kõrgema selektiivsuse tasemega kui fotobiondid (Magain et al., 2017). Fotobiont võib sümbioosis suhte loomisel valida mitme erineva *Peltigera* liigi vahel, samas kui mükobiondi valik piirdub ainult *Nostoc* fülogeneetilise grupiga (Magain et al., 2017). Romeike et al. (2002) uurisid Antarktikas leiduvaid samblikke ning jõudsid arvamusele, et madal selektiivsuse tase aitab samblikel ekstreemsetes oludes hakkama saada. Samuti aitab madal selektiivsuse tase asustada suuremaid piirkondi, võrreldes kõrge selektiivsusega (Romeike et al., 2002). Vargas Castillo & Beck (2012) uurisid Atacama kõrbes *Caloplaca* liikide fotobiontide mitmekesisust, et teada saada, fotobiondi selektiivsuse ning spetsiifilisuse tase. Uuritud isendid elasid udu tekitatud koosluses eelpool mainitud kõrbes, täpsemalt Tšiilis (Vargas Castillo & Beck, 2012). Isendid korjati erinevatelt kõrgustel pidevalt udus olevalt rannikujärsakult (Vargas Castillo & Beck, 2012). Tulemusena saadi teada, et *Caloplaca* liigid on keskmise selektiivsuse tasemega (Vargas Castillo & Beck, 2012).

Magain et al. (2017) leidsid oma uuringus, et suur hulk *Peltigera* liikide assortseerub ühe või mitme *Nostoc* fülogeneetilise grupiga. Lisaks leiti ka, et *Nostoc* on võimeline sümbioosis olema rohkema kui ühe *Peltigera* liigiga (Magain et al., 2017). Aga on ka selliseid *Peltigera* liike, mis on sümbioosis enam kui kolme erineva *Nostoc* fülogeneetilise grupiga (Magain et al., 2017). Kuigi Magain et al. (2017) keskendusid oma uuringus just *Peltigera* populatsioonidele, on olemas ka võimalus, et *Nostoc*, mis assortseerub *Peltigera* liigiga võib ennast siduda ka teisest perekonnast pärit samblikuga. Magain et al. (2017) uuringus selgus ka see, et mükobiont ei ole võimeline ennast siduma kõigi kättesaadavate fotobiondi fülogeneetiliste gruppidega.

5.2. Biogeograafiline varieeruvus

Dal Grande et al. (2017) uurisid, kuidas tekib samblikes mükobiondi ja fotobiondi vaheline sümbioos ning kuidas toimub nende jagunemine eri elupaikades. Näiteks erinevatel kõrgustel kasvaval ühest liigist pärit mükobiondil võivad olla erinevad fotobiondid (Muggia et al., 2008; Fedrowitz et al., 2012; Vargas Castillo & Beck, 2012; Magain et al., 2017). Kuigi kliima mõju samblikele on uuritud, ei ole palju teada, kuidas mõjutavad laiuskraadid lihheniseerunud seenes oleva fotobiondi mitmekesisust (Dal Grande et al., 2017).

del Campo et al. (2010) korjasid samblikku *Ramalina farinacea* mitmest eri kõrgusega paigast Hispaanias (El Toro, Ciudad Real ja Los Realejos). Kõrgused, kus samblikke korjati olid 600 m, 1150 m ja 1500 m (del Campo et al., 2010). Uuringus leiti, et kõigis korjatud isendites leidis kahte erinevat *Trebouxia* liiki, millest üks on *Trebouxia jamesii* ning teine on veel kirjeldamata *T. jamesii*-le lähedane liik (del Campo et al., 2010). Lisaks märgati seda, et *T. jamesii* on ülekaalus just poolsaarel asuvates asurkondades, samas kui teine liik on levinum Kanaari saarte piirkonnas (Los Realejos asub Kanaari saartel) (del Campo et al., 2010). Lisaks sellele, viisid sarnase uuringu läbi Vargas Castillo & Beck (2012), kus nähti korjatud isendites fotobiondi haplotüübi muutust rannikujärsaku erinevatel kõrgustel. Madalal kõrgusel muudatusi ei esinenud, kuid kõrgemal olid need märgatavad (Vargas Castillo & Beck, 2012). Muudatuste põhjuseks peetakse järsaku kõrgemates kohtades suuremat vee kättesaadavust udu tõttu (Vargas Castillo & Beck, 2012). Antud tulemustest järeldati, et selle tõttu võibki toimuda lokaalselt fotobiondi ning spetsialiseerumise muutus (Vargas Castillo & Beck, 2012).

Magain et al. (2017) uurisid perekonna *Peltigera* sektsiooni *Polydactylon* isendeid üle terve maailma. Selle uuringu üheks osaks oli teada saada nende biogeograafiline levik ning uurida antud sektsioonis leiduvaid morfotüüpe (Magain et al., 2017). Magain et al. (2017) uuringus selgus, et mükobiont võib end eri asukohtades siduda erinevate fotobiondi fülogeneetiliste gruppidega. Näiteks *Peltigera occidentalis* ühineb Arizonas ühe *Nostoc* fülogeneetilise grupiga, kuid boreaalses piirkonnas hoopis teise grupiga (Magain et al., 2017). *Nostoc* fülogeneetilise grupi korral saab aimduse, kas antud grupp on spetsialiseerunud või mitte, selle levila põhjal (Magain et al., 2017). Spetsialiseerunud *Nostoc* gruppidel on tavaliselt väiksem levila, kui generalistist *Nostoc*

fülogeneetilise grupi esindajal ning sama võib öelda ka *Peltigera* seksiooni *Polydactylon* kohta (Magain et al., 2017). Generalistidest liikidel on suurem võimalus asustada erinevaid geograafilisi piirkondi (Magain et al., 2017) ning nad on võimelised ühinema mitme sümbiondiga (Singh et al., 2019). Magain et al. (2017) pidasid generalistide all silmas liike, millel on võime luua suhe paljude teiste liikidega üle terve maailma. Generalistideks on näiteks suurem osa Lõuna-Ameerika perekonna *Peltigera* liigid (Magain et al., 2017).

5.3. Ökoloogilistest tingimustest tingitud varieeruvus

Keskkonnatingimuste muutumisel võidakse fotobiont, kellega mükobiont loob sümbioosse suhte, välja vahetada (Piercey-Normore, 2006). Kliima mõjutab, millised foto- ja mükobiont loovad omavahel sümbioosse suhte (Fernández-Mendoza et al., 2011). Lisaks sellele võivad keskkonnatingimused mõjutada sambliku fotobiondi valikut (Romeike et al., 2002). Näiteks, kui tingimused muutuvad fotobiondile talumatuks, siis ta kaob/hävib ning leitakse uus fotobiont, mis saab antud tingimustes hästi hakkama (Piercey-Normore, 2006). Fotobiondi valikul mängib rolli ka valgus ja niiskus (Kukwa et al., 2020). Lisaks valgusele ja niiskusele mängivad samblike elus suurt rolli ka looduslikud keskkonna muutused, mille tulemusena võib samblik samuti fotobionti vahetada (Kukwa et al., 2020). Mõneks selliseks olukorraks võib olla näiteks puude langemine, mille tulemusena tekib uusi elupaiku (Kukwa et al., 2020). Tsüanobakterist fotobiondi puhul on kliima väga oluline tegur, mis mõjutab nende leviala (Magain et al., 2017).

Keskkonnategurid mängivad rolli ka fotobiondi spetsialiseerumises ühele mükobiondile, näiteks *Peltigera* ja *Nostoc* (Magain et al., 2017). Kui omavahel ühinevad spetsialiseerunud seen ja generalistist fotobiont või fotobiondid, siis on tekkival tallusel hea kohanemisvõime oma elupaiga keskkonnatingimustega (Magain et al., 2017). Piercey-Normore & Deduke (2011) viisid läbi uuringu, millega taheti testida, kuidas erinevad keskkonnatingimused, nagu sademete hulk ja substraat, mõjutavad ökoloogiliste gildide teooriat. Antud uuringu eesmärgiks oli teada saada, kas ökoloogiliste gildide moodustumisel esineb fotobiondil eelistusi keskkonnatingimuste kohta (Piercey-Normore & Deduke, 2011). Tulemusena oli võimalik välja tuua, et uuritud fotobiondil esinesid eelistused oma kasvukoha tingimuste kohta (Piercey-Normore & Deduke, 2011). Uuritud

fotobiondiks oli *Asterochloris*, kes loob suhteid nii *Lepraria* kui ka *Stereocaulon* perekondadega (Piercey-Normore & Deduke, 2011).

KOKKUVÕTE

Samblik on sümbioosne organism, mis tekib lihheniseerumise teel ning seal võivad esineda nii mükobiont, fotobiont, kui ka bakterid. Kuid leidub ka selliseid samblikke, kus on samaaegselt mitu fotobionti. Fotobiondiks loetakse nii rohevetikat, kui ka tsüanobakterit. Fotobiondi põhiliseks ülesandeks on fotosünteesi teostamine, kuid samuti varustab ta mükobionti süsivesikutega. Bakterite ülesandeks võib olla fotosünteesi toimumise toetamine, kui ka vastupanu osutamine erinevatele keskkonnatingimustele.

Sümbioosi tulemusena tekkiv tallus ehk vegetatiivne keha võib olla homöomeerne või heteromeerne. See tähendab, et homöomeerses talluses pole võimalik kihte eristada, kuid heteromeerses talluses on võimalik neid eristada. Suuremat osa tallusest hõlmav mükobiont määrab küll talluse tüüpi, kuid ei ole ise võimeline seda moodustama. Talluse edukaks moodustamiseks on samblikul vaja fotobionti. Olenevalt talluse tüübist esineb nii põõsas-, leht- kui ka kooriksamblikke.

Samblikud võivad paljuneda nii suguliselt kui mittesuguliselt. Sugulisel paljunemisel moodustatakse viljakeha, milles valmivad eosed. Mittesugulisel paljunemisel kasvab uus samblik vana sambliku talluse tükist. Sellisel paljunemisel tekkinud samblik on identne oma eelkäijaga. Samblik võib elu jooksul oma fotobionti vahetada ning väga harvadel juhtudel võib muutuda talluse kuju ja paljunemisviis.

Tulenevalt sellest, et samblik on sümbioosne organism, kus on nii foto- kui ka mükobiont, on ta võimeline asustama paljusid erinevaid elupaiku. Erinevaid kasvukohti on lihtsam asustada generalistidest liikidel, kuna neil on globaalselt palju liike, millega ollakse võimeline sümbioosis olema. Kui näiteks fotobiont on generalist, siis on samblikul keskkonnaga lihtsam kohaneda, kui spetsialistist fotobiondiga.

Mükobiondi selektiivsuse tase määrab selle, mis fotobiondiga luuakse sümbioosne suhe. Kui selektiivsus on madal, siis mükobiont valib lihtsalt kättesaadava fotobiondi, kuid kui selektiivsuse tase on kõrge, siis valitakse kindel fotobiondi liik. Võrreldes mükobiondiga, on fotobiondi selektiivsuse tase madalam.

Üheks teguriks, mis mõjutab fotobiondi valikut, on kliima. Sellest tulenevalt valitakse endale sobilik fotobiont, millega oleks antud keskkonnas võimalik hakkama saada. Samuti mängib fotobiondi haplotüübi muutumises rolli kõrgus merepinnast ja vee hulga kättesaadavus.

Olenevalt geograafilisest asukohast võib mükobiont end siduda fotobiondi erinevate fülogeneetiliste gruppidega, olenevalt sellest, kuidas kasvukohas paremini hakkama saada.

SUMMARY

Lichen is a symbiotic organism that is formed by lichenization and may contain mycobiont, photobiont, and a bacteria. However, there are also lichens that have several photobions at the same time. Both green algae and cyanobacteria are considered photobions. The main function of photobiont is to perform photosynthesis, but it also supplies mycobiont with carbohydrates. The role of bacteria can be to support photosynthesis, as well as to resist various environmental conditions.

The vegetative body resulting from the symbiosis may be homomeric or heteromeric. This means that it is not possible to distinguish the layers in a homomeric thalli, but it is possible to distinguish them in a heteromeric thalli. Mycobiont, which covers most of the thalli, determines the type of it, but is not able to form it by itself. A lichen needs a photobiont to form a stable thalli. Depending on the type of thalli, there are fruticose, foliose and crustose lichens.

Lichens can reproduce both sexually and asexually. During sexual reproduction, the fruit body is formed, in which spores are produced. In the case of asexual reproduction, the new lichen grows from a piece of the old lichen thalli. The lichen produced by such reproduction is identical to its predecessor. Lichens can change their photobiont during their lifetime, and therefore their thalli and reproduction may change.

Due to the fact that lichen is a symbiotic organism with both photo- and mycobiont, it is able to inhabit many different habitats. Different habitats are easier to populate with generalist species because they have many species with which they are able to interact globally.

The level of selectivity of a mycobiont determines which photobiont has a symbiotic relationship with it. When the selectivity is low, the mycobiont selects an easily available photobiont, but when the selectivity is high, a specific type of photobiont is selected. Compared to a mycobiont, the level of selectivity of a photobiont is lower.

One of the factors influencing the choice of photobiont is climate. As a result, a suitable photobiont is selected that can handle the given environment. Altitude and water availability also play a role in photobiont haplotype change.

In addition, mycobiont binds itself to different phylogenetic groups of photobiont depending on the geographic location, depending on how to cope better with its growing place.

TÄNUAVALDUSED

Tahan tänada oma juhendajat Inga Jüriadot, kes aitas mind väga palju antud lõputööd kirjutades.

KASUTATUD KIRJANDUS

Ahmadjian, V. 1993. The Lichen Photobiont: What Can It Tell Us About Lichen Systematics?. *The Bryologist*, 96(3), 310–313, doi: <https://doi.org/10.2307/3243858>

Armaleo, D., Müller, O., Lutzoni, F., Andrésson, Ó. S., Blanc, G., Bode, H. B., Collart, F. R., Dal Grande, F., Dietrich, F., Grigoriev, I. V., Joneson, S., Kuo, A., Larsen, P. E., Logsdon, J. M., Lopez, D., Martin, F., May, S. P., McDonald, T. R., Merchant, S. S., ... & Xavier, B. B. 2019. The lichen symbiosis re-viewed through the genomes of *Cladonia grayi* and its algal partner *Asterochloris glomerata*. *BMC Genomics*, 20(1), 605, doi: <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5629-x>

Aschenbrenner, I. A., Cernava, T., Berg, G. & Grube, M. 2016. Understanding microbial multi-species symbioses. *Frontiers in Microbiology*, 7, 180, doi: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00180>

Bates, S. T., Cropsey, G. W. G., Caporaso, J. G., Knight, R. & Fierer, N. 2011. Bacterial Communities Associated with the Lichen Symbiosis. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(4), 1309–1314. <https://doi.org/10.1128/AEM.02257-10>

Beck, A., Kasalicky, T. & Rambold, G. 2002. Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida*. *New Phytologist*, 153, 317–326, doi: <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00315.x>

Blaha, J., Baloch, E. & Grube, M. 2006. High photobiont diversity Associated with the euryoecious lichen forming ascomycete *Lecanoria rupicola* (*Lecanoraceae*, Ascomycota). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 283–293, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00640.x>

Büdel, B. & Scheidegger, C. 2008. Thallus morphology and anatomy. In T. Nash, III (Ed.), *Lichen Biology*, Cambridge: Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9780511790478.005

Dal Grande, F., Alors, D., Divakar, P.K., Bálint, M., Crespo, A. & Schmitt, I. 2014. Insights into intrathalline genetic diversity of the cosmopolitan lichen symbiotic green alga *Trebouxia decolorans* Ahmadjian using microsatellite markers. *Molecular phylogenetics and evolution*, 72, 54–60, doi: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.12.010>

- Dal Grande, F., Rolshausen, G., Divakar, K. P., Crespo, A., Otte, J., Schleuning, M. & Schmitt, I. 2017. Environment and host identity structure communities of green algal symbionts in lichens. *New Phytologist*, 217(1), 277–289, doi: <https://doi.org/10.1111/nph.14770>
- del Campo, E.M., Gimeno, J., De Nova, J.P.G., Casano, L.M., Gasulla, F., García-Breijo, F., Reig-Armiñana, J., Barreno, E. & Nash, T.H.I. 2010. South European populations of *Ramalina farinacea* (L.) Ach. share different *Trebouxia* algae. *Biblioteca Lichenologia*, 105, 247–256.
- del Campo, E.M., Catalá, S., Gimeno, J., del Hoyo, A., Martínez-Alberola, F., Casano, L.M., Grube, M. & Barreno, E. 2013. The genetic structure of the cosmopolitan three-partner lichen *Ramalina farinacea* evidences the concerted diversification of symbionts. *FEMS Microbiology Ecology*, 83, 310–323, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01474.x>
- del Hoyo, A., Álvarez, R., del Campo, E.M., Gasulla, F., Barreno, E. & Casano, L.M. 2011. Oxidative stress induces distinct physiological responses in the two *Trebouxia* phycobionts of the lichen *Ramalina farinacea*. *Annals of Botany*, 107, 109–118, doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcq206>
- Fahselt, D. 2008. Individuals and populations of lichens. In T. Nash, III (Ed.), *Lichen Biology*, Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511790478.014
- Fedrowitz, K., Kaasalainen, U. & Rikkinen, J. 2011. Genotype variability of *Nostoc* symbionts associated with three epiphytic *Nephroma* species in a boreal forest landscape. *The Bryologist*, 114 (1), 220 – 230, doi: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-114.1.220>
- Fedrowitz, K., Kaasalainen, U. & Rikkinen, J. 2012. Geographic mosaic of symbiont selectivity in a genus of epiphytic cyanolichens. *Ecology and Evolution*, 2, 2291–2303, doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.343>
- Fernández-Mendoza, F., Domaschke, S., García, M.A., Jordan, P., Martín, M.P. & Printzen, C. 2011. Population structure of mycobionts and photobionts of the widespread lichen *Cetraria aculeata*. *Molecular ecology*, 20(6), 1208–1232, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04993.x>
- Friedl, T. & Büdel, B. 2008. Photobionts. In T. Nash, III (Ed.), *Lichen Biology*, Cambridge: Cambridge University Press, doi:10.1017/CBO9780511790478.003

- Green, T.G.A., Budel, B., Heber, U., Meyer, A., Zellner, H. & Lange, O.L. 1993. Differences in photosynthetic performance between cyanobacterial and green algal components of lichen photosymbiodemes measured in the field. *New Phytologist*, 125 (4), 723–731, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03921.x>
- Grube, M., Cardinale, M., de Castro, J. V., Jr, Müller, H. & Berg, G. 2009. Species-specific structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbioses. *The ISME Journal*, 3(9), 1105–1115, doi: <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.63>
- Grube, M., Cernava, T., Soh, J., Fuchs, S., Aschenbrenner, I., Lassek, C., Wegner, U., Becher, D., Riedel, K., Sensen, C. W. & Berg, G. 2015. Exploring functional contexts of symbiotic sustain within lichen-associated bacteria by comparative omics. *The ISME Journal*, 9, 412–424, doi: <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.138>
- González, I., Ayuso-Sacido, A., Anderson, A. & Genilloud, O. 2005. Actinomycetes isolated from lichens: Evaluation of their diversity and detection of biosynthetic gene sequences. *FEMS Microbiology Ecology*, 54 (3), 401–415. doi: <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2005.05.004>
- Hametner, C., Stocker-Wörgötter, E., & Grube, M. 2014. New insights into diversity and selectivity of trentepohlialean lichen photobionts from the extratropics. *Symbiosis*, 63(1), 31–40. doi: <https://doi.org/10.1007/s13199-014-0285-z>
- Honegger, R. 2009. Lichen-Forming Fungi and Their Photobionts. *Plant Relationships. The Mycota*, 5, 307–333, doi: 10.1007/978-3-540-87407-2_16
- Honegger, R., Edwards, D. & Axe, L. 2013. The earliest records of internally stratified cyanobacterial and algal lichens from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. *New Phytologist*, 197, 264–275, doi: <https://doi.org/10.1111/nph.12009>
- Kranner, I., Cram, W. J., Zorn, M., Wornik, S., Yoshimura, I., Stabentheiner, E. & Pfeifhofer H. W. 2005. Antioxidants and photoprotection in a lichen as compared with its isolated symbiotic partners. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(8), 3141–3146. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0407716102>
- Kukwa, M., Kosecka, M. & Guzow-Krzemińska, B. 2020. One Name - One Fungus: The Influence of Photosynthetic Partners on the Taxonomy and Systematics of Lichenized Fungi. *Recent*

Developments in Taxonomy and Phylogeny of Plants, 89 (3), doi: <https://doi.org/10.5586/asbp.89311>

Leavitt, S.T., Nelsen, M.P., Lumbsch, H.T., Johnson, L.A. & St Clair, L.L. 2013. Symbiont flexibility in subalpine rock shield lichen communities in the Southwestern USA. *The Bryologist*, 116(2), 149–161, doi: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-116.2.149>

Magain, N., Miadlikowska, J., Goffinet, B., Serusiaux, E. & Lutzoni, F. 2017. Macroevolution of specificity in cyanolichens of the genus *Peltigera* section polydactylon (*Leacanoromycetes*, Ascomycota). *Systematic Biology*, 66, 74–99, doi: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw065>

Moncada, B., Coca, L.F. & Lücking, R. 2013. Neotropical members of *Sticta* (lichenized Ascomycota: *Lobariaceae*) forming photosymbiodemes, with the description of seven new species. *The Bryologist*, 116(2), 169–200, doi: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-116.2.169>

Moya, P., Molins, A., Martínez-Alberola, F., Muggia, L. & Barreno, E. 2017. Unexpected Associated microalgal diversity in the lichen *Ramalina farinacea* is uncovered by pyrosequencing analyses. *PLoS one*, 12(4), doi: 10.1371/journal.pone.0175091

Muggia, L., Grube, M. & Tretiach, M. 2008. Genetic diversity and photobiont associations in selected taxa of the *Tephromela atra* group (*Lecanorales*, lichenised Ascomycota). *Mycological Progress*, 7. 147–160, doi: <https://doi.org/10.1007/s11557-008-0560-6>

Muggia, L., Vancurova, L., Škaloud, P., Peksa, O., Wedin, M. & Grube, M. 2013. The symbiotic playground of lichen thalli – a highly flexible photobiont association in rock-inhabiting lichens. *FEMS Microbiology Ecology*, 85, 313–323, doi: <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12120>

Nash, T. 2008. Introduction. In T. Nash, III (Ed.), *Lichen Biology*, Cambridge: Cambridge University Press, doi:10.1017/CBO9780511790478.002

Oksanen, I., Lohtander, K., Paulsrud, P. & Rikkinen, J. 2002. A molecular approach to cyanobacterial diversity in a rock-pool community involving gelatinous lichens and free-living *Nostoc* colonies. *Annales Botanici Fennici*, 39, 93–99.

Onuț-Brännström, I., Benjamin, M., Scofield, D. G., Heiðmarsson, S., Andersson, M. G. I., Lindström, E. S. & Johannesson, H. 2018. Sharing of photobionts in sympatric populations of

- Thamnolia* and *Cetraria* lichens: Evidence from high-throughput sequencing. *Scientific Reports*, 8(1), 4406, doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22470-y>
- Paulsrud, P., Rikkinen, J. & Lindblad, P. 2008. Cyanobiont specificity in some *Nostoc*-containing lichens and in a *Peltigera aphthosa* photosymbiodeme. *New Phytologist*, 139, 517–524, doi: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00220.x>
- Paulsrud, P., Rikkinen, J. & Lindblad, P. 2000. Spatial patterns of photobiont diversity in some *Nostoc*-containing lichens. *New Phytologist*, 146, 291–299, doi: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00647.x>
- Piercey-Normore, M. D. 2006. The lichen-forming ascomycete *Evernia mesomorpha* associates with multiple genotypes of *Trebouxia jamesii*. *New Phytologist*, 169, 331–344, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01576.x>
- Piercey-Normore, M. D. & Deduke, C. 2011. Fungal farmers or algal escorts: lichen adaption from the algal perspective. *Molecular Ecology*, 20, 3708–3710, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05191.x>
- Purvis, W. 2000. *Lichens*. London: Natural History Museum.
- Randlane, T & Saag, A.. 2004. *Eesti pisisamblikud*. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus
- Richardson, D. H. S., Hill, D. J. & Smith, D. C. 1968. Lichen physiology. XI. The role of the alga in determining the pattern of carbohydrate movement between lichen symbionts. *New Phytologist* 67, 469–486, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1968.tb05476.x>
- Rikkinen, J. 2013. Molecular studies on cyanobacterial diversity in lichen symbioses. *MycoKeys*, 6. 3–32, doi: 10.3897/mycokeys.6.3869
- Robinson, S. A., Wasley, J. & Tobin, A. K. 2003. Living on the edge – plants and global change in continental and maritime Antarctica. *Global change Biology*, 9(12), 1681–1717, doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00693.x>
- Romeike, J., Friedl, T., Helms, G. & Ott, S. 2002. Genetic diversity of algal and fungal partners in four species of *Umbilicaria* (lichenized ascomycetes) along a transect of the Antarctic Peninsula.

Molecular Biology and Evolution, 19, 1209–1217, doi:
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004181>

Singh, G., Kukwa, M., Dal Grande, F., Łubek, A., Otte, J., & Schmitt, I. 2019. A Glimpse into Genetic Diversity and Symbiont Interaction Patterns in Lichen Communities from Areas with Different Disturbance Histories in Białowieża Forest, Poland. *Microorganisms*, 7(9), 335, doi: <http://dx.doi.org/10.3390/microorganisms7090335>

Spribile, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M. C., Schneider, K., Stabentheiner, E., Toome-Heller, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H. & McCutcheon, J. P. 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353(6298), 488–492, doi: <https://doi.org/10.1126/science.aaf8287>

Zúñiga, C., Leiva, D., Carú, M. & Orlando, J. 2017. Substrates of *Peltigera* lichens as a potential source of cyanobionts. *Environmental Microbiology*, 74, 561–569, doi: <https://doi.org/10.1007/s00248-017-0969-z>

Trass, H. & Randlane, T. 1994. *Eesti suursamblikud*. Tartu.

Vargas Castillo, R. & Beck, A. 2012. Photobiont selectivity and specificity in *Caloplaca* species in a fog-induced community in the Atacama Desert, northern Chile. *Fungal Biology*, 116 (6), 665–676, doi: <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.04.001>

Voytsekhovich, A., Dymytrava, L. & Nadyeina, O. 2011. Photobiont composition of some taxa of the genera *Micarea* and *Placynthiella* (*Lecanoromycetes*, lichenized Ascomycota) from Ukraine. *Folia Cryptogamica Estonica*, 48, 135–148, doi: <https://ojs.utlib.ee/index.php/FCE/article/view/13642>

Wedin, M., Döring, H. & Gilenstam, G. 2004. Saprotrophy and lichenization as options for the same fungal species on different substrata: environmental plasticity and fungal lifestyles in the *Stictis-Conotrema* complex. *New Phytologist*, 164, 459–465, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01198.x>

Wedin, M., Döring, H. & Gilenstam, G. 2006. *Stictis* s. lat. (*Ostropales*, Ascomycota) in Northern Scandinavia, with a key and notes on morphological variation in relation to lifestyle. *Mycological Research*, 110 (7), 773–789, doi: <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.04.010>

Williams, L., Loewen-Schneider, K., Maier, S. & Büdel, B. 2016. Cyanobacterial diversity of western European biological soil crusts along a latitudinal gradient. *FEMS Microbiology Ecology*, 92 (10), doi: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw157>

Yahr, R., Vilgalys, R. & Depriest, P.T. 2004. Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens. *Molecular ecology*, 13 (11), 3367–3378, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02350.x>

Mina, Kati Heering,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Samblike fotobiondi varieeruvus sõltuvalt keskkonnatingimustest“,

mille juhendaja on Inga Jüriado,

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

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Kati Heering

25.05.2022