

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Taimeökoloogia õppetool

Merlyn Leigh Dunderdale

KROHMSEENTE ROLL TAIMEDE JA HERBIVOORIDE VAHELISTES SUHETES

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendajad: teadur Kadri Koorem, professor Mari Moora

Tartu 2022

Infoleht

Krohmseente roll taimede ja herbivooride vahelistes suhetes

Umbes 80% maismaataimedest moodustavad sümbioosi krohmseente (*Glomeromycota*) hõimkonnaga. Sümbioos on kohastumuslik nii taimel kui seenpartneri seisukohast ning üks taimedele saadavatest kasudest on kaitse herbivooride vastu. Käesoleva töö eesmärgiks on välja selgitada ning koostada ülevaade mehhanismidest, kuidas sümbioos krohmseente ja taimede vahel taimede ja herbivooride vahelisi suhteid mõjutab. Käsitletakse nelja herbivooriavastast mehhanismi: taimede taluvus herbivooride suhtes, taimede esile kutsutud herbivooriavastane kaitse, püsiv kaitse ja mehaaniline herbivooride vastane kaitse. Töö teises pooles viiakse lugejat kurssi olemasoleva olukorraga herbivooriat ja krohmseeni käsitlevas teaduses: esitatakse kitsaskohad, infolüngad ja väljakutsed antud valdkonnas ning tuuakse välja, millised teadmised oleksid veel valdkonnas väärtuslikud.

Märksõnad: krohmseened, herbivooriavastane kaitse, taimede taluvus herbivooride suhtes, püsiv herbivooriavastane kaitse, esile kutsutud herbivooriavastane kaitse, mehaaniline herbivooride vastane kaitse.

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

The Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant-herbivore Interactions

Approximately 80 % of terrestrial plants are known to interact with arbuscular mycorrhizal fungi (phylum *Glomeromycota*). This interaction, known as symbiosis, is adaptive for both plants and fungi. One of the benefits of this symbiosis from the plant's perspective is an enhanced antiherbivore defence. The aim of this research paper is to give an overview of the mechanisms of how this symbiosis affects plant-herbivore interactions. Four different antiherbivore defence mechanisms will be described: plants' tolerance to herbivory, induced antiherbivore defence, constitutive defence and physical or morphological defence against herbivory. In the second part of this work, progress in research on herbivory and arbuscular mycorrhizal fungi will be presented. The challenges, knowledge gaps and bottlenecks of the field will be presented with suggestions as to what kind of knowledge is required to fill them.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi, antiherbivore defence, plants' tolerance to herbivory, induced antiherbivore defence, constitutive defence, physical defence

CERCS code: B270 Plant Ecology

Sisukord

1.Sissejuhatus.....	5
2.Krohmseente mõju taimede kohastumisele herbivooriaga	7
2.1. Sümbioos krohmseene ja taime vahel	7
2.2. Seos sümbioosi ja herbivooria vahel.....	8
2.3. Taimede kohastumused herbivooriale.....	9
2.2.1. Krohmseente mõju taimede taluvusele herbivooride suhtes	10
2.2.2 Krohmseente mõju taimede esile kutsutud keemilisele kaitsele	13
2.2.3. Krohmseente mõju taimede püsivale herbivooriavastasele kaitsele.....	16
2.2.4. Krohmseente mõju taimede mehhaanilisele kaitsele herbivooride vastu	18
3. Herbivooriaalastes kastetes uuritud organismid ja mehhanismid.....	21
3.1. Krohmseente liigid ja erinevate liikidega katsetamise olulisus	21
3.2. Sagedamini kohatavad krohmseente liigid herbivooriaalastes uurimustes	23
3.3. Sagedamini kasutatavad taimeliigid.....	24
4. Väljakutsed krohmseentega seotud herbivooriaalastes uurimustes	25
4.2. Analüüs töös käsitletud uurimustes kohatud krohmseente liikide kohta	26
4.2.1. Taust ja metoodika.....	26
4.2.2. Analüüs	27
Kokkuvõte.....	31
Summary	33
Tänuavaldused	35
Kasutatud kirjandus	36
Lisad.....	46
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.....	52

1.Sissejuhatus

Maismaataimed on omapärased organismid selle poolest, et hõivavad nii lito-, kui ka atmosfääri. See on võimalik tänu sellele, et nende organid paiknevad nii maa peal kui maa all. See omakorda tähendab, et taimed suhestuvad nii maapealse kui maa-aluse ehk mullaelustikuga (Heinen et al., 2018).

Herbivooria ehk taimtoidulisus on üheks kõige sagedasemaks ja otsesemaks seoseks taimede ja loomade vahel. Herbivooria kahjustab taimede kudesid vähendades lehe- ja juurte pindala ning seeläbi pärssides taimede elutegevust. Taimedel on herbivooriaga kohastumiseks mitmeid kaitsemehhanisme ja herbivooridel on omakorda kohastumused taimede kaitsemehhanismidele. See tähendab, et taimed ja herbivoorid koevoluteeruvad pidevalt (Rashid War et al., 2018). Herbivoorideks võivad olla näiteks putukad, närilised ja mäletsejad (Ims et al., 2013; Kergoat et al., 2017; Staver et al., 2021) ning herbivoorid võivad tarbida nii taime juuri kui võsu (Van der Putten et al., 2001). Käesolevas töös keskendutakse putukatest herbivooridele, sest nende kohta leidus enim kirjandust ka arbuskulaarmükoriisse sümbioosi kontekstis.

Kuna taimed on juurte kaudu ühenduses mullaga, siis paratamatult suhtlevad nad ka maa-aluste mikroorganismidega (Heinen et al., 2018). Üheks selliseks mikroorganismide hõimkonnaks on krohmseened (*Glomeromycota*), keda iseloomustab mikroskoopsus, maa-alune eluviis, asekuaalsus ning obligatoorne sümbioos arbuskulaarmükoriisete taimedega (Smith & Read, 2008). Sümbioos on bioloogias termin, millele ühtset definitisiooni ei leidu: mõned teadlased defineerivad seda kui vastastikku kasulikku kooselu (mutualism) ja mõned kui ükskõik millise iseloomuga interaktsiooni eri liikide vahel (Martin & Schwab, 2012). Antud kirjatükis lähtutakse laiemast mõistest: sümbioos on mitme erineva liigi vaheline interaktsioon, olgu negatiivne või positiivne. Selline definitisioon on antud kontekstis kohane ka seetõttu, et taimede ja krohmseente vaheline sümbioos ei pruugi alati taimedele kasulik olla ning sümbioosi kasulikkus sõltub keskkonnatingimustest (Salvioli di Fossalunga & Novero, 2019). Arbuskulaarmükoriisa on mükoriisa tüüp, mis moodustub krohmseente ning nendega suhestuvate taimede vahel (Smith & Read 2008). Täpsemalt selle sümbioosi olemusest kirjutatakse järgmise peatüki alapeatükis 2.1.

Käesoleva töö eesmärgiks on leida kokkupuutepunkt maa-aluse ning maapealse elustiku vahel taime seisukohast. Keskendutakse sellele, kuidas mullas elavad krohmseened mõjutavad taimede

elutegevust viisil, mis aitab neil toime tulla herbivooriast tingitud biotilise stressiga. Selleks selgitatakse olemasoleva ja kättesaadava kirjanduse põhjal mehhanisme, kuidas krohmseened muudavad taime elutegevust nii, et herbivooride vastane kaitse tõhustub. Samuti tehakse ülevaade olukorrast herbivooria-alastes uurimustes: käsitletakse uuritud taimede kaitsemehhanisme, taime- ja seeneliike ning uurimisalaga seotud väljakutseid. Olemasoleva kirjanduse ja selles sisalduvate teadmiste lünkade põhjal tuuakse välja täpsemad uurimist vajavad suunad.

Need teadmised on olulised, et mõista paremini ökosüsteemide toimimist ning esile tuua organismidevaheliste seoste mitmetasandilisust. Näiteks uurides taimede herbivooride vastast kaitset, on oluline, et see hõlmaks ka mikroorganismide, sealhulgas krohmsente, mõju taimede kaitsemehhanismidele. Samuti on töös esitatud teadmistel praktiline väärtus põllumajanduses, sest kui suudetakse leida viise, kuidas rakendada krohmseente võimet suurendada taimede vastupidavust herbivooriale, siis on võimalik vähendada herbivooria põhjustatud kahju kultuurtaimedele. Ülevaade hetkeseisust herbivooriat ja krohmseeni käsitlevates uurimustes aitab välja selgitada kuidas tulemuslikumalt teadusvaldkonnaga jätkata.

2.Krohmsente mõju taimede kohastumisele herbivooriaga

2.1. Sümbioos krohmseene ja taime vahel

Mullaelustikus interakteeruvad taimed teiste organismide hulgast ka krohmseentega. Fossiilsete andmete põhjal on leitud, et krohmseened ja taimed on omavahel koevoluteerunud viimased 400 miljonit aastat, kujuures krohmseened on kaasa aidanud kõrgemate taimede kolonisatsioonile maismaal (Bonfante & Genre, 2008). Arvatakse, et üle 80% maismaa taimedest suhestuvad krohmseentega, moodustades sümbioosi, mida tuntakse arbuskulaarse mükoriisana (Smith & Read, 2008; Y. Song et al., 2019). Sümbioos seisneb vastastikusel kooselus, kus taim varustab seent orgaanilise süsinikuga ja lipiididega ning seen võimaldab taimel paremini omastada mineraalaineid, põhiliselt fosforit ja lämmastikku, ning vett. Samuti suurendab sümbioos taime taluvust nii abiootilise (nt põud, soolsus) kui biotilise stressi (nt herbivooria, patogeenide rünnakud) vastu (Wang et al., 2017, Smith & Read, 2008).

Ainevahetus taime ja krohmseene vahel saab toimuda tänu väga tihedale kontaktile nende kahe organismi vahel. Taime juurde tungimisel moodustub mullas idanenud spoorist juure pinnal apressorium, mis edasi areneb hüüfideks ja arbuskuliteks. Kontakt tekib seenehüüfide ja taimejuurte vahel, kus seenehüüfid tungivad läbi taime rakukesta ning sopistuvad rakku sisse, moodustades spetsiifilisi puukujulisi struktuure, mida nimetatakse arbuskuliteks. Siit tuleb ka vastaval viisil tekkinud mükoriisa nimetus: arbuskulaarmükoriisa. Arbuskul sopistub küll rakku sisse, kuid on siiski rakusisust eraldatud periarbuskulaarse membraaniga, kus toimub seene-ja taimevaheline ainevahetus (Salvioli di Fossalunga & Novero, 2019). Kontakti algatamises ja seenehüüfide harunemises mängivad olulist rolli taimede juureertistes sisalduvad ühendid, sealhulgas taimehormoonide klass strigolaktoonid, mis signaliseerivad krohmseenele juurte kohaolu ja võimalust taime juurtega seostumiseks (Gutjahr & Parniske, 2013). Ka krohmseened eritavad erinevaid signaalmolekule, mille kaudu suhtlevad perimeestaimega. (Bonfante & Genre, 2015).

Kõik taimed ei ole mükoriissed. Taimi saab mükoriissuse alusel klassifitseerida obligatoorselt mükoriisseteks, fakultatiivselt mükoriisseteks ja mittemükoriisseteks. Fakultatiivselt mükoriissete taimede puhul on olulisteks mükoriissuse määrajaks keskkonnatingimused (Gerz et al., 2016;

Moor, 2014, Smith & Read, 2008). Näiteks kui taimel on fosforit piisavalt, siis on mükoriisne kolonisatsioon üldiselt väiksem (Salvioli di Fossalunga & Novero, 2019). Erinevalt arbuskulaarmükoriisest taimedest on kromseened aga obligatoorselt sümbiontsed, mis tähendab, et ilma peremeestaimeta nad hukuvad (Kamel et al., 2017).

2.2. Seos sümbioosi ja herbivooria vahel

Taimeökoloogid on uurinud seoseid arbuskulaarmükoriisse sümbioosi ja herbivooria vahel ning on alust arvata, et kromseened mõjutavad taimede kohastumusi herbivooriaga. Näiteks on leitud, et kromseene ja taime vahelisel seosel on mõju taime füsioloogiale: võib muutuda hormonaalne tasakaal või isegi sekundaarmetaboliitide tootmine (Pozo et al., 2010). On täheldatud, et arbuskulaarmükoriisest taimedes toimuvad muutused salitsüülhappe, jasmoonhappe, etüleeni ja abtsiishappe tasemes. See on aga oluline, sest nimetatud hormoonid mängivad rolli taimede kaitsevastustes biootilisele stressile; siia aga kuulub ka herbivooria (López-Ráez et al., 2010). On teada, et kromseened suurendavad jasmoonhappe sünteesi, kuid vähendavad salitsüülhappe sünteesi ning need protsessid on vajalikud kromseente kolonisatsiooni reguleerimiseks taimejuures (Jung et al., 2012). Samuti on teada, et jasmoonhape on tõhus närijatest herbivooride, nagu liblikaröövikud, tõrjes ja samas salitsüülhappe alla surumine mõjub positiivselt imevatele herbivooridele nagu lehetäid. Nende hormoonide vastavat regulatsiooni sümbioosis kolonisatsiooni kontrollimisel peetakse põhjuseks, miks närijatest herbivooridele mõjuvad kromseened negatiivselt, aga lehatäidele kui imevatele putukatele positiivselt (Jung et al., 2012; Meier & Hunter, 2018).

Sekundaarmetaboliidid on ühendid, mida elusorganismid toodavad esmastest ainevahetusproduktidest ning mis ei ole elutegevuseks esmatähtsad. Küll aga on ka nendel välja kujunenud funktsioonid (Hussein & El-Anssary, 2019). Muutused sekundaarmetaboliitide tootmises on samuti otseselt seotud herbivooriaga, sest paljud sekundaarmetaboliidid on need, millega taim ennast herbivooride vastu kaitseb (Agrawal & Weber, 2015). Kaudsel viisil mõjutavad sekundaarmetaboliidid omakorda kohastumusi herbivooriale VOC-ide ehk lenduvate orgaaniliste ühendite (ingl *Volatile Organic Compounds*) näol, mis mõjutavad seda kui

atraktiivsed on taimed herbivooride parasitoididele ja kiskjatele (Babikova et al., 2014; Pozo et al., 2010).

Lisaks sellele, et krohmseened mõjutavad läbi fütohormoonide regulatsiooni sekundaarmetaboliitide tootmist, aitavad nad taimi varustada lämmastiku ja fosforiga. Arvatakse, et paranenud mineraalainete ja vee kättesaadavuse tõttu suurenenud kohasus soodustab herbivooride rünnakust taastumist (Frew et al., 2020).

Krohmseente mõju taime ja herbivoori vahelisele interaktsioonile võib sõltuda mitmetest faktoritest nagu herbivoori liik ja tüüp ning krohmseene liik (Koricheva et al., 2009; Schweiger & Müller, 2015). Mõne uurimuse põhjal sõltub interaktsiooni kasulikkus ka sellest, kas herbivoori rünnaku all on maa-alused või maapealsed taimeosad: näiteks Hartley & Gange (2009) leidsid, et juurtest toituvatele putukatele on krohmseentel üldiselt negatiivne mõju ja maapealsetest osadest toituvatele putukatele võib mõju varieeruda. Samuti võib üldiseks seaduspäraks pidada tõika, et juurtest toituvate herbivooride, generalistide ja närijate puhul on krohmseentel taimekaitset tugevdav mõju, kuid imevatele putukatele ja spetsialistidest herbivooridele on mükoriissed taimed vastuvõtlikumad, isegi atraktiivsemad (Koricheva et al., 2009; Song et al., 2013, Babikova 2014).

2.3. Taimede kohastumused herbivooriale

Taimede strateegiaid herbivooridega kohastumiseks saab kategoriseerida erinevatel viisidel: taluvuspõhised (ingl *tolerance-based*), mis näitavad kui edukalt taimed herbivooride rünnakust taastuvad (Strauss & Agrawal, 1999) või taime vastupanul põhinevad (ingl *resistance-based*), mis vähendavad herbivoori mõju taimele või mõjutavad herbivoori toidutaime eelistust (Frew et al., 2021; Strauss & Agrawal, 1999).

Vastupanul põhinevaid mehhanisme klassifitseeritakse edasi kaitse püsimisest lähtuvalt: on esilekutsutav ja püsiv kaitse. Esilekutsutav kaitse (ingl. *induced defence*) aktiveeritakse vaid herbivooride rünnaku ajal. Ärgitajateks võivad olla erinevad herbivoorid, kusjuures taim on võimeline ka herbivoori süljeeritiste põhjal ründajat ära tundma ja kaitsevastust selle järgi kohandama. Näiteks käivitatakse imevate putukate (nagu lehetäide) puhul salitsüülhappe sünteesirada ja närijate (erinevad röövikud) puhul jasmoonhappe sünteesirada, kusjuures need fütohormoonid on vastandliku toimega (Mertens et al., 2021).

Esile kutsutud kaitsemehhanismide puhul saab omakorda eristada otseseid ja kaudseid kaitsestrateegiaid. Otsesed hõlmavad endas taime tunnuseid, mis mõjuvad negatiivselt herbivooridele, näiteks teatud keemilised ühendid. Kaudsed on seotud herbivooride vaenlasi meelitavate orgaaniliste lenduvate ühendite (VOC-id) tootmisega. VOC-id võivad kuuluda paljudesse aineklassidesse, näiteks terpeenide või indoolide hulka. Spetsiifilisemalt kuuluvad VOC-ide alla ka ühendid, mida nimetatakse herbivooride esilekutsutud lenduvateks ühenditeks (ingl. *herbivore-induced plant volatiles*, HIPVs) ning, mida herbivooride parasiidid või kiskjad tajuvad kui saaklooma kohalolule viitavat signaali (Aljory & Chen, 2018).

Püsiv kaitse (ingl. *constitutive defence*) on pidev ning see ei nõua käivitumiseks välist päästikut ehk herbivoori (Aljory & Chen, 2018). VOC-id võivad kuuluda ka püsiva kaitse alla, kuid kuna nende kohta ei leitud palju infot, siis püsivaid VOC-idega seotud mehhanisme järgnevates peatükkides ei käsitleta.

Esile kutsutud ja püsivate strateegiatega alla võivad kuuluda nii mehhaanilised kui keemilised kaitsemehhanismid. Mehaanilisteks kaitsekohastumuseks võivad olla näiteks trihhoomid, kutiikula, sklerofüllid. Keemilisteks mehhanismideks võivad olla fenoolid, flavonoidid, tanniinid ja erinevad kaitsevalgud. (War et al., 2012). Mehhaanilised kaitsemehhanismid tuuakse järgnevalt välja ka eraldi peatükis, sest neid on keerulisem otseselt teiste mehhanismidega seostada.

2.2.1. Krohmseente mõju taimede taluvusele herbivooride suhtes

Üheks võimalikuks viisiks, kuidas krohmseened taimede herbivooride vastast kaitset soodustavad, on taimede jaoks vajalike mineraalainete (eriti fosfori) ja lämmastiku omastamise soodustamine. Sellise koostöö tõttu on sümbioosis olevatel taimedel rohkem ressursse, et herbivooride rünnakust taastuda (Smith & Smith, 2011). Taimede taastumisvõime herbivooride rünnakust on määratud sageli krohmseente poolt mõjutatavate taime füsioloogiliste näitajatega, näiteks kasvukiiruse ja ressursipaigutusega, kuid samuti lehtede toitainesisaldusega. (Dowarah et al., 2021).

Krohmseente mõju võib avalduda näiteks aktiivsemas investeringus võsusse, et kompenseerida juurte herbivooride tehtud kahju. Selline ressursside ümberpaigutus on oluline, et põhiline taime

kasv ei toimuks sellises osas, millest toitub herbivoor. Seega kui herbivoor toitub juurtest, on kasulik investeerida võsusse ja vastupidi (Schultz et al., 2013).

Krohmsened ei soodusta herbivoori tehtud kahju järgselt mitte ainult ressursi ümberpaigutust, vaid ka taime biomassi suurenemist. On täheldatud, et arbuskulaarmükoriisete taimede biomass võib herbivoori põhjustatud kahjust taastuda 10% tõhusamini kui mittemükoriisete taimede biomass, sest krohmsened aitavad taime elutegevusele kaasa suurendades toitainete ja vee omastamist mullast. Seda tõendab ka tõik, et mükoriissed taimed sisaldavad herbivooria järgselt rohkem orgaanilist süsinikku ja fosforit võrreldes mittemükoriisete taimedega ning ka nende fotosünteesi aktiivsus ei vähene nii palju kui mittemükoriisete taimede oma (Frew et al., 2020).

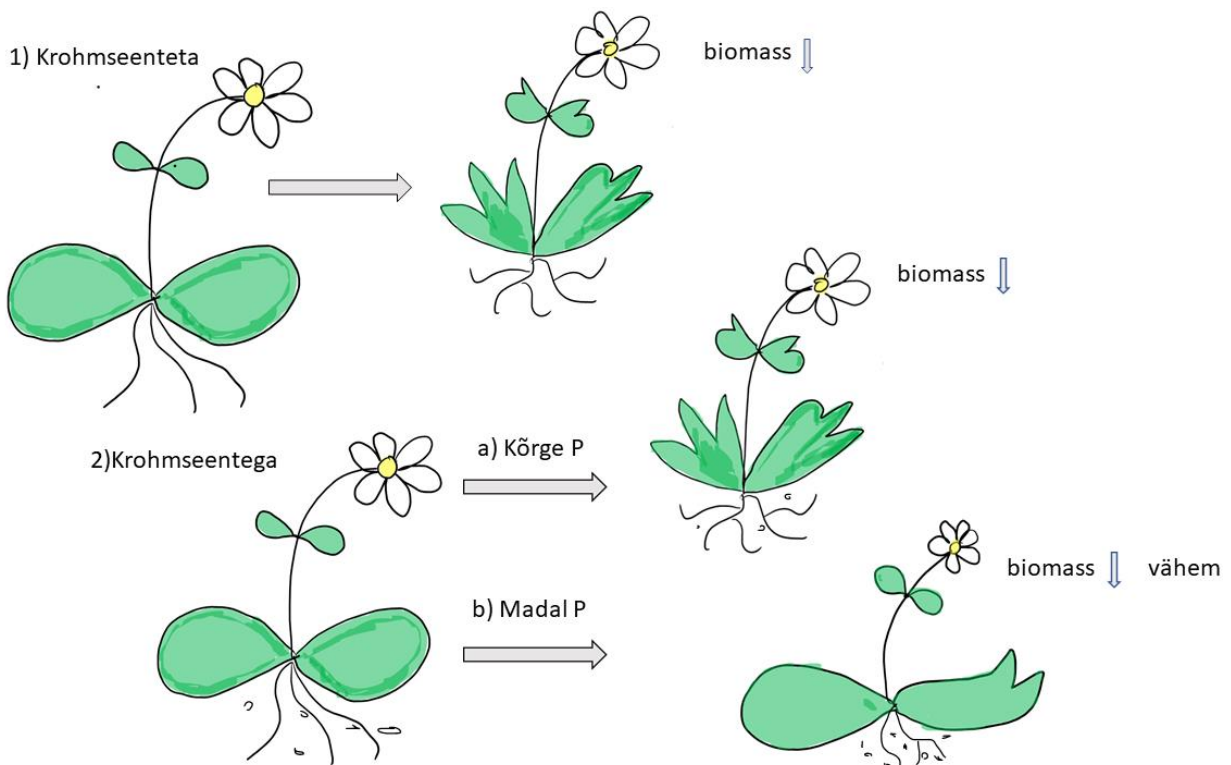
Lisaks tasub märkida, et herbivooride rünnaku all olevates mükoriisettes taimedes võib täheldada 75% suuremat krohmseente kolonisatsiooni, kui herbivoorideta mükoriisettes taimedes. Siit järeldub, et herbivooria ajal teeb taim krohmseentega tihedamat koostööd ning soodustab krohmseente tegevust (Frew et al., 2020).

Kuna sümbioosis olevad krohmsened kasutavad olulisel määral taimede toodetud süsinikku, siis ei ole taimel alati kasulik ressursse sümbioosi panustada. See, millistel tingimustel on taimedel siiski kasulik sümbioosi energiat panustada, sõltub suuresti fosfori kättesaadavusest mullas. Lähemalt on uuritud seoseid fosfori kättesaadavuse ning krohmseente vahel herbivooriajärgselt. On leitud, et taimed, mille lehed sisaldasid rohkem fosforit, suudavad paremini herbivooride rünnakust taastuda, kuid samas ei ole fosforisisaldus omakorda alati korrelatsioonis mükoriisusega. Seda seetõttu, et fosfori kättesaadavuse ja mükoriisuse säilitamise vahel esineb lõivsuhe: mida kättesaadavam on taimele fosfor, seda vähem tasub energiat panustada sümbioosi krohmseentega, sest sümbioosi moodustumine on kulukas protsess (Tao et al., 2016).

Näiteks Cavagnaro et al. (2021) täheldasid, et madala fosforisisalduse korral soodustasid krohmsened kõrrelise *Agropyron elongatum* taastumisvõimet peale lehtede eemaldamist (herbivooria matkimine), sest võrreldes mittemükoriisete taimedega vähenes mükoriisete taimede biomass väiksemal määral (joonis 1). Samas, kui fosforisisaldus oli mullas kõrge, siis taime taastumisvõime oli märgatavalt väiksem kui madalama fosforisisalduse juures, sest sümbioosis olemise kulu kõrge fosforisisaldusega mullas oli suurem kui sellest saadav kasu. Kõrreliseliigi *Brachiaria brizantha* puhul ei mänginud aga fosfori kättesaadavus rolli: krohmseente juuresolek soodustas igal juhul võsu regeneratsiooni. See võib olla tingitud sellest, et

A.elongatum on vähem vastuvõtlik mükoriisa moodustamise suhtes kui *B.brizantha*, mistõttu sümbioosi moodustamise hind on *B.brizantha*'le väiksem, seega ei ole taime jaoks ka mulla fosforisisaldus nii määrav. Kuid mõlemal juhul tasub märkida, et vaatamata lehtede kao tõttu vähenenud süsiniku toodangule, oli krohmseentega sümbioosis olemine taimedele valdavalt kasulik.

Fosfori rolli näitlikustab ka Andrade et al. (2013) katse, kus uuriti *Catharanthus roseus*-es ja ühes tubakaliigis toimuvaid muutusi krohmseentega inokulatsiooni korral ning leiti, et võsu biomass suurenes kõige rohkem mitteinokuleeritud taimedes, kes olid saanud rohkem fosforit kui teised katsegrupid. Järgmisel kohal olid mükoriissed taimed ning kõige väiksem biomass oli mittemükoriissetel. Siit võib järeldada, et taimele on kõige soodsam olukord, kus mullas on piisavalt palju fosforit ning ta ei pea panustama sümbioosi krohmseentega, et rohkem fosforit ammutada, sest sümbioosi moodustamine on kulukas (joonis 1).



Joonis 1. Üldistatud skeem krohmseente mõjul tõhustunud taluvuspõhise kaitse toimemehhanismist

2.2.2 Krohmseente mõju taimede esile kutsutud keemilisele kaitsele

2.2.2.1. Otsene esile kutsustud kaitse

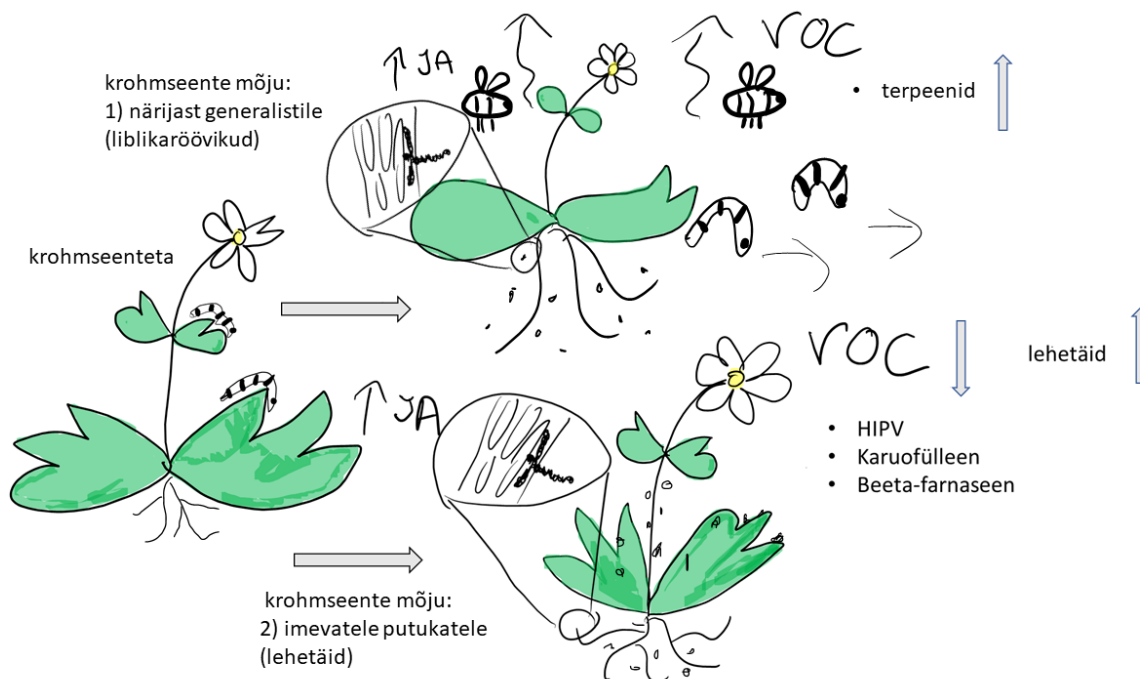
Rivero et al. (2019) on uurinud, kas ööliblika rööviku *Spodoptera exigua* toitumine tomatitaimedel mõjutab mükoriisete ja mittemükoriisete taimekudede koostist erinevalt. Leiti, et sümbioosis olevatesse taimedesse kuhjus rohkem herbivooride vastases kaitstes osalevaid ühendeid kui mittemükoriisettesse taimedesse. Märgati veel, et herbivooride puudumisel ei olnud krohmseentega nakatatud taimede herbivooride vastaste ühendite kontsentratsioon krohmseenteta taimedega võrreldes kõrgem. Seega pidi intensiivistunud sekundaarmetaboliitide kuhjumine mükoriisetes taimedes olema herbivooride esile kutsutud vastus. Kõige märkimisväärsem oli krohmseente mõju taimede lokaalsele kaitsevastusele, mille korral suurenes röövikutele toksiliste alkaloidide ja rasvhapete akumulatsioon. Samas taime süsteemses kaitsevastuses sarnaseid muutusi ei täheldatud. Kuid avastused lokaalse kaitsevastuse kohta viitavad selgelt sellele, et krohmseened mängivad taimede herbivooriavastases kaitstes märkimisväärset rolli.

Tuleb käsitleda ka jasmoonhappe (ingl *Jasmonic acid*- JA) rolli herbivooride vastases kaitstes. JA ja krohmseente vahelise signalisatsiooni olulisust iseloomustab ilmekalt Song et al. (2013) läbi viidud katse, kus uuriti krohmseente mõju esile kutsutud herbivooriale ning JA taseme muutusi ööliblikaröövikute *Helicoverpa arimigera* kohalolul tomatitaimedes. Leiti, et JA taimede mutantides, kus oli pärsitud kas JA signalisatsioon või süntees ei suurendanud krohmseened taimede vastupidavust herbivooridele. Kuid metsiktüüpi taimedes ning mutantides, kus JA ekspresseeriti üle, suurendasid krohmseened märkimisväärselt taimede resitentsust herbivooride suhtes. Uurijad seostasid muutusi geenide transkriptsioonis krohmseentega, sest geeniekspressiooni tase ei olnud seletatav vaid taime poolt käivitatud immuunreaktsiooniga ning järelkult pidi seda võimendama väline tegur, milleks antud juhul olid krohmseened. Selline nähtus viitab tugevalt asjalolule, et krohmseened mõjutavad taimede suhteid herbivooridega just läbi JA sünteesi raja. Veel tasub mainida, et mutantides, kus oli pärsitud JA biosüntees, oli ka märkimisväärselt väiksem mükoriisne kolonisatsioon. See võib olla seetõttu, et JA mängib rolli sümbioosi eelses suhtluses taime ja seene vahel (Hause et al., 2002, 2007; Leon-Morcillo et al., 2012). Mutantides, kus oli pärsitud vaid JA signalisatsiooni taju, oli kolonisatsiooniprotsent sarnane metsiktüüpi taimedega (Y. Y. Song et al., 2013).

2.2.2.2. Kaudne esile kutsutud kaitse

Kaudsete esilekutsutud herbivooriavastaste kaitsemehhanismidena loetakse taimede toodetavaid lenduvaid orgaanilisi ühendeid. Vähesed uurimused on käsitlenud mükoriisa mõju ka taimede toodetud lenduvatele orgaanilistele ühenditele (VOC-id), mis on olulised taimede suhtluses herbivooride kiskjatega ning taimede omavahelises suhtluses või suhtluses iseenda kaugemate osadega (Babikova et al., 2014; Meier & Hunter, 2019; Schausberger et al., 2012). Herbivooride esile kutsutud VOC-e kutsutakse HIPV-deks (mainitud peatükis 2.1) ning nende eritamise eesmärgiks on signaliseerida herbivooride kohaolu neist toitujatele (kiskjatele ja parasiitidele) kuid samuti herbivoore eemale peletada (Turlings & Erb, 2018). Antud ühendite uurimisel on saadud erinevaid tulemusi.

On leitud, et krohmseened muudavad VOC-ide emissiooni taimele kahjulikul viisil (Babikova et al., 2014, joonis 2), kuid on täheldatud ka positiivseid mõjusid krohmseente reguleeritud VOC-ide emissioonis (Schausberger et al., 2012, joonis 2). Valdavalt on VOC-e, krohmseeni ja herbivoore käsitlevates uurimustes leitud, et krohmseened suruvad alla VOC-ide emissiooni ning seetõttu suurendavad taime atraktiivsust herbivooridele, kuid krohmseente täpne mõju VOC-ide tootmisele sõltub taimeliigist ja krohmseentega koloniseerituse astmest (Babikova et al., 2014; Meier & Hunter, 2019, joonis 2).



Joonis 2. Üldistatud skeem krohmseente mõjust taimede esile kutsutavale herbivooriavastasele kaistele. Esile kutsutud kaitse tavaliselt tugevneb krohmseente mõjul, kuid VOC-idele on täheldatud osaliselt herbivoori tüübist sõltuvalt nii positiivset kui negatiivset mõju taimele.

Taimede toodetavate VOC-ide alla kuuluvad muuhulgas roheliste lehtede lenduvad ühendid (ingl. *Green Leaf Volatiles, GLV-s*). Näiteks leidsid Meier & Hunter (2019) oma katses, kus uuriti *Asclepia* perekonna taimi ja lehetäide mõju nende GLV-de tootmisele, et kõrge krohmseente kolonisatsiooni korral suurenes liigis *A. curassavica* kahe GLV emissioon ja ka lehetäide hulk, kuid *A. incarnata* puhul selliseid seoseid ei leitud. Kõrgenenud GLV-de emissioon toimib lehetäide ligitõmbajana. *A. curassavica* taimed tootsid krohmseente kohalolul rohkem metüülsalitsülaati, mida peetakse osade lehetäiliikide tõrjuteks, kuid vahel on selle aine mõju vastupidine (Meier & Hunter, 2019). Põhjus võib olla metüülsalitsülaadi erinevate kontsentratsioonides, sest on leitud, et väikesed metüülsalitsülaadi sisaldused mõjuvad lehetäidele tõrjuvalt, kuid suured ei pruugi, ning rolli võib mängida ka lehetäi liik (Ninkovic et al., 2021).

Meieri & Hunteri (2019) katses täheldati veel mõlema liigi puhul muutusi terpeenide regulatsioonis. Taime seisukohast on terpenid olulised herbivooria vastases kaitstes osalevad ühendid, mille mõju vähendamiseks on lehetäid kohastunud neid alla suruma. Kuid krohmseentega koloniseeritud taimedel puudub lehetäide mõju terpeenide regulatsioonile. Seega võib järeldada, et VOC-idest on terpenid positiivselt krohmseente poolt reguleeritud.

Babikova et al. (2014) leidsid, et üldiselt krohmseened mõjuvad taimele negatiivselt, sest suruvad alla lehetäisid peletavaid VOC-e, mistõttu lehetäide arv *Phaseolus vulgaris*-e taimedel suurenes. Samuti on tähelepanuväärne, et lehetäid vähendavad mükoriisset kolonisatsiooni taimede juurtes. See võib olla tingitud taimede vähenenud võimekusest krohmseeni süsinikuga varustada, sest lehetäid kurnavad taime kahjustades ja modifitseerides taimekudesid (Babikova et al., 2014; Guerrieri & Digilio, 2008). Babikova et al. (2014) katse kohaselt peetakse põhiliseks lehetäide jaoks taimede atraktiivsust suurendavaks mehhanismiks krohmseente võimet alla suruda lenduvate terpeenide (E)-karüofülleen ja (E)-beeta-farnaseen tootmist. Kusjuures viimane võib olla nii taimede kui lehetäide poolt toodetud ja mõjub lehetäisid peletavalt. See tähendab, et kui krohmseened nende tootmist alla suruvad, siis vähendab see muidu lehetäisid tõrjuvate VOC-ide mõju ning muudab lehetäidele taimi atraktiivsemaks, sest peletav mõju puudub, kuid samas on

taimed kromseente abiga suure toitainesisaldusega. Samas suudavad vähesel määral lehetäid ka alla suruda osad kiskjaid kohale meelitavaid lenduvaid terpeene, kuid seda ainult väikese või puuduva mükoriisse kolonisatsiooni korral. Seega peetakse oluliseks taimede VOC-ide tootmise kujundajateks ning lehetäide rolli vähemtähtsaks.

Schausberger et al. (2012) on uurinud kromseente mõju *Phaseolus vulgaris*-est toituva herbivoori *Tetranychus urticae* looduslikule vaenlasele *Phytoseiulus persimilis*-le. Leiti, et mükoriissed *Phaseolus vulgaris*-e taimed olid suurenenud lenduvate ühendite emissiooni tõttu herbivoori vaenlasele märkimisväärselt atraktiivsemad kui mittemükoriissed taimed ning mida kauem olid taimed herbivoori rünnaku all olnud, seda tugevam see efekt oli. Leiti et kromseend mõjutasid ka herbivooride indutseeritud lenduvate ühendite koostist, eriti suurenes beeta-otsimeeni sisaldus mükoriissesetes taimedes. Ühend on oluline herbivooride vaenlaste ligi meelitamisel. Teisalt leiti, et herbivooriavastases kaitses osaleva hormooni metüülsalitsülaadi tootmine vähenes, mis on hilisemate töödega, kus ühendi tootmine hoopis suurenes, vastuolus (Meier & Hunter 2019). Nii taimede kui kromseene seisukohast on suurem herbivooride looduslike vaenlaste arv kohastumuslik, sest herbivooride hulk väheneb suurenenud looduslike vaenlaste arvu tõttu ning taimetele väheneb herbivooride koormus, mistõttu saab taim paremini seeni süsinikuga varustada (Schausberger et al., 2012).

2.2.3. Kromseente mõju taimede püsivale herbivooriavastasele kaitsesele

Püsivas herbivooriavastases kaitses osalevad ühendid kuuluvad erinevatesse aineklassidesse nagu kardenoliidid, terpenoidid, fenoolid ja flavonoidid, mille sisalduse ja koosseisu muutust taimes vahendavad kromseened ning mis on ka inimese seisukohast kasulikud ühendid meditsiinis, parfumeerias ja toiduainetetööstuses (de Lazzari Almeida et al., 2018; Eftekhari et al., 2012; Schweiger & Müller, 2015; Thokchom et al., 2020).

Vannette et al. (2013) on uurinud kromseente rolli kardenoliidide regulatsioonis kaheksas *Asclepia* perekonna liigis. *Asclepia* perekonna taimed toodavad kardenoliide, mis on herbivooridele toksilised ühendid, ning osalevad seega herbivooride vastases kaitses. Leiti, et kromseente mõju kardenoliidide sisaldusele sõltus klaadist: *A. curassavica* ja ülejäänud samasse klaadi kuuluvatel liikidel alanes kardenoliidide tootmine maapealsetes osades suuremal määral kui

A.syriaca klaadis. Maa-alustes taimeosades tõusis kardenoliidide sisaldus kõikidel liikidel, kuid samas olid maaalustes osades sisalduvad kardenoliidid polaarsemad ehk vähem mürgised kui maapealsetes osades. Lisaks ei esinenud mükoriissetes taimedes erinevalt mittemükoriissetest taimedest lõivusuhet taime biomassi ja kardenoliidide sisalduse vahel, mis näitab, et mükoriisssed seened võimaldavad taimel investeerida korraga nii kasvu kui herbivoori vastaste ühendite tootmisesse.

Hill'i et al. (2018) katses, kus uuriti samuti krohmseente mõju taime ainevahetusele leiti, et krohmseened suurendasid taimedes herbivooriavastaste püridoalkaloidide (ingl *pyrrolizidine alkaloids*) sisaldust, mis on jasmoonhappe reguleeritud tavapäraselt võsus esinevad generalistidest herbivoore tõrjuvad ühendid. Samuti leiti püridoalkaloidide suuremates kontsentratsioonides juurtes, erinevalt tavapärasest olukorrast, kus ühendid sisalduvad suuremates kogustes võsus. Osades uurimustes on leitud, et teatud ühendid, sealhulgas herbivooride vastased või nendega seotud ühendid (nt fütohormoon jasmoonhape), kuhjuvad eelkõige mükoriissetes juurtes (Cheng et al., 2011; Rivero et al., 2015) ning mõju on tõenäoliselt lokaalne. Samas on täpne mõju ulatus teadmata ning ei saa välistada, et krohmseente mõju ulatub ka taime maapealsetesse osadesse. Kuna aga Hill et al. (2018) katses võsus juurtes toimuvaid sarnaseid ainevahetuslikke muutusi ei täheldatud, toetab see arusaama, et krohmseente mõju on pigem lokaalne ehk juurtes esinev.

Tomczak et al. (2016) uurisid suurt teelehte ja krohmseente mõju sellelt toituvatele *Mamestra brassicae* röövikutele. Täheldati muutusi ka krohmseentega inokuleeritud taimede võsus. Võrreldes mittemükoriissete taimedega sisaldasid krohmseentega inokuleeritud taimede lehed suuremates kontsentratsioonides iridoidset glükosiidi aukubiini. Ühend on oluline herbivooriavastatses kaitses; seda peetakse generalistidest liblikaröövikute arengut pärssivaks aineks (Pankoke et al., 2015).

Andrade et al. (2013) on täheldanud olulisi seoseid alkaloidide tootmise ja krohmseentega sümbioosis olemise vahel. Alkaloidid on taimede sekundaarmetaboliidid, mis oma toksiliste omaduste tõttu tõrjuvad herbivoore ning mille tootmine herbivooride rünnaku ajal suureneb (Matsuura & Fett-Neto, 2015, joonis 3). Näiteks on taimes *Catharanthus roseus* täheldatud, et mükoriissetes taimedes suureneb monoterpeensete indoolalkaloidide (ingl. *Monoterpene indole alkaloid*, MIA) tootmine. Krohmseened suurendasid herbivooriavastases kaitses osalevate ühendite ajmalitsiini ja serpentiini sisaldust juurtes (Pan et al., 2016; Singh et al., 2020).

Andrade et al. (2013) katses leiti ka, et krohmseened suurendavad tubakataimedes nikotiini ja anabasiini tootmist võrreldes nii mittemükoriisete kui ka (ja eriti) fosforiga väetatud mittemükoriisete taimedega. Konsentratsioonide muutusi täheldati nii juurtes kui lehtedes. Nikotiin on taimede seisukohast oluline kaitseühend ning seda toodetakse juurtes, kuid transporditakse lehtedesse. Märkimisväärset kombinatsiooni ei mõjutanud krohmseened *Catharanthus roseus*-e ega tubaka puhul herbivooride vastaseid alkaloide katalüüsivate ensüümide geeniekspressiooni. See viib oletusele, et vähemalt antud taimeliikide puhul ei ole geeniekspressiooni muutus mehhanism, mille kaudu krohmseened taime mõjutavad ning muutused on tõenäoliselt post-transkriptsioonilised.

On leitud, et krohmseened soodustavad pühas basiilikus (*Ocimum tenuiflorum*) eeterlike õlide tootmist. Need eeterlikud õlid moodustuvad põhiliselt terpeenidest (β -elemeen, β -karüofülleen, germakreen A ja germakreen D), mis on olulised meditsiinitööstuses, kuid taime seisukohast on herbivooriavastases kaitses osalevad ühendid, seejuures sisaldudes lenduvates ühendites. Samuti suurendavad krohmseened herbivooriavastases kaitses osalevate fenoolide, flavonoidide ja polüfenoolide tootmist. Tasub ka välja tuua, et sümbiontsetel taimedel esineb suurem antioksüdantide potentsiaal, see tähendab, et selliste taimede immuunsus töötab tõhusamalt vabade hapniku radikaalide kõrvaldamises (Thokchom et al., 2020). See võime on oluline ka herbivooride vastases kaitsereaktsioonis, sest herbivoorid on võimelised taimes esile kutsuma oksüdatiivset purset, mis kujutab endast immunsüsteemi rünnakut vabade hapniku radikaalide vastu, mille käigus toodetakse radikaale kahjutuks tegevaid ühendeid (Block et al., 2018).

2.2.4. Krohmseente mõju taimede mehhaanilisele kaitsele herbivooride vastu

On vaadeldud mittemükoriisete ja mükoriisete *Stevia rebaudiana* taimede lehtedel paiknevate trihhoomide tihedust. On uuritud erinevaid trihhoomide tüüpe: trihhoomid võivad olla näärmelised, pikad või lühikesed. Näärmelised trihhoomid on tähtsad, sest sisaldavad olulisi herbivooride vastaseid ühendeid, näiteks fenoolide ja flavonoidide, kuid herbivooride vastase barjäärina toimivad kõik trihhoomid (Sarmiento-López et al., 2021).

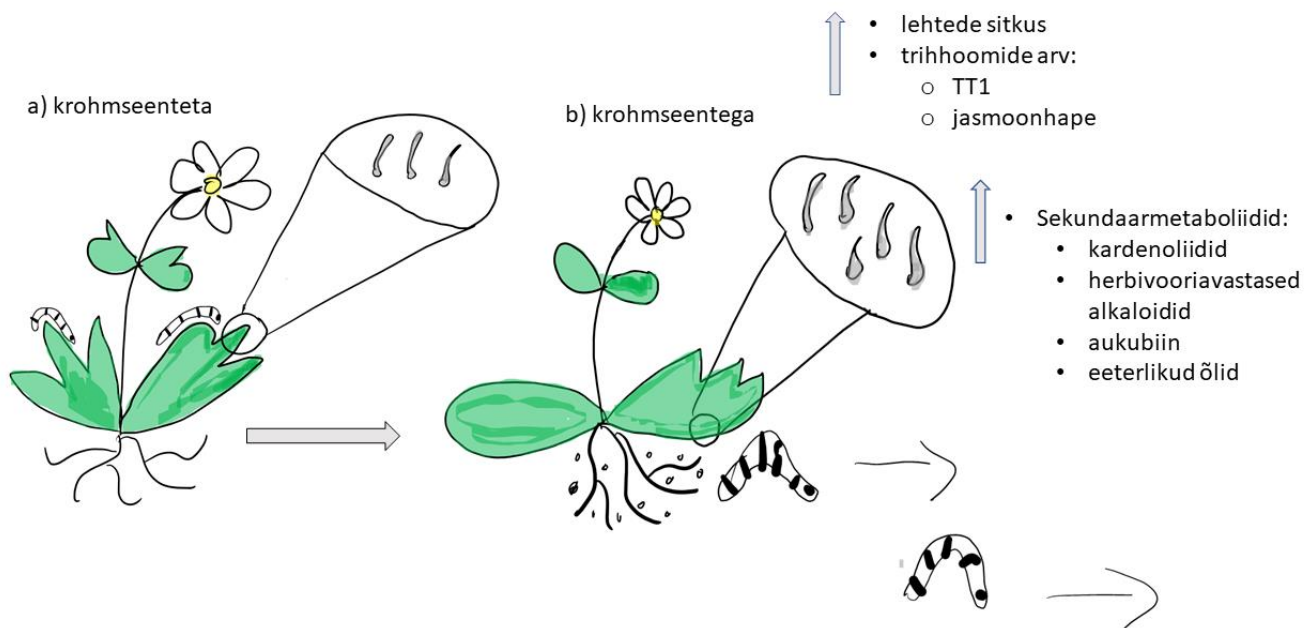
Sarmiento-Lopez et al. (2021) leidsid, et krohmseened suurendasid taimede lehepindala võrreldes krohmseenteta taimedega 1,3 korda. See on oluline, sest suuremal lehepinnal saab asuda ka

rohkem trihhoome. Mükoriissetel taimedel esines lühikesi trihhoome 1,83, suuri 2,11 ja näärmelisi 2,64 korda rohkem kui mittemükoriissetes taimedes. Samuti oli trihhoomi arengut käivitava geeni TRANSPARENT TESLA GLABRA (TT1) ekspressioon koloniseeritud taimedes kõrgem kui mittemükoriissetes. See tähendab, et krohmseened osalevad TT1 geeni positiivses regulatsioonis. Samuti leiti, et koloniseeritud taimedes oli näärmelistes trihhomides flavonoidide ja fenoolide sisaldus märkimisväärselt suurem kui mittemükoriissetes taimedes.

Trihhoomide arengut võib seostada tugevama fütohormoonide (eriti jasmoonhappe) ekspressiooniga, sest seda peetakse oluliseks mehhanismiks, mille kaudu krohmseened peremeestaimete tegevust reguleerivad. Lisaks on ka teada, et fenoolid on olulised auksiini transpordis, mis võivad soodustada trihhoomide arengut. See seletaks hästi seost krohmseente indutseeritud fenoolide kontsentratsiooni tõusu ja trihhoomide arvu suurenemise vahel (Sarmiento-López et al., 2021).

Krohmseente mõju trihhoomide tihedusele on uurinud ka Malik et al. (2018), kuid on saanud vastupidiseid tulemusi Sarmiento-Lopez et al. (2021) katsega. Leiti, et üleüldiselt vähendasid krohmseened tomati lehtedel olevate trihhoomide tihedust, mistõttu suurenes ka herbivooride tehtud kahju.

Taimed mõjutavad vastusena herbivooridele oma lehe tekstuuris, et herbivooridel oleks neid raskem süüa. Krohmseened võimendavad taimede reguleeritud muutusi lehe tekstuuris (joonis 3). Näiteks Meier & Hunter (2018) tegid katse, kus uuriti erineva hulga krohmseente mõju teatud herbivooriavastastele tunnustele. Krohmseeni võis taimetele kättesaadavas mullas leiduda kas vähe (1,2 g levisterikast materjali ehk inokulumi 220 ml mulla kohta), keskmisel hulgal (3,00 g inokulumi 200 ml mulla kohta) või palju (4,2 g inokulumi 200 ml mulla kohta). Leiti, et just keskmise krohmseente kättesaadavuse juures suurenes taimetehtude sitkus. Sitkemad lehed on herbivooridele vähem atraktiivsed. Arvatakse, et krohmseened mõjutavad lehtede sitkust reguleerides süsiniku ja lämmastiku suhtarvu. Seejuures suureneb süsiniku sisaldus lämmastiku suhtes, mis omakorda on tõenäoliselt tingitud krohmseente võimest vähendada lämmastiku sisaldust taimedes, kuid nähtuse täpne toimemehhanism pole teada. Arvatakse, et mineraalne sisalduse langus aga soodustab süsiniku paigutamist kaitseühenditesse, mille hulka kuulub ka näiteks lehe sitkust suurendav tselluloos.



Joonis 3. Taimede püsiva ja mehhaanilise kaitse suurenemine krohmseente mõjul. Mõjud taime morfoloogilistele tunnustele ning peletav mõju herbivooridele.

3. Herbivooriaalastes kastetes uuritud organismid ja mehhanismid

3.1. Krohmseente liigid ja erinevate liikidega katsetamise olulisus

Inokulum on krohmseente leviste rikas materjal, mis koosneb mõne arbuskulaarmükoriisse taime juurtest kultiveeritud krohmseentest, mida kasutatakse teiste taimede nakatamiseks. Inokulum võib endas sisaldada taimejuuri, millelt see on kultiveeritud ning kommertsinokulum võib sisaldada ka väetisi (Vosátka et al., 2012). Krohmseeni ja herbivooriat uurivates katsetes kasutatakse inokulandina eelkõige krohmseente kommertskultuure, mitte loodusest kogutud liike. See aga tähendab, et on vaid piiratud teadmised loodusest toimuvatest interaktsioonidest krohmseente, taimede ja herbivooride vahel. Seda silmas pidades on Ng et al. (2022) uurinud erinevate loodusest kogutud krohmseente koosluste mõju taimede maa-alusele ja maapealsele biomassile juureherbivoori *Dermolepida albohirtum* rünnakul. Ng et al. (2022) uurisid kolme erineva koosluse krohmseeni: sklerofüllil metsa, põllu ja kesa krohmseeni. Kogutud seenekooslused määrati krohmseene perekonna tasemel ning kasutati inokulandina kasvuhoonekatsetes põllukultuuri *Sorghum bicolor* i taimedes. Leiti, et kõige suurem oli taimede biomass herbivooria korral põllult ning teisena kesalt kogutud krohmseentega kasvades. Sklerofüllil metsa krohmseente kooslusega kasvanud taimede biomass oli võrreldav taimedega, mis ei olnud krohmseentega koloniseeritud ehk viimasel juhul taimede biomass vähenes suurel määral herbivooride koormuse all. Põllukoosluses domineeris perekond *Glomus*, kelle esindajaid on laialdaselt kasutatud ka kommertskultuurides, mida teadlased on palju kasutanud kasvuhoonekatsetes. Metsas domineeris perekond *Paraglomus* ning kesal *Claroideglomus* (Ng et al., 2022). Nendest krohmseente perekondadest on autorile teadaolevalt kasutataud väga vähe liike. Uute krohmseeneliikide kasutamine uurimustes võib olla informatsioonilünk, mis vajaks täitmist.

On tehtud ka mõningaid katseid, kus on soovitud välja selgitada krohmseenekoosluste mõju taimede herbivooriavastasele kaitsele. Näiteks kultuurtaime *Sorghum bicolor*-i puhul on leitud, et kõige rohkem tõstavad taimes fenoolide sisaldust pärismaine krohmseente kooslus võrreldes nii kolonisatsioonita, ühe liigiga (*Rhizophagus irregularis*) inokuleeritud taimede kui ka kommertsseguga (*Claroideglomus etunicatum*, *Funneliformis coronatum*, *F. mosseae* ja *R. Irregularis*) inokuleeritud taimede puhul (Frew & Wilson, 2021). Sama taimeliigi puhul on leitud, et pärismaine krohmseente kooslus suurendab taimede fosforisisaldust märkimisväärselt rohkem

kui ainult *Rhizophagus irregularis*-ga või nelja krohmseente liigi kommertseguga inokuleerimine, ning see on kõrgem kui krohmseenteta kasvanud taimedes. Samamoodi suurenes ka suhe võsu ja juurte vahel. See oli tingitud juurte biomassi vähenemisest krohmseente mõju tõttu. Kusjuures mida paremini on taim varustatud toitainetega, seda rohkem investeerib ta võsusse ja vähem juurtesse, seega võib järeldada, et krohmseened suurendasid taimedes toitainete sisaldust. Samu seaduspärasid on uuritud ka hariliku nisu (*Triticum aestivum*) puhul, kuid selle taime puhul leiti, et nii ühe krohmseene liigi puhul, nelja kommertsliigi puhul kui pärismaise koosluse liikide puhul suurenes herbivooriavastane kaitse sarnaselt (Frew & Wilson, 2021).

Pakutakse välja kaks potentsiaalset mehhanismi, kuidas krohmseenekooslus on herbivooriavastases aspektist tõhusam kui üks seeneliik: 1) koosluses on taimel rohkem valikut krohmseeneeliikide vahel ning on suurem tõenäosus, et sinna satub liik, mis tugevalt soodustab fenoolide või muude herbivooriavastaste ühendite tootmist taimes või 2) mitme krohmseene liigi vahel esineb sünergia ning nad koos täiendavad ja võimendavad üksteise mõju (Frew & Wilson, 2021). Nendel põhjustel on krohmseente puhul oluline katsetada rohkem kooslustega, eriti arvestades, et looduses esineb harva olukorda, kus taim on sümbioosis vaid ühe krohmseeneeliigiga. Veel toob ta välja, et lokaalse koosluse tõhusus herbivooriavastases kaitses viitab sellele, et põllukultuuride saagikuse tõstmisel võiks rõhuasetus olla kohaliku krohmseente koosluse kaitsel harides kooslusesõbralikumalt maad, mitte aga lisaväärtuse andmine krohmseene inokulantide näol, sest lisandväärtust ei pruugi olla (Frew, 2021).

Malik et al. (2018) on uurinud erinevate krohmseeneeliikide mõju tomatile (*Solanum lycopersicum*) ja selle herbivoorile Colorado kartulimardikale (*Leptinotarsa decemlineata*). Uurimusest tuli välja, et erinevad krohmseene liigid suurendasid erineval määral herbivooride tehtud kahju taimedele sõltuvalt herbivoori elustaadiumist, kuid üldiselt suurendasid herbivooride lehetarvet trihhomide tiheduse vähendamise kaudu. Näiteks krohmseene liik *C.claroideum* suurendas võrreldes liikidega *Entrophospora infrequens*, *Funneliformis mosseae* ja *Racocetra fulgida* herbivooriat kõige suuremal määral, kuid seejuures mõjutas vanemaid herbivoori elujärke võrreldes teiste krohmseeneeliikidega kõige vähem.

3.2. Sagedamini kohatavad krohmseente liigid herbivooriaalastes uurimustes

Katsetes, kus on uuritud taimede taastumisvõimet herbivooride rünnakust on tavaline, et taimede inokuleerimiseks kasutatakse segu erinevatest krohmseene liikidest. Kuna segudes on erinevaid krohmseente liike, siis on keerulisem määrata konkreetse liigi positiivset või negatiivset mõju taimele ning segude puhul varieeruvad tulemused rohkem kui kindla liigi kasutamisel (Dowarah et al., 2021). Segude puhul on saavutatud taime seisukohast nii positiivseid (Frew, 2021; Frew et al., 2020; Frew & Wilson, 2021) kui negatiivseid (Babikova et al., 2014) tulemusi. Kuid samuti on leitud, et erinevatele taimeliikidele on samal krohmseente inokulumi segul erinev mõju (Cavagnaro et al., 2021; Meier & Hunter, 2019; Vannette et al., 2013). Kui võrrelda segude ja koosluste toimet, siis selgub, et erinevalt segudest mõjuvad kohalikud looduslikud kooslused taimedele kaitsevastust soodustavalt (Frew, 2021; Frew & Wilson, 2021, joonis 4)

Üksikult kasutatuna on liikide *Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis* ja *Glomus intraradices* puhul täheldatud positiivseid tulemusi nii esile kutsustud, püsivate kui ka taluvuspõhiste mehhanismide puhul (Dowarah et al., 2021; Hill et al., 2018; Koricheva et al., 2009; Tomczak et al., 2016).

Esile kutsutud herbivooriavastaste mehhanismide (sealhulgas VOC-ide) uurimisel on saavutatud tõhusamat kaitset herbivooride eest krohmseene liigiga *Funneliformis mosseae* (Meier & Hunter, 2019; Rivero et al., 2021; Song et al., 2013). Samuti on kasutatud segusid, näiteks tõhusat kaitset lehetäide vastu on pakkunud *Glomus aggregatum*, *G. clarum*, *G. deserticola*, *G. monosporus*, *G. mosseae*, *Rhizophagus irregularis* (sün. *Glomus intraradices*), *Gigaspora margarita* ja *Paraglomus brasilianum* segu (Babikova et al., 2014).

Püsiva kaitse mehhanismide uurimisel on kasutatud krohmseente segusid, kus muuhulgas leidusid uurimustes laialt kasutatavad ja suure kasuteguriga liigid *Rhizophagus intraradices* ja *Funneliformis mosseae* (Vannette et al., 2013). Samuti *Rhizophagus irregularis* (Hill et al., 2018; Tomczak et al., 2016).

Taimeökoloogias on uuritud krohmseente seoseid erinevate taimekaistemehhanismidega, kuid valdavalt käsitleb kirjandus püsivaid kaitsemehhanisme (Andrade et al., 2013; Hill et al., 2018;

Tomczak et al., 2016; Vannette et al., 2013). Kõige vähem on uuritud krohmseente seoseid mehhaanilise kaitsega (Malik et al., 2018; Sarmiento-López et al., 2021).

3.3. Sagedamini kasutatavad taimeliigid

Taimeliikidest on herbivooria ja krohmseente vaheliste seoste uurimisel mugav kasutada *Asclepia* perekonna taimeliike, sest üheks perekonna tunnuseks on herbivooride vastaste keemililste ühendite kardenoliidide tootmine. Kuna taimed on arbuskulaarmükoriissed, saab samaaegselt uurida nii herbivoore tõrjuvaid ühendeid kui ka krohmseente mõju nendele (Vannette et al., 2013). Kirjanduses võib sageli kohata ka tomatitaimedega (*Solanum lycopersicum*) tehtavaid uurimusi (Rivero et al., 2021; Song et al., 2013). Põhiliselt uuritakse esile kutsutud mehhanisme, kuid samuti ka mehhaanilist kaitset (Malik et al., 2018). Samuti kasutatakse tihti nisu (*Triticum*) ja harilikku sorgot (*Sorghum bicolor*) tõenäoliselt põllumajandusliku kasutamise tõttu, mis tähendab, et selliste taimede põhjal tehtud tulemused on eriti väärtuslikud põllukultuuride saagikuse suurendamise perspektiivist. Nendel taimedel uuritakse eelkõige muutusi biomassis (Frew & Wilson, 2021; Ng et al., 2022). Püsivate kaitsemehhanismide uurimisel kasutatakse kõige rohkem liike, kelle puhul on hõlbus jälgida sekundaarmetaboliitide kontsentratsioonide sisalduse muutust. Sellised liigid on tihti väärtuslikud eeterlike õlide poolest (Thokchom et al., 2020) või sisaldavad spetsiifilise herbivoori vastaseid toksilisi ühendeid (Hill et al., 2018; Vannette et al., 2013). Headeks näideteks sellisetest taimedest on Püha basiilik (*ocimum tenuiflorum*), askleepiad (*Asclepia*), ja Voolme-ristirohi (*Senecio jacobaea*). Tuleb ette ka erinevate oaliikide peal tehtud katseid eriti VOC-ide uurimisel (Babikova et al., 2014).

4. Väljakutsed krohmseentega seotud herbivooriaalastes uurimustes

Krohmseeni on kokku kirjeldatud umbes 288 liiki (arv võib kergelt varieeruda eri autorite käsitlusele vastavalt), kuid hõimkonna liikide arvuks hinnatakse morfoloogiliste tunnuste põhjal umbes 2700 liiki ja geneetiliste tunnuste põhjal umbes 1700 liiki (Öpik & Davison, 2016). See tähendab, et suur osa liike on kirjeldamata. Kuid ka kirjeldatud liikidest on palju liike, mida ei peeta kultuuris, mis tähendab, et ei ole teada kultuuris mitte peetavate krohmseente liigitunnuseid ning seega ka nende liigispetsiifilist mõju taimedele. Kultuuridena peetud liikidest on osa ka sekveneerimata, mis tähendab, et liik on küll kirjeldatud, kuid kuna genotüüpi pole teada, siis ei ole võimalik DNA järgi proovidest selliseid liike ka tuvastada. Samuti ei ole molekulaarsete meetoditega tuvastatud liikide puhul teada ühist markerregiooni – geenijärjestus, mis võimaldaks ühise standardi järgi liike genotüpiseerida. Viimane ja ka varieeruvus morfoloogial põhinevates liigi määramise meetodites panustab krohmseente dünaamilisse ja ebapiisavalt standardiseeritud taksonoomiasse (Öpik et al., 2014; Öpik & Davison, 2016). Puudused taksonoomias on olulised ka herbivooriaalaste katsete vaatepunktist, krohmseente mõju herbivooriavastastele mehhanismidele on liigispetsiifiline, seega on ka siin selge ja ühtne taksonoomia oluline.

Samuti kui kogutakse krohmseente eoste proove, et neid laboris kultuurina pidada, siis on täheldatud, et need proovid ei esinda taimejuurtes esinevaid looduslikke krohmseenekooslusi. Näiteks satub kultuuridesse tihti krohmseene liik *Funneliformis mosseae* – kasvuhoonekatsetes väga laialdaselt kasutatav liik, kuid olemuselt ruderaal ehk ökosüsteemi suksessiooni alguses edukalt leviv ja paljunev liik. Seda liiki võib tihti kohata proovides ja mullas, kuid harva taimede juurtes. Järelikult kultuurideks kasutatud proovid ei peegelda taimedes tegelikku toimuvat kahel põhjusel: 1) proovidesse satuvad vaid liigid, kes kogumise hetkel moodustavad eoseid ning need liigid on ruderaalid nagu *Funneliformis mosseae* ja 2) samuti ei satu proovidesse taimede juurtes olevad liigid, sest proovid võetakse mullast. (Öpik et al., 2014). On aga teada, näiteks *Funneliformis mosseae* kohta, et teda esineb palju mullas ja mullaproovides, kuid harva koloniseeritud taimejuurtes (Sýkorová et al., 2007). Herbivooriaalaste katsete perspektiivist on see oluline, sest, et mõista seda, kuidas krohmseened looduses herbivooriat mõjutavad, peavad ka eksperimentides kasutatavad liigid või kooslused olema esinduslikud.

4.2. Analüüs töös käsitletud uurimustes kohatud krohmseente liikide kohta

4.2.1. Taust ja metoodika

Selleks, et anda ülevaade laiemalt kasutatavatest krohmseeneliikidest ja ilmestada kitsaskohti herbivooriaalasetes katsetes, teostati järgnevas peatükis pealiskaudne analüüs sagedamini kohatud liikide kohta. Analüüsis tuuakse välja kolm illustratsiooni kitsaskohtadest krohmseentega seotud herbivooriaalaste katsete läbiviimisel:

- 1) Ebapiisav *Glomeromycota* hõimkonna erinevate liikide esindatus herbivooriaalastes katsetes
- 2) Kallutatud positiivsetele tulemustele kindlate ja laialt kasutatavate liikide seas
- 3) Ebapiisav krohmseente koosluse tasemel käsitlus

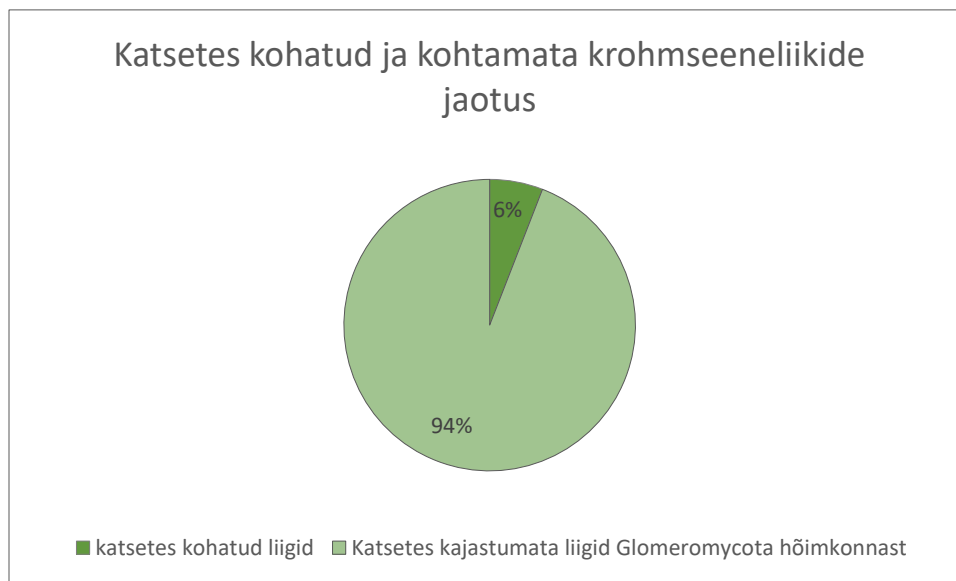
Käesoleva bakalaureusetöö empiiriliste andmete analüüsis on kasutatud 18 erinevat herbivooriaalast uurimust (lisa 1). Autor luges kokku erinevad krohmseente liigid, mis katsetes esinesid (k.a kommertssegude koosseisus) ning sai 17 erinevat liiki. Samuti esines kaks katset, kus kasutati kohalike koosluste krohmseeni, kuid koosluse liike ei määratud liigitasemeni või üldse. Illustreerimaks herbivooriaalastes uurimustes kasutatud vähest mitmekesisust krohmseeneliikide seas on loodud joonis 5, kus tuuakse välja herbivooriaalastes uurimustes kasutatud versus kirjeldatud krohmseeneliikide osakaalud. See tähendab, selgitati välja kui suure osakaalu moodustavad 17 uurimustes ette tulnud liiki 288- st kirjeldatud krohmseeneliikidest.

Selleks, et luua ülevaade tulemustest erinevate krohmseeneliikide kasutamisel, luges autor kokku millised liigid ja mitu korda viljelesid 18 uurimuse seast positiivseid, negatiivseid või tingimustest sõltuvaid tulemusi. Tingimustest sõltuvad tulemused sõltusid kas välistest tingimustest või katsealuse taime taksonist. Selles analüüsis, erinevalt eelnevast, ei arvestatud kommertssegude liigilise koosseisuga, vaid käsitleti neid ühe üksusena. See võib ka seletada tulemuste variatiivsust kommertssegude puhul. Segude puhul ei saa ka üksikuid liike isoleerida selgitamiseks konkreetse liigi mõju. Selline olukord aga ei olegi looduses sage, mistõttu ongi tõenäoliselt mõistlikum krohmseeni käsitleda ja uurimustes kasutada koosluse tasandil.

Töös kasutatavad empiirilised andmed on leitud kasutades otsingubaase Google Scholar ja Web of Science kasutades asjakohased võtmesõnu, sealhulgas *arbuscular mycorrhiza*, *constitutive defence*, *tolerance-based defence*, *herbivory*. Kuna võtmesõnadega otsingud ei viljelenud märkimisväärseid tulemusi empiiriliste andmete leidmisel, siis põhiliselt on andmed saadud valdkonna alastest ülevaateartiklitest toodud viidetest, millest esialgset paar artiklit on leitud märksõnade, sealhulgas taimeökoloogi nime *Adam Frew* kasutamise abil.

4.2.2. Analüüs

Esmalt on oluline välja tuua, et nagu eelmises peatükis mainitud, on krohmseeneliike kirjeldatud kokku 288 (Öpik & Davison, 2016: joonis 2 ja lisa 1), kuid vaid murdosa nendest on leidnud kasutust herbivooriaalastes uurimustes. Joonisel 5 illustreeritakse herbivooriaalastes katsetes kasutatud liikide osakaalu kõikidest *Glomeromycota* hõimkonna liikidest.



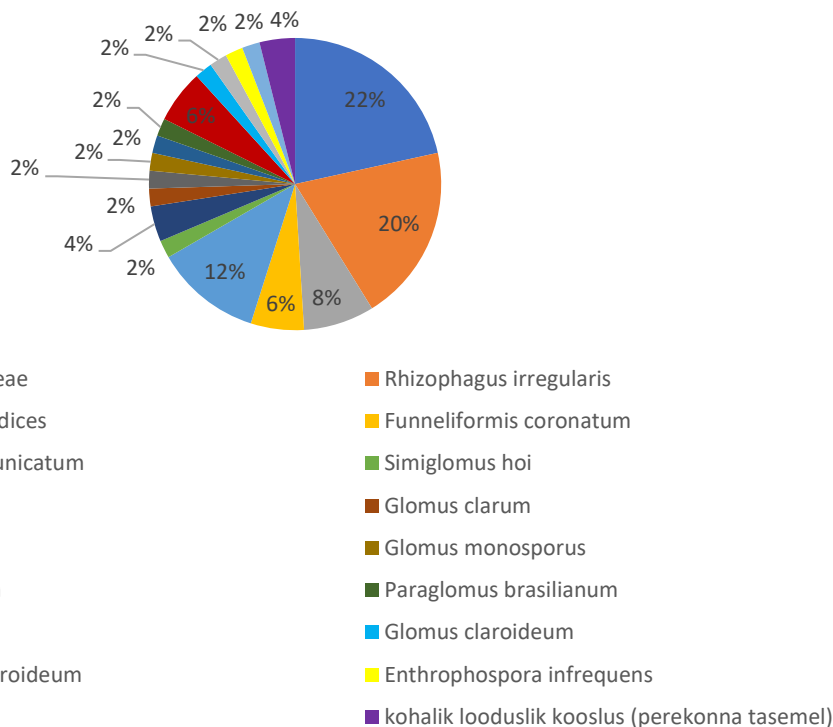
Joonis 5. Käesolevas töös käsitletud liigid moodustavad kogu *Glomeromycota* hõimkonna kirjeldatud liikidest 6%

Katsetes krohmseente ja taimede herbivooridega kasutatakse väga väikest osa kirjeldatud krohmseente liikidest ning tihti jäädakse uurimustes samade tuntud liikide juurde. Järelikult kui katsetes jääda vaid üksikute liikide juurde, siis on avastamata nii erinevate liikide kui kooluste potentsiaal taimede mõjutamisel nii liigi, kui koosluse tasandil. Liiga vähe on eksperimenteeritud

erinevate krohmseente liikidega ja uuritud erinevaid kooslusi. Kindlasti on alust arvata, et erinevates taimekooslustes on ka erinevad krohmseente kooslused, sest seda on tõestatud empiiriliselt (Frew, 2021; Frew & Wilson, 2021; Ng et al., 2022) ning samuti on teada, et krohmseened on olulised taimekoosluste mõjutajad (Powell & Rillig, 2018). See aga viitab, et erinevate taime ja krohmseene liikide ning kooslustega katsetades võib saada ka herbivooria aspektist väga erinevaid tulemusi kuna liigid interakteeruvad üksteisega erinevalt. Rakenduslikust aspektist tähendab see, et kui põllumehel on soov mõne kultuuri saagikuse tõstmiseks kasutada krohmseente kultuure, siis tasub valida liikide kooslus, mis sobib antud põllukooslusesse (Frew, 2021). Teisalt ei ole uute teadmiste saamine suurema hulga krohmseeneliikide kohta ka takistusteta ülesanne. Põhiliseks kitsaskohaks on tõenäoliselt raskused, mis on seotud sellega, et suuremat osa krohmseeneliike ei peeta laborites kultuuridena. Selle põhjuseks võivad omakorda olla raskused mitteruderaalsete seeneliikide kasvatamisega laboritingimustes. Samuti ka seetõttu, et mullaproovid, millest krohmseeneliike kultiveeritakse ei ole esinduslikud. Vaesunud kooslus võib omakorda tuleneda kas põllumajanduslikust tegevusest või on proovide kogumise protsess pärssinud mõne krohmseeneliigi idanemisvõimet (Fester & Sawers, 2011).

Joonisel 6 on on välja toodud 17 herbivooria ja krohmseentega käsitletud katsetes ette tulnud krohmseeneliiki. Iga krohmseeneliigi esinemissagedus töödes on välja toodud protsentuaalselt sektordiagrammis. Sisse on arvatud ka kommertssegudesse kuuluvad liigid. On näha, et enamasti kasutatakse liike *Funnneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis* ja *Claroideoglopus etunicatum*, millest viimase osakaal on tingitud laialdasest kasutusest kommertssegude koosseisus ning esimesi kasutatakse palju üksikult. Ülejäänud 17 liigist moodustavad igüks vaid 2-8% uurimustes kasutatud liikidest. See tähendab, et uurimused on hetkel kallutatud kindlate krohmseeneliikide uurimise suunas, kuid et arendada teadmisi erinevate krohmseeneliikide koos- ja üksikmõju kohta taime herbivooriakaitsele, peaks laiendama katsetes rakendatavate krohmseeneliikide diapasooni ning püüdma leida meetodeid, et tõhusamalt võimaldada ka mitteruderaalsete ja juurtes esinevate krohmseente kasutust.

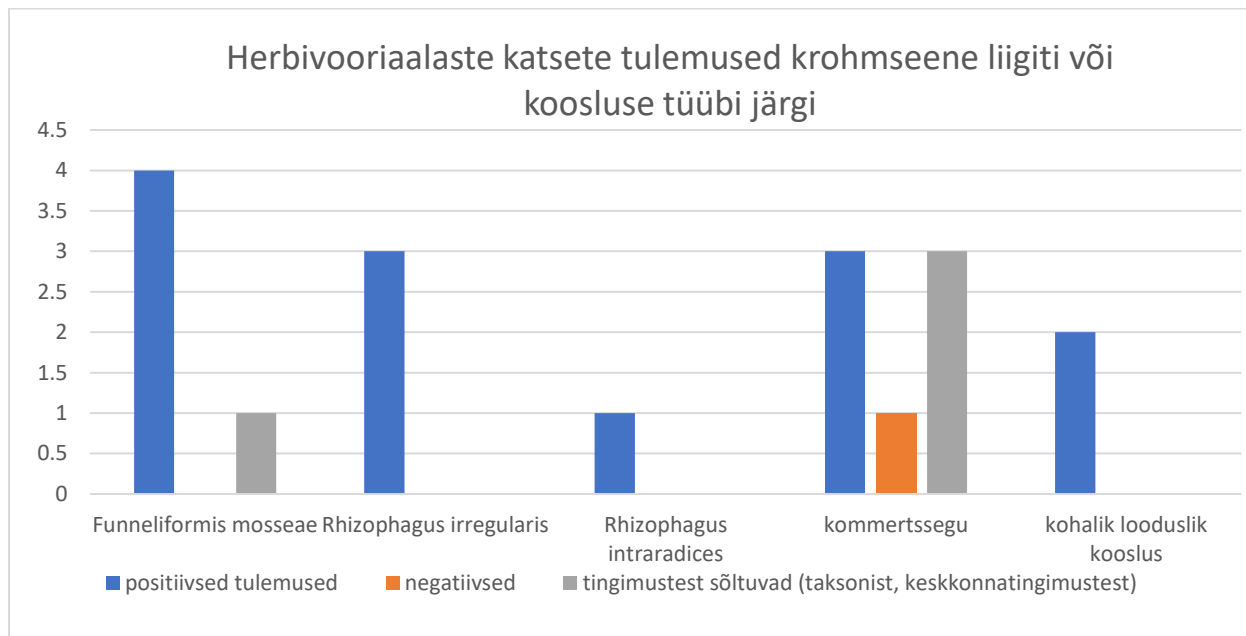
Katsetes kasutatud *Glomeromycota* hõimkonna liigid



Joonis 6. Joonisel on kujutatud kõik valimisse ette tulnud krohmseene liigid (kokku 17 erinevat liiki). Antud diagrammis on eraldi võetud ka segudes esinevad liigid. On näha, et kõige rohkem kiputakse kasutama liike *Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis* ja *Rhizophagus intraradices*. Need liigid on ka üksikult kasutatuna andnud kõige rohkem positiivseid tulemusi

Veel tasub välja tuua, et herbivooriaalsetes uurimustes saadakse ainult positiivseid tulemusi vaid väga väheste liikidega. Jooniselt 7 võib näha, et krohmseentega seotud herbivooriaalsetes uurimustes saadakse taime seisukohast ainult positiivseid tulemusi põhiliselt liikidega *Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis* ja *Rhizophagus intraradices*. Kusjuures *Rhizophagus irregularis* on kõige edukamalt laboritingimustes kultiveeritav krohmseeneliik (Basiru et al., 2020). Need kolm liiki on ka ainukesed liigid, keda antud uurimuste valimis üksikuna kasutati ning kõik teised liigid kajastuvad vaid kommertssegude näol, s.t kuuluvad ühte koosseisu teiste krohmseeneliikidega. Tõenäoliselt ka sel põhjusel leidub kõige rohkem tingimustest sõltuvaid tulemusi just segude puhul: erinevate krohmseente koosmõju võib töötada

väga erinevalt. Huvitaval kombel võib kohalike koosluste puhul näha vaid positiivseid tulemusi. Need on saadud mõlemas koosluse tasemel katses, mis valimisse on võetud, ning annavad ka ajendi herbivooriaalastes katsetes krohmseente uurimiseks just koosluse tasandil. On ka tõenäoline, et samade liikide juurde jäädaksegi just seetõttu, et nende puhul on täheldatud kõige rohkem positiivseid tulemusi, kuid üldiselt julgustatakse siiski katsetama rohkem krohmseente kooslustega ja kommertssegudega (Ng et al., 2022).



Joonis 7. Erinevad krohmseente liikidega katsetades võib saada erinevaid tulemusi.

Kokkuvõte

Krohmseened on mulla mikroorganismid, kes moodustavad sümbioosi teadaolevalt üle 80% maismaa taimeliikidega. Sümbioos on kohastumuslik nii taime kui krohmseene seisukohast, sest üldtõe kohaselt võimaldab seenpartner taimel mullast hõlpsamini omastada vett ning mineraalaineid ja taim pakub krohmseenest partnerile orgaanilist süsinikku. Samuti suurendavad krohmseened taimede vastupidavust abiootilisele (nt põud, soolsus) ja biootilisele (nt herbivooria) stressile. Herbivoorial oli käesolevas töös põhifookus. Antud töö eesmärgiks oli käsitleda taimede sümbioosi krohmseentega taimekaitse aspektist. See tähendab, et loodi ülevaade taimede herbivooriavastastest kaitsemehhanismidest ning krohmseente ja taime vahelise sümbioosi mõjust nendele kaitsemehhanismidele. Samuti oli eesmärgiks luua ülevaade olemasolevast olukorrast krohmseente ja herbivooriaga seotud uurimustes: tuua välja seni esinenud kitsaskohad ja väljakutsed herbivooriaalaste uurimuste läbiviimisel ning samuti märkida, kuidas olemasolevate teadmiste põhjal herbivooriat ja krohmseeni käsitleva teadusega edasi minna.

Kasutatud kirjanduse põhjal on töö käigus jõutud järeldustele, et krohmseened mõjutavad sümbioosi kaudu taimede kohastumusi herbivooriale erinevatel viisidel ning mõju taimele võib sõltuda paljudest erinevatest faktoritest nagu mulla fosforisisaldus, taimeliik, seenliik, taime ründava herbivoori liik ja viimase toitumistüüp. Kuid vaatamata sellele, et krohmseente mõju taimede herbivooriavastasele kaitsele sõltub erinevatest asjaoludest, on siiski oluline märkida, et krohmseentel on suur potentsiaal taimede herbivooriavastase kaitse suurendamises. Mehhanistlikust seisukohast võivad krohmseened seda teha erinevatel viisidel: 1) suurendades lämmastiku ja fosfori kättesaadavust seeläbi varustades taimi ressurssidega herbivooriast taastumiseks, 2) aktiveerides heivooride kohaolul läbi jasmoonhappe herbivooriavastaste kaitseühendite akumulatsiooni või emissiooni (VOC-ide näol), 3) suurendades herbivooriavastaste kaitseühendite akumulatsiooni püsivalt, ka herbivooride puudumisel läbi jasmoonhappe regulatsiooni, 4) läbi jasmoonhappe- ja geeniregulatsiooni suurendades trihoomide arvu taimelehtedel ning taimede lehtede sitkust.

Selleks, et krohmseente potentsiaali taimekaitses maksimaalselt rakendada, tuleb täita mõni infolünk herbivooriaalastes uurimustes: 1) tuleb hakata eksperimenteerima suurema hulga

erinevate krohmseeneliikidega, et laiendada teadmisi liigispetsiifiliste mõjude koha pealt. Et see oleks võimalik, tuleks mõelda ka krohmseente kultiveerimis- ja proovikogumismetoodika peale; 2) tuleks, erinevalt praegusest, asetada rõhk looduslike krohmseente ja taimekoosluste vahelisele interaktsioonile selleks, et süvendada arusaama sellest, kuidas krohmseente ja taimekoosluste liigiline mitmekesisus vastakuti teineteist mõjutavad. Hetkeseisus kasutatakse uurimustes valdavalt kas kindlaid krohmseeneliike (*Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis*, *R.intrradices*) või saadaval olevaid kommertssegusid, mille kvaliteet ja krohmseeneliikide vaheline koosmõju on ebaselge (Vosátka et al., 2012).

Summary

Arbuscular mycorrhizal fungi are soil microorganisms that form a symbiosis with over 80% of terrestrial plant species. The symbiosis is adaptive from both the plants' and fungi's perspective because the fungal partner enables the plant to assimilate minerals and water and the plant provides the fungal partner with organic carbon. The symbiosis is also known to improve plants' resistance to abiotic (e.g. drought, salinity) and biotic (e.g. herbivory) stress; the latter of which is what this work is focused on. The aim of this work was to do research into the plant-fungal symbiosis from a plant resistance perspective by reviewing articles on antiherbivore defence mechanisms and the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on these mechanisms. Another goal was to give an overview of the current situation in herbivore-arbuscular mycorrhiza research by highlighting the bottlenecks and challenges of the field and providing suggestions for filling existing knowledge gaps.

Based on the reviewed literature, the author has come to the conclusion that arbuscular mycorrhizal fungi affect plants' adaptations to herbivory through the symbiosis in many different ways and the effects of the interaction depend on several factors such as phosphorus content of the soil, the plant species, fungal species or herbivore species and its feeding mode. Despite these varying effects, what is important to note is that arbuscular mycorrhizal fungi have potential in improving plant defence against herbivores. The fungi can do this through several mechanisms: 1) by increasing the accessibility of phosphorus and nitrogen to the plant and thus providing plants with resources to recover from herbivore attack, 2) by activating the accumulation or emission (VOC-s) of antiherbivore defence compounds through the Jasmonic acid pathway during herbivore attack, 3) by constitutively increasing the accumulation of defence compounds, even with no herbivore present, 4) by increasing trichome density and leaf toughness through upregulation of jasmonic acid and trichome-associated genes

To make most efficient use of the potential of arbuscular mycorrhiza, some knowledge gaps need to be filled in the field of arbuscular mycorrhizal and herbivory research. These include: 1) the need to diversify the species currently used in mycorrhiza-herbivore related research in order to expand our knowledge of species specific interactions. To do this, it's important to consider the arbuscular mycorrhizal fungi collection and cultivation methodology; 2) more focus needs to be

applied on investigating plant-fungal interactions on the community level in order to have a better understanding of how plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities interact with and influence each other. Currently scientists are using a handful of fungal species in experiments (*Rhizophagus irregularis*, *Funneliformis mosseae*, *R.intraradices*) or available commercial inoculants, the quality of which can vary and is uncertain (Vosátka et al., 2012).

Tänuavaldused

Suur aitäh juhendajale Kadri Kooremile, kes aitas lõputöö teema valikul, andis suuna töö kirjutamisele kui jäin toppama ning andis tööle jooksvalt põhjalikku tagasisidet. Aitäh juhendajale Mari Moorale, kes aitas jõuda teemani ja andis samuti tagasisidet tööle. Mul on ka hea meel, et juhendajad andsid töö lõpufaasis koostöös tagasisidet. Tänan ka oma kursusekaaslast Tiina Jäätsi, kes leidis aega töö esimest poolt üle vaadata ning andis oma vaatenurga tööst.

Kasutatud kirjandus

- A. Hussein, R., & A. El-Anssary, A. (2019). Plants Secondary Metabolites: The Key Drivers of the Pharmacological Actions of Medicinal Plants. In P. F. Builders (Ed.), *Herbal Medicine*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.76139>
- Agrawal, A. A., & Weber, M. G. (2015). On the study of plant defence and herbivory using comparative approaches: How important are secondary plant compounds. *Ecology Letters*, 18(10), 985–991. <https://doi.org/10.1111/ele.12482>
- Aljbory, Z., & Chen, M.-S. (2018). Indirect plant defense against insect herbivores: A review: Indirect plant defense against insects. *Insect Science*, 25(1), 2–23. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12436>
- Andrade, S. A. L., Malik, S., Sawaya, A. C. H. F., Bottcher, A., & Mazzafera, P. (2013). Association with arbuscular mycorrhizal fungi influences alkaloid synthesis and accumulation in *Catharanthus roseus* and *Nicotiana tabacum* plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(3), 867–880. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1130-8>
- Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T., Dewhurst, S. Y., Pickett, J. A., & Johnson, D. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi and aphids interact by changing host plant quality and volatile emission. *Functional Ecology*, 28(2), 375–385. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12181>
- Basiru, S., Mwanza, H. P., & Hijri, M. (2020). Analysis of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Inoculant Benchmarks. *Microorganisms*, 9(1), 81. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9010081>

- Block, A., Christensen, S. A., Hunter, C. T., & Alborn, H. T. (2018). Herbivore-derived fatty-acid amides elicit reactive oxygen species burst in plants. *Journal of Experimental Botany*, *69*(5), 1235–1245. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx449>
- Bonfante, P., & Genre, A. (2015). Arbuscular mycorrhizal dialogues: Do you speak ‘plantish’ or ‘fungish’? *Trends in Plant Science*, *20*(3), 150–154. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.12.002>
- Cavagnaro, R. A., Oyarzabal, M., Oesterheld, M., & Grimoldi, A. A. (2021). Species-specific trade-offs between regrowth and mycorrhizas in the face of defoliation and phosphorus addition. *Fungal Ecology*, *51*, 101058. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2021.101058>
- de Lazzari Almeida, C., Sawaya, A. C. H. F., & de Andrade, S. A. L. (2018). Mycorrhizal influence on the growth and bioactive compounds composition of two medicinal plants: *Mikania glomerata* Spreng. and *Mikania laevigata* Sch. Bip. ex Baker (Asteraceae). *Brazilian Journal of Botany*, *41*(1), 233–240. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0436-6>
- Dowarah, B., Gill, S. S., & Agarwala, N. (2021). Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Conferring Tolerance to Biotic Stresses in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10392-5>
- Eftekhari, M., Alizadeh, M., & Ebrahimi, P. (2012). Evaluation of the total phenolics and quercetin content of foliage in mycorrhizal grape (*Vitis vinifera* L.) varieties and effect of postharvest drying on quercetin yield. *Industrial Crops and Products*, *38*, 160–165. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.01.022>
- Fester, T., & Sawers, R. (2011). Progress and Challenges in Agricultural Applications of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *30*(5), 459–470. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.605741>

- Frew, A. (2021). Contrasting effects of commercial and native arbuscular mycorrhizal fungal inoculants on plant biomass allocation, nutrients, and phenolics. *PLANTS, PEOPLE, PLANET*, 3(5), 536–540. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10128>
- Frew, A., Antunes, P. M., Cameron, D. D., Hartley, S. E., Johnson, S. N., Rillig, M. C., & Bennett, A. E. (2021). Plant herbivore protection by arbuscular mycorrhizas: A role for fungal diversity? *New Phytologist*, nph.17781. <https://doi.org/10.1111/nph.17781>
- Frew, A., Powell, J. R., & Johnson, S. N. (2020). Aboveground resource allocation in response to root herbivory as affected by the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 447(1–2), 463–473. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04399-x>
- Frew, A., & Wilson, B. A. L. (2021). Different mycorrhizal fungal communities differentially affect plant phenolic-based resistance to insect herbivory. *Rhizosphere*, 19, 100365. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100365>
- Gerz, M., Bueno, C. G., Zobel, M., & Moora, M. (2016). Plant community mycorrhization in temperate forests and grasslands: Relations with edaphic properties and plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 27(1), 89–99. <https://doi.org/10.1111/jvs.12338>
- Guerrieri, E., & Digilio, M. C. (2008). Aphid-plant interactions: A review. *Journal of Plant Interactions*, 3(4), 223–232. <https://doi.org/10.1080/17429140802567173>
- Gutjahr, C., & Parniske, M. (2013). Cell and Developmental Biology of Arbuscular Mycorrhiza Symbiosis. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 29(1), 593–617. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101512-122413>
- Hartley, S. E., & Gange, A. C. (2009). Impacts of Plant Symbiotic Fungi on Insect Herbivores: Mutualism in a Multitrophic Context. *Annual Review of Entomology*, 54(1), 323–342. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.54.110807.090614>

- Hause, B., Maier, W., Miersch, O., Kramell, R., & Strack, D. (2002). Induction of Jasmonate Biosynthesis in Arbuscular Mycorrhizal Barley Roots. *Plant Physiology*, *130*(3), 1213–1220. <https://doi.org/10.1104/pp.006007>
- Hause, B., Mrosk, C., Isayenkov, S., & Strack, D. (2007). Jasmonates in arbuscular mycorrhizal interactions. *Phytochemistry*, *68*(1), 101–110. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.09.025>
- Heinen, R., Biere, A., Harvey, J. A., & Bezemer, T. M. (2018). Effects of Soil Organisms on Aboveground Plant-Insect Interactions in the Field: Patterns, Mechanisms and the Role of Methodology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *6*, 106. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00106>
- Hill, E. M., Robinson, L. A., Abdul-Sada, A., Vanbergen, A. J., Hodge, A., & Hartley, S. E. (2018). Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Plant Chemical Defence: Effects of Colonisation on Aboveground and Belowground Metabolomes. *Journal of Chemical Ecology*, *44*(2), 198–208. <https://doi.org/10.1007/s10886-017-0921-1>
- Ims, R. A., Henden, J.-A., Thingnes, A. V., & Killengreen, S. T. (2013). Indirect food web interactions mediated by predator–rodent dynamics: Relative roles of lemmings and voles. *Biology Letters*, *9*(6), 20130802. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0802>
- Jung, S. C., Martinez-Medina, A., Lopez-Raez, J. A., & Pozo, M. J. (2012). Mycorrhiza-Induced Resistance and Priming of Plant Defenses. *Journal of Chemical Ecology*, *38*(6), 651–664. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0134-6>
- Kamel, L., Keller-Pearson, M., Roux, C., & Ané, J. (2017). Biology and evolution of arbuscular mycorrhizal symbiosis in the light of genomics. *New Phytologist*, *213*(2), 531–536. <https://doi.org/10.1111/nph.14263>

- Kergoat, G. J., Meseguer, A. S., & Jousselin, E. (2017). Evolution of Plant–Insect Interactions. In *Advances in Botanical Research* (Vol. 81, pp. 25–53). Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.09.005>
- Koricheva, J., Gange, A. C., & Jones, T. (2009). Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: A meta-analysis. *Ecology*, *90*(8), 2088–2097. <https://doi.org/10.1890/08-1555.1>
- Leon-Morcillo, R. J., Angel, J., Martin-Rodriguez, Vierheilig, H., Ocampo, J. A., & Garcia-Garrido, J. M. (2012). Late activation of the 9-oxylipin pathway during arbuscular mycorrhiza formation in tomato and its regulation by jasmonate signalling. *Journal of Experimental Botany*, *63*(10), 3545–3558. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers010>
- López-Ráez, J. A., Verhage, A., Fernández, I., García, J. M., Azcón-Aguilar, C., Flors, V., & Pozo, M. J. (2010). Hormonal and transcriptional profiles highlight common and differential host responses to arbuscular mycorrhizal fungi and the regulation of the oxylipin pathway. *Journal of Experimental Botany*, *61*(10), 2589–2601.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq089>
- Malik, R. J., Ali, J. G., & Bever, J. D. (2018). Mycorrhizal composition influences plant anatomical defense and impacts herbivore growth and survival in a life-stage dependent manner. *Pedobiologia*, *66*, 29–35. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.12.004>
- Martin, B. D., & Schwab, E. (2012). Current Usage of Symbiosis and Associated Terminology. *International Journal of Biology*, *5*(1), p32. <https://doi.org/10.5539/ijb.v5n1p32>
- Meier, A. R., & Hunter, M. D. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi mediate herbivore-induction of plant defenses differently above and belowground. *Oikos*, *127*(12), 1759–1775. <https://doi.org/10.1111/oik.05402>

- Meier, A. R., & Hunter, M. D. (2019). Mycorrhizae Alter Constitutive and Herbivore-Induced Volatile Emissions by Milkweeds. *Journal of Chemical Ecology*, *45*(7), 610–625.
<https://doi.org/10.1007/s10886-019-01080-6>
- Mertens, D., Fernández de Bobadilla, M., Rusman, Q., Bloem, J., Douma, J. C., & Poelman, E. H. (2021). Plant defence to sequential attack is adapted to prevalent herbivores. *Nature Plants*, *7*(10), 1347–1353. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00999-7>
- Moora, M. (2014). Mycorrhizal traits and plant communities: Perspectives for integration. *Journal of Vegetation Science*, *25*(5), 1126–1132. <https://doi.org/10.1111/jvs.12177>
- Ng, A., Wilson, B. A. L., & Frew, A. (2022). *Belowground plant responses to root herbivory depend on the composition and structure of their root-colonising arbuscular mycorrhizal fungi* [Preprint]. *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2022.02.28.480478>
- Ninkovic, V., Glinwood, R., Ünlü, A. G., Ganji, S., & Unelius, C. R. (2021). Effects of Methyl Salicylate on Host Plant Acceptance and Feeding by the Aphid *Rhopalosiphum padi*. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 710268. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.710268>
- Öpik, M., & Davison, J. (2016). Uniting species- and community-oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. *Fungal Ecology*, *24*, 106–113.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.07.005>
- Öpik, M., Davison, J., Moora, M., & Zobel, M. (2014). DNA-based detection and identification of Glomeromycota: The virtual taxonomy of environmental sequences. *Botany*, *92*(2), 135–147. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0110>
- Pankoke, H., Gehring, R., & Müller, C. (2015). Impact of the dual defence system of *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) on performance, nutrient utilisation and feeding choice

- behaviour of *Amata mogadorensis* larvae (Lepidoptera, Erebidae). *Journal of Insect Physiology*, 82, 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.08.006>
- Powell, J. R., & Rillig, M. C. (2018). Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *New Phytologist*, 220(4), 1059–1075. <https://doi.org/10.1111/nph.15119>
- Pozo, M. J., Jung, S. C., López-Ráez, J. A., & Azcón-Aguilar, C. (2010). Impact of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis on Plant Response to Biotic Stress: The Role of Plant Defence Mechanisms. In H. Koltai & Y. Kapulnik (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function* (pp. 193–207). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9489-6_9
- Rashid War, A., Kumar Taggar, G., Hussain, B., Sachdeva Taggar, M., Nair, R. M., & Sharma, H. C. (2018). Plant Defense Against Herbivory and Insect Adaptations. *AoB PLANTS*. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply037>
- Rivero, J., Lidoy, J., Llopis-Giménez, Á., Herrero, S., Flors, V., & Pozo, M. J. (2021). Mycorrhizal symbiosis primes the accumulation of antiherbivore compounds and enhances herbivore mortality in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 72(13), 5038–5050. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab171>
- Salvioli di Fossalunga, A., & Novero, M. (2019). To trade in the field: The molecular determinants of arbuscular mycorrhiza nutrient exchange. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 6(1), 12. <https://doi.org/10.1186/s40538-019-0150-7>
- Sarmiento-López, L. G., López-Meyer, M., Sepúlveda-Jiménez, G., Cárdenas, L., & Rodríguez-Monroy, M. (2021). Arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Stevia rebaudiana* increases

- trichome development, flavonoid and phenolic compound accumulation. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 31, 101889. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2020.101889>
- Schausberger, P., Peneder, S., Jürschik, S., & Hoffmann, D. (2012). Mycorrhiza changes plant volatiles to attract spider mite enemies: Adaptive indirect below- and above-ground interaction. *Functional Ecology*, 26(2), 441–449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01947.x>
- Schultz, J. C., Appel, H. M., Ferrieri, A. P., & Arnold, T. M. (2013). Flexible resource allocation during plant defense responses. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00324>
- Schweiger, R., & Müller, C. (2015). Leaf metabolome in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 26, 120–126. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.06.009>
- Smith & Read. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*.
- Smith, S. E., & Smith, F. A. (2011). Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Nutrition and Growth: New Paradigms from Cellular to Ecosystem Scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62(1), 227–250. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846>
- Song, Y., Wang, M., Zeng, R., Groten, K., & Baldwin, I. T. (2019). Priming and filtering of antiherbivore defences among *NICOTIANA ATTENUATA* plants connected by mycorrhizal networks. *Plant, Cell & Environment*, 42(11), 2945–2961. <https://doi.org/10.1111/pce.13626>
- Song, Y. Y., Ye, M., Li, C. Y., Wang, R. L., Wei, X. C., Luo, S. M., & Zeng, R. S. (2013). Priming of Anti-Herbivore Defense in Tomato by Arbuscular Mycorrhizal Fungus and Involvement of the Jasmonate Pathway. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7), 1036–1044. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0312-1>

- Staver, A. C., Abraham, J. O., Hempson, G. P., Karp, A. T., & Faith, J. T. (2021). The past, present, and future of herbivore impacts on savanna vegetation. *Journal of Ecology*, *109*(8), 2804–2822. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13685>
- Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*(5), 179–185. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6)
- Sýkorová, Z., Ineichen, K., Wiemken, A., & Redecker, D. (2007). The cultivation bias: Different communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in roots from the field, from bait plants transplanted to the field, and from a greenhouse trap experiment. *Mycorrhiza*, *18*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0147-0>
- Tao, L., Ahmad, A., Roode, J. C., & Hunter, M. D. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi affect plant tolerance and chemical defences to herbivory through different mechanisms. *Journal of Ecology*, *104*(2), 561–571. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12535>
- Thokchom, S. D., Gupta, S., & Kapoor, R. (2020). Arbuscular mycorrhiza augments essential oil composition and antioxidant properties of *Ocimum tenuiflorum* L. – A popular green tea additive. *Industrial Crops and Products*, *153*, 112418. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112418>
- Tomczak, V. V., Schweiger, R., & Müller, C. (2016). Effects of Arbuscular Mycorrhiza on Plant Chemistry and the Development and Behavior of a Generalist Herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, *42*(12), 1247–1258. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0785-9>
- Van der Putten, W. H., Vet, L. E. M., Harvey, J. A., & Wäckers, F. L. (2001). Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their

antagonists. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(10), 547–554.

[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02265-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02265-0)

Vannette, R. L., Hunter, M. D., & Rasmann, S. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi alter above- and below-ground chemical defense expression differentially among *Asclepias* species. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00361>

Vosátka, M., Látr, A., Gianinazzi, S., & Albrechtová, J. (2012). Development of arbuscular mycorrhizal biotechnology and industry: Current achievements and bottlenecks. *Symbiosis*, 58(1–3), 29–37. <https://doi.org/10.1007/s13199-012-0208-9>

War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H. C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306–1320. <https://doi.org/10.4161/psb.21663>

Lisad

Lisa 1. Käesolevas töös kasutatud empiirilised andmed

Autorid, aasta	kaitsemehhanismi tüüp	krohmseente liigid	taimeliik	herbivoori liik	tulemus/mõju taimele
Frew et al. 2020	sallivus	kommertssegu (Claroideogloomus etunicatum, Funneliformis coronatum, F. mosseae ja Rhizophagus irregularis)	Suhkruroog (Saccharum spp. Hübriid)	Dermolepida albohirtum (juurtest toituva mardika vastne)	positiivne
Cavagnaro et al. 2021	sallivus	kommertssegu (liigiline koosseis: <i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Simiglomus hoi</i> , <i>Funneliformis mosseae</i>)	võrreldi taimi <i>Agropyron elongatum</i> ja <i>Brachiaria brizantha</i>	puudub; toimus herbivooria matkimine	sõltus fosfori kättesaadavusest ja taimeliigist
Rivero et al. 2021	esile kutsutud	<i>Funneliformis mosseae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i> , sort "Moneymaker"	<i>Spodoptera exigua</i> (lehtedest toituv ööliblikas)	positiivne, eriti tõhus lokaalses kaitsevastuses
Song et al. 2013	esile kutsutud	<i>Glomus mosseae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i> Mill.	<i>Helicoverpa arimigera</i> (liblikaröövik)	positiivne
Meier & Hunter 2019	esile kutsutud(V OC)	kommertssegu (liigiline koosseis: <i>Rhizophagus intraradices</i> , <i>Funneliformis</i>	<i>Asclepias incarnata</i> ja <i>A. curassavica</i>	<i>Aphis nerii</i>	taimeliigi spetsiifiline

		<i>mosseae, Glomus aggregatum, Claroideoglomus etunicatum</i>)			
Babikova et al. 2014	indutseeritud (VOC)	kommertssegu (<i>Glomus aggregatum, G. clarum, G. deserticola, G. monosporus, G. mosseae, Rhizophagus irregularis</i> (syn. <i>Glomus intraradices</i>), <i>Gigaspora margarita</i> and <i>Paraglomus brasilianum, G. etunicatum, G. claroideum, G. mosseae, Rhizophagus irregularis</i>)	<i>Vicia faba</i>	<i>Acyrtosiphon pisum L</i>	negatiivne (taim muutus herbivooridele atraktiivsemaks)
Vannette et al. 2013	püsiv	kommertssegu (<i>Rhizophagus intraradices, Funneliformis mosseae, G. aggregatum, Claroideoglomus etunicatum</i>)	8 <i>Asclepia</i> perekonna liiki	puudub	erines liigiti ja taimeosati
Hill et al. 2018	konstitutiivne	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Senecio jacobaea</i>	puudub	positiivne

Tomczak et al. 2016	konstitutiivne	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Plantago major	<i>Mamestra brassicae</i> (öölibilkas)	positiivne
Andrade et al. 2012	konstitutiivne	<i>Glomus etunicatum</i> ja <i>Glomus intraradices</i>	<i>Catharanthus roseus</i> ja <i>Nicotiana tabacum</i>	puudub	positiivne
Thokchom 2020	konstitutiivne	<i>Rhizophagus intraradices</i>	<i>Ocimum tenuiflorum</i>	puudub	positiivne
Sarmiento-Lopez 2021	mehhaaniline	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Stevia rebaudiana</i>	puudub	positiivne
Frew 2018	sallivus	erinevatest perekondadest, sealhulgas <i>Glomus</i>	<i>Sorghum bicolor</i>	Dermolepida albohirtum (juureherbivoor, mardikavastne)	positiivne põllu ja sööti jäetud põllupuhul
Frew & Wilson 2021	püsiv	neli erinevat mulda: 1)ainult <i>rhizophagus irregularis</i> , 2) ilma lisatud krohmseenteta, 3)neli kommertsinokulumi liiki: <i>Claroideoglomus etunicatum</i> , <i>Funneliformis coronatum</i> , <i>F. mosseae</i> , <i>R. irregularis</i> ja 4) kohaliku koosluse (põld) krohmseente kooslus, kus	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Helicoverpa punctigera</i> (generalist)	fenoolide sisaldus suurenes kõige rohkem kohaliku kooslusega töödeldud taimedes, aga peaagu sama palju suurenes ka nelja kommertsinokulandi liigiga

		visuaalsel hindamisel esines viis krohmseente morfotüüpi			
Meier & Hunter 2018	mehhaaniline, esile kutsutud ja püsiv	kommertssegu, mille sekveneerimisel selgus, et vaid <i>Funneliformis mosseae</i>	neli <i>Asclepias</i> perekonna esindajat: <i>Asclepias curassavica</i> , <i>A. latifolia</i> , <i>A. syriaca</i> , <i>A. incarnata</i>	2 herbivoori liiki: <i>aphis nerii</i> , <i>Danaus plexippus</i>	lehe sitkusele positiivne, kaitsekeemiale positiivne. Teistalt krohmseente suurema kolonisatsiooniga suurendas rohkem lehetäisiid. Lehetäid surusida alla kardenoliidide tootmist

Frew 2020	sallivus ja püsiv	<i>Hordeum vulgare</i> , <i>Sorghum bicolor</i>	kolm erinevat kohtlust: 1) ainult <i>Rhizophagus irregularis</i> ; 2) neli liiki kommertinokulumist: <i>Claroideoglomerum etunicatum</i> , <i>Funneliformis coronatum</i> , <i>F. mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i> ; 3) kohalik kooslus	puudub	Üldiselt positiivne aga ka liigispetsiifiline: <i>Hordeum vulgare</i> puhul toimus kõige paremini segu, <i>Sorghum bicolori</i> puhul mõjusid krohmseedid igal juhul positiivselt sõltumata liigilisest koosseisust
Malik et al. 2018	mehhaaniline,	<i>Solanum lycopersicum</i>	neli erinevat seeneliiki: <i>Entrophospora infrequens</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Claroideoglomerum claroideum</i> , <i>Racocetra fulgida</i> .	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	negatiivne: vähenes mardika suremus ja trihhoomide arv taimel, herbivooria intensiivistus. Suurim mõju liigil <i>Claroideoglomerum claroideum</i>
Schausberger et al. 2011	kaudne esile kutsutud (VOC-id)	<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>Glomus mosseae</i>	<i>Tetranychus urticae</i> , looduslik vaenlane on	positiivne, sest suuremas atraktiivsuses looduslikele vaenlastele

				<i>Phytoseiulus persimilis</i>	
--	--	--	--	------------------------------------	--

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Merlyn Leigh Dunderdale,

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

“Krohmseente roll taimede ja herbivooride vahelistes suhetes“,

mille juhendajad on Kadri Koorem ja Mari Moora,

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.

Merlyn Leigh Dunderdale

26.05.2022