

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
Taimeökoloogia õppetool

Kaia Solnik

Arbuskulaarset mükoriisat soodustavad põllumajandusviisid

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendaja: PhD Inga Hiiesalu

Tartu 2020

Arbuskulaarsed mükoriisid soodustavad põllumajandusviisid

Lühikokkuvõte:

Käesolev töö annab referatiivse ülevaate arbuskulaarse mükoriisa mõjust põllukultuuride kasvule ja kohasusele ning põllumajanduspraktikate mõjust arbuskulaarse mükoriisa moodustumisele. Eesmärgiks on leida viise jätkusuutlikumaks majandamiseks ning saagikuse tõstmiseks.

Võtmesõnad:

arbuskulaarne mükoriisa, põllumajandus, mahepõllumajandus, jätkusuutlikkus

CERCS:

B270 Taimeökoloogia

Abstract:

This thesis gives overview of the impact of arbuscular mycorrhiza on crop plants and impact of agricultural practises on arbuscular mycorrhiza. The aim is to find ways for sustainable agriculture and enhanced crop yield.

Keywords:

arbuscular mycorrhiza, agriculture, organic farming, sustainability

CERCS:

B270 Plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus.....	4
1. Arbuskulaarne mükoriisa.....	5
1.2 AM morfoloogia ja paljunemine.....	6
1.3 AM peremeestaimed.....	7
2. AM olulisus põllumajanduses.....	9
2.1 Mõju põllukultuuride toitainete omastamisele ja saagikusele.....	9
2.2 Kasu biotiliste stressoritega toimetulekul.....	10
2.2.1 Nematoodid.....	10
2.3 Kasu abiotiliste stressoritega toimetulekul.....	11
2.4 Mõju mulla struktuurile ja erosioonikindlusele.....	11
3. Arbuskulaarsed mükoriisid kahjustavad ja soodustavad põllumajanduspraktikad.....	12
3.1 Kündmine.....	12
3.2 Väetamine.....	13
3.2.1 Mineraalväetis.....	13
3.2.2 Orgaaniline väetis.....	14
3.2.3 Haljasväetis.....	14
3.3 Taimekaitsevahendite kasutamine.....	15
3.4 Külvikord.....	15
3.5 Vahekultuurid.....	16
3.6 Mükoriisaseente inokulumid.....	17
4.2.1 Kohalikult kasvatatud inokulum.....	17
Kokkuvõte.....	19
Summary.....	20
Tänuavaldused.....	21
Kasutatud kirjandus.....	22

Sissejuhatus

Tänu põllumajandusele on meil toit laual, riided seljas ja me ei pea igapäevaselt toidukasvatamisega tegelema. Ometi käib põllumajanduse intensiivistumisega kaasas ka arvestatav koormus looduslikele ökosüsteemidele. Majandamiskoormuse ja kliima muutuste tõttu degradeeruvad põllumaad, samas kui toidunõudlus suureneb koos kasvava populatsiooniga. Seega on vaja leida alternatiive, mis parandaks põllumuldade kvaliteeti ning kultuurtaimede kasvu ja saagikust muutuvates keskkonnatingimustes. Arbuskulaarsel mükoriisal (AM) võib uudsete põllumajandusstrateegiate loomisel olla võtmeroll (Gianinazzi *et al.*, 2010). AM on taime ja krohmseente vaheline vastastikku kasulik e sümbiootiline kooseluvorm, mis on laialdaselt levinud, lausa 80% maismaataimedest on seotud krohmseentega (Smith & Read, 2008). See on ka põllumajanduses oluline, kuna enamik põllukultuure on just AM seentega sümbioosis. On leitud, et AM suurendab saagikust ja saagi kvaliteeti, parandab mulla omadusi ning vähendab vajadust keemiliste sisendite jaoks, kuid neid mõjusid ei pruugi alati ilmned, või ei ole nad positiivsed (Ryan & Graham, 2018; Zhang *et al.*, 2018). Näiteks on majandatavates muldades kündmise ja väetamise tõttu krohmseente arvukus väiksem kui looduslikes muldades (Moora *et al.*, 2014) ja seetõttu on taimede toitainete omastamine väiksem ning taimed vajavad kasvuks rohkem väetisi.

Käesolev referatiivne töö keskendub arbuskulaarse mükoriisa võimalikule kasulikkusele põllumajanduses ning sümbioosi soodustavatele põllumajandusviisidele. Töö eesmärk on kirjanduse põhjal välja selgitada laialt levinud põllumajanduspraktikate, nagu näiteks kündmine ja väetamine, mõju krohmseente arvukusele, tuues välja arbuskulaarset mükoriisat soodustavaid praktikaid. Ühtlasi toob antud töö välja perspektiivi arbuskulaarse mükoriisa abil toidu kvaliteeti ja hulka tõsta ning põllumajandusest tingitud keskkonnaprobleeme vähendada.

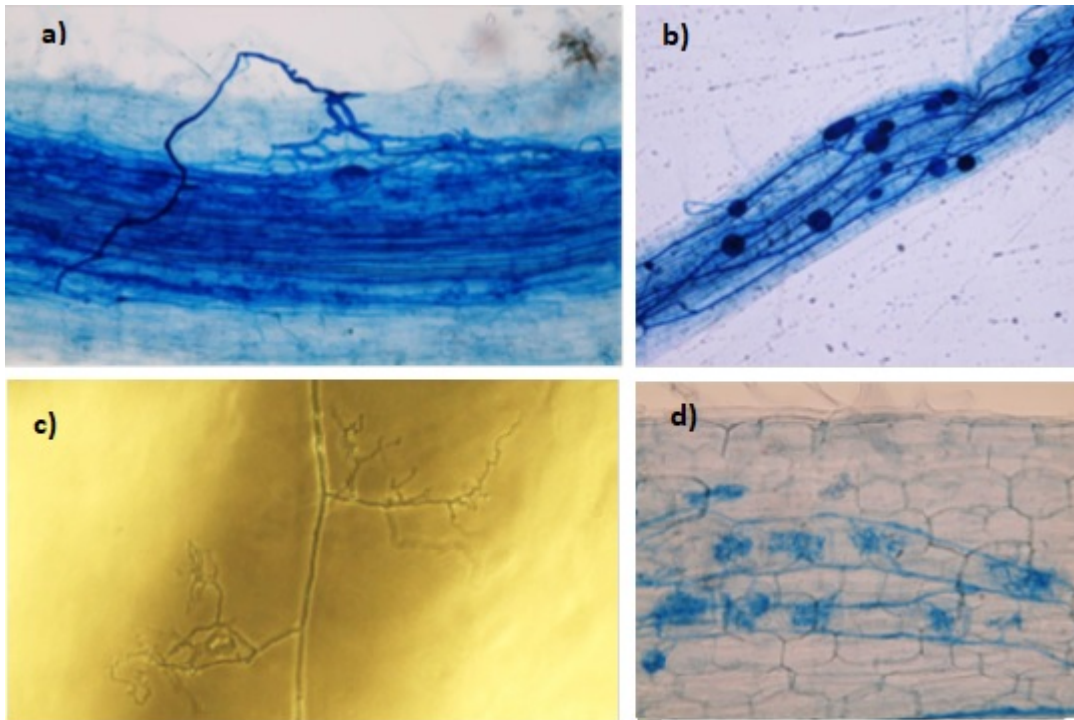
1. Arbuskulaarne mükoriisa

Mükoriisa ehk seenjuur on taimejuure (*rhiza*) ja seene (*mycos*) vaheline vastastikku kasulik e sümbiootiline kooseluvorm, kus seene hüüfid aitavad taimedel mullast vett ja toitaineid omastada ning taim annab seenele vastu süsinikku (Parniske, 2008). Eristatakse seitset tüüpi mükoriisat, kuid kolm neist on enamlevinud ja omavad oluliseimat rolli taimekoosluste toimimises: ektomükoriisa, erikoidne mükoriisa ning arbuskulaarne mükoriisa (Smith & Read, 2008). Ligi 92% õistaimeliikidest on seotud ühe või ka mitme mükoriisatüübiga ning ülejäänud 8% õistaimeliikidest kuuluvad sugukondadesse, kus võib esineda ka mükoriisat mittemoodustavaid taimi (Brundrett, 2009). Kuna sümbioos on nii laialt levinud, on lihtsam loetleda taimesugukondi, kus esineb liike, kes ei moodusta mükoriisat: maltsalised (*Chenopodiaceae*), ristõielised (*Brassicaceae*), nelgilised (*Caryophyllaceae*), tatralised (*Polygonaceae*) (Smith & Read, 2008). Mittemükoriissed taimed esinevad sagedamini krohmseente eluks sobimatutes elupaikades, nendeks võivad olla veetaimed, epifüüdid, soolaku taimed, kõrbetaimed, arktilised taimed ning suuri häiringuid taluvad taimed (Brundrett, 2009).

See töö käsitleb peamiselt arbuskulaarset mükoriisat (AM), mis on vanim ja levinuim mükoriisatüüp. Selles vastastikku kasulikus kooseluvormis hangivad seened taimedele vajalikke mineraalaineid, iseäranis fosforit ja lämmastikku, saades taimelt vastu fotosünteesiprodukte (Smith & Read, 2008). Arbuskulaarset mükoriisat moodustavad lausa 80% maismaataimeliikidest ning seenpartneriks on eranditult AM seened ehk krohmseened hõimkonna Mucoromycota alamhõimkonda Glomeromycotina kuuluvad seened (Smith & Read, 2008). AM on teadaolevalt vähemalt 400 miljonit aastat vana ning ilmselt tänu sellele sümbioosile suutsid taimed maismaa koloniseerida (Redecker *et al.*, 2000). Krohmseeni peetakse aga veelgi vanemaks, nende vanuseks on hinnatud 1000 miljonit aastat (Smith & Read, 2008). Kuigi AM seened on seotud ligi 200 000 taimeliigiga, on selle seenegrupi enda liigirikkus üllatavalt väike. Seni on teada 334 morfoliiki krohmseeni (Schüßler, 2020), kuid molekulaarsed andmed viitavad, et neid võib olla ligikaudu 450-1000 taksonit (Öpik *et al.*, 2010; Kivlin *et al.*, 2011). Krohmseente levik on globaalne, kuid nende liigirikkus on kõrgeim parasvöötmes, troopikas ja subtroopikas (Davison *et al.* 2015).

1.2 AM morfoloogia ja paljunemine

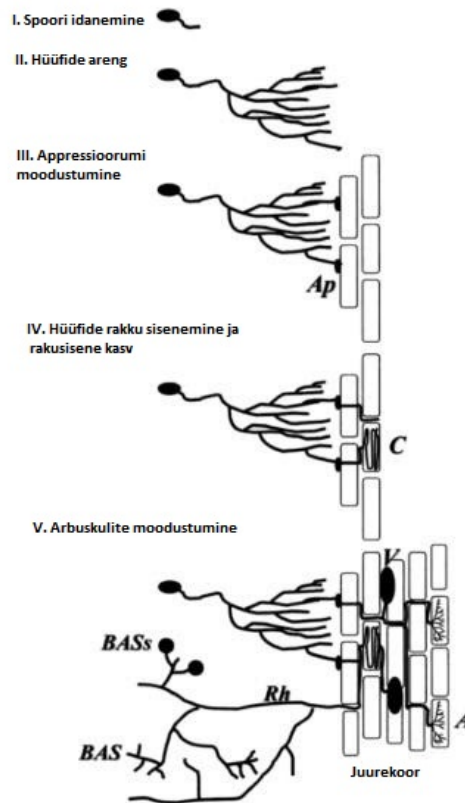
Arbuskulaarne mükoriisa koosneb kolmest osast: taimejuur, juure rakkudevahelised seenehüüfid, arbuskulid ja vesiikulid ning mullas paiknevad seenehüüfid (joonis 1, Smith & Read, 2008).



Joonis 1. Arbuskulaarset mükoriisat iseloomustavad AM seene struktuurid: a) appressorium b) vesiikulid c) harunenud imav struktuur d) arbuskulid. Fotod: Vahter, 2016

Hüüfid on niitjad seenestruktuurid, mis on justkui taimejuure pikendused mullas. Oma suure eripinna tõttu on seenehüüfid efektiivsemad toitainete sh väheliikva fosfori ning mullapoorides leiduva vee omastamises kui enamus taimejuuri. Lisaks juurevälistele hüüfidele moodustavad AM seened taime juure rakkude sisse väikseid põõsakujulisi struktuure, mida nimetatakse arbuskuliteks. Sellest tuleneb ka mükoriisatüübi nimetus ning arbuskulite olemasolu peetakse üheks kindlaks AM tunnuseks (Brundrett, 2009). Just arbuskulite kaudu toimubki toitainete, suhkru ja vee vahetus. On olemas Paris ja Arum tüüpi AM, kus esimese tüübi puhul kasvavad hüüfid rakkude sees rakukesta ja membraani vahel, teise tüübi korral aga rakkude vahel (Dickson, 2004). Lisaks moodustavad seened juurte sisse lipiidirikkaid säilitusorganeid ehk vesiikuleid (Parniske, 2008). Arbuskulite ja vesiikulite moodustumisest tulenes ka vanem nimetus vesikulaar-arbuskulaarne mükoriisa, kuid kuna vesiikuleid moodustab vaid 80% AM seentest, kasutatakse tänapäeval mõistet arbuskulaarne mükoriisa (Smith & Read, 2008).

AM seened paljunevad eoste, koloniseeritud juureosade ja ka hüüfide abil ning nende olemasolu mullas on vajalik sümbioosi tekkeks. Kuna AM seened on obligatoorsed sümbiondid siis vajavad nad elutegevuseks peremeestaime ja tema poolt pakutud hüvesid ning ilma selleta nad oma elutsükli läbi viia ei saa (Smith & Read, 2008). Joonisel 2 on näha krohmseente elutsükkel, mis jaguneb viieks etapiks: I. spoori idanemine II. hüüfide areng III. appressooriumi moodustumine IV. hüüfide rakku sisenemine ja rakusisene kasv V. arbuskulite moodustumine.



Joonis 2. Krohmseente elutsükkel. Ap-Apressor C-hüüfikeerd A-Arbuskul BAS-harunenud imav struktuur BASs-harunenud imava struktuuri spoor Rh-jooksjahüüf V-vesiikul. Joonis modifitseeritud Harrier & Watson (2005) järgi.

1.1 AM peremeestaimed

Krohmseentega moodustavad sümbioosi peamiselt puit- ja rohttaimed, kusjuures parasvöötmes on mükoriissed enamasti rohttaimed ning troopikas puittaimed (Davison *et al.*, 2015). AM puhul on seened täielikult sõltuvad peremeestaime olemasolust, samas kui paljud taimed võivad olla ka fakultatiivselt mükoriissed, st nad ei vaja tingimata seenpartneri olemasolu edukaks kasvamiseks (Brundrett, 2009). Enamik maailmas kasvatatavaid põllukultuure on seotud arbuskulaarse mükoriisiga, näiteks mais, nisu, riis, soja (Smith & Read, 2008). Eestis sagedamini kasvatatavatest põllukultuuridest moodustab valdav enamuse

arbuskulaarset mükoriisat (Tabel 1). Paljud kultuurid on fakultatiivselt mükorriissed ning see on ilmselt taimearetusetulemus, kuna läbi aastate on taimed harjutatud lisaväetistega ning seetõttu on need aretatud mükoriisast vähem sõltuvumaks (Martín-Robles *et al.*, 2017). Kuna sordiaretusel pole mükoriisasümbioosiga arvestatud, tuleks mükoriisat soodustavas põllumajanduses sellega arvestada ja/või kasutusele võtta vanad sordid, mis pole iidset sümbioosi minetanud.

Tabel 1. Eestis enamlevinud põllukultuuride mükoriisatüüp. AM – arbuskulaarne mükoriisa, NM – mittemükoriisne. Põllukultuuride allikas: Statistikaameti Põllumajanduskultuuride saagikuse 2020 a aruanne

Põllukultuur	Ladina keeles	Mükoriisatüüp	Viide
Nisu	<i>Triticum aestivum</i>	AM	Wang & Qiu, 2006
Rukis	<i>Secale cereale</i>	AM+NM	Wang & Qiu, 2006
Oder	<i>Hordeum vulgare</i>	AM+NM	Wang & Qiu, 2006
Kaer	<i>Avena sativa</i>	AM+NM	Wang & Qiu, 2006
Tatar	<i>Fagopyrum esculentum</i>	NM	Wang & Qiu, 2006
Põldhernes	<i>Pisum sativum</i>	AM	Hempel <i>et al.</i> , 2013
Põlduba	<i>Vicia faba</i>	AM	Wang & Qiu, 2006
Kartul	<i>Solanum tuberosum</i>	AM	Wang & Qiu, 2006
Raps, rüps	<i>Brassica napus</i>	AM+NM	Wang & Qiu, 2006
Õlilina	<i>Linum usitatissimum</i>	AM+NM	Wang & Qiu, 2006
Kanep	<i>Cannabis sativa</i>	AM	Hempel <i>et al.</i> , 2013
Haljasmais	<i>Zea mays</i>	AM	Wang & Qiu, 2006
Kapsas	<i>Brassica oleracea</i>	AM+NM	Wang & Qiu, 2006

2. AM olulisus põllumajanduses

Mükoriisa mängib jätkusuutlikku põllumajanduse juures võtmerolli (Gianinazzi *et al.*, 2010). AM seentega sümbioosi moodustamine pakub taimedele mitmeid kasusid, milleks on suurenenud toitainete omastamine, kaitse patogeenide ja abiootilise stressi vastu (Smith & Read, 2008). Lisaks tõstavad nad ka mulla kvaliteeti ning talletavad mulda süsinikku ja on kui globaalne süsinikupank (Treseder & Allen, 2000).

2.1 Mõju põllukultuuride toitainete omastamisele ja saagikusele

Mükoriisa on sümbioosi korral taime peamine toitainete omastamise organ, kuna seenehüüfid võtavad üle juure funktsioonid ning toimivad kui väga peened juured. Peamiselt toetavad seened taimi läbi juuresiseste ühenduste fosfori, lämmastiku ja teiste mineraalainete, nagu näiteks vask ja tsink, transportimisega taime juurtesse (Douds, 2005).

Peamiselt vajavad taimed abi fosfori omastamiseks, kuna see on mullas väikeses kontsentratsioonis, vähemabiilne ning tihtipeale taimedele kättesaamatus vormis. Taimejuured omastavad vaid ortofosfaate (Pi), kuid mullas esinev fosfor on enamasti seotud orgaaniliste ühendite sisse, mineraalsete ühendite külge või esineb vähelahustuvate fosfaatsooladena ja seetõttu tekivad juurte ümber Pi-vaesed alad (Wipf *et al.*, 2019). Tänu seenehüüfide väiksele diameetrile on nende kokkupuutepind mullaga oluliselt suurem ning neil on kättesaadavad palju suurema pindala jagu toitaineid.

AM inokulumiga rikastatud põldudel on võrreldes kontrollkatsetega täheldatud biomassi suurenemist 290 katse keskmise järgi 57%, võrsete fosforisisalduse tõusu 33% ja saagikuse suurenemist keskmiselt 16% (Lekberg & Koide, 2005), kuigi on ka juhtumeid, kus AM seente kolonisatsioon vähendab saagikust või ei mõjuta seda üldse (Ryan & Graham, 2018). Ryan & Graham jõudsid oma 2018 aasta meta-analüüsis järeldusele, et arbuskulaarsel mükoriisal ei pruugi olla põllumajanduslikku tähtsust, kuid Zhang *et al.* (2018) tulid samal aastal välja meta-analüüsiga, mis näitas, et inokulumi kasutamisest tõusis kasu. Zhang *et al.* (2018) sõnul tuligi erinevus vaadeldud artiklite metoodikate erinevusest, kuna Ryan & Graham (2018) vaatlesid töid, kus kasutati kohalikku AM kooslusi edendavaid praktikaid (nt külvikord), kuid Zhang *et al.* (2018) töö näitas, et inokulumide kasutamine ja vähendatud kündmine tõstsid põldude saagikust. Kuna enamik töödest on tehtud kontrollitud tingimustes,

pole piisavalt informatsiooni sümbioosi kasulikkusest realses põllumajanduskeskkonnas ja oleks tarvis rohkem sellekohaseid uurimusi. Lisaks pole uurimustes arvestatud, et mükoriisa kasulikkus avaldub lisaks kasvu edendamisele ka taime kohasuses erinevate biotiliste ja abiotiliste stressoritega toimetulekul.

2.2 Kasu biotiliste stressoritega toimetulekul

Lisaks suurenenud toitainete omastamisele on sümbioosil ka kaitsefunktsioon biotiliste ja abiotiliste stressoritega hakkama saamiseks. Biotilist stressi osutavad taimedele patogeensed seened, parasiitsed nematoodid ja muud organismid, näiteks bakterid ja viirused (Akhtar & Siddiqui, 2008). AM kolonisatsioon vähendab seenhaiguste ja juurepatogeenide hulka ja mõju (Veresoglou & Rillig, 2011). See tuleneb peamiselt asjaolust, et kolonisatsiooni korral hõivavad AM seened niši, kuhu võiksid siseneda patogeenid.

2.2.1 Nematoodid

Nematoodide poolt loodud kahjustused võivad saagikust poole võrra vähendada (Akhtar & Siddiqui, 2008). Seega on oluline leida viise nende negatiivse mõju ja levimise vähendamiseks ning mükoriisaseened võivad olla lahenduseks taimede nematooditolerantsuse tõstmisel olles alternatiiviks nematotsiididele (Gera Hol & Cook, 2005). Waceke *et al.*, (2002) leidsid võrdluskatses, et mükoriisaga nakatumine tõstis ka nematoodide olemasolul maapealset biomassi kuni 35%, juurte biomassi kuni 53% ning vähendas parasiitide hulka kuni 87% ja nende munasid kuni 37%. Veresoglou & Rillig (2011) leidsid meta-analüüsis, et AM vähendas nematoodide mõju 44-57%. Erinevused kaitstes tulenevad keskkonnatingimuste, mükoriisaseente, taimede ja nematoodide liikide varieeruvustest ja genotüüpide iseärasustest (Gera Hol & Cook, 2005), seega on vaja arvestada kohalikku olukorda, et leida just sobiv mükoriisakooslus probleemi lahendamiseks.

Lisaks otsesele parasiitide vähendamisele aitab mükoriisasümbioos juure herbivooride poolt tekitatud kahjustustega kohaneda, indutseerides taimedel juuresilikonide tootmist herbivooriresistentuse tõstmiseks ning aitab taimi suunates kahjustunud juurtest toitaineid maapealsesse ossa ja ise juurte asemel toitaineid omastades (Frew *et al.*, 2020). Ilmselt aitab ka hea ligipääs toitainetele taimedel endil toota allelopaatilisi ühendeid, ensüüme ja muid teiseseid metaboliite, et end kahjurite eest kaitsta.

2.3 Kasu abiootiliste stressoritega toimetulekul

Peamised abiootilised stressorid on põud, soolsus ja raskemetallireostus (Kapoor *et al.*, 2012). Arbuskulaarsel mükoriisil on oluline roll taimede põuakindluse tõstmisel (Augé, 2001). Tänu oma väiksele diameetrile, on seenehüüfidel võimalik tungida mullavahelistesse pooridesse, kuhu on talletunud vett ja tänu sellele suudavad taimed ellu jääda ka põuatingimustes.

Kuigi enamik AM seeni ei idane soolases keskkonnas, on mõned liigid (*Glomus geosporum*, *Glomus intraradices*) siiski selleks suutelised ja aitavad ka taimedel soolsusega toime tulla (Bothe, 2012). Selle teadmise põhjal oleks soolataluvusega mükoriisaseente inokulumide väljatöötamine paljulubav lahendus probleemile.

Arbuskulaarne mükoriisa mängib olulist rolli ka taimede raskemetallireostusest tuleneva stressi vähendamisel (Hildebrandt *et al.*, 2007). Tänu sellele omadusele on võimalik AM abiga ka muidu ebasobilikel muldadel toitu kasvatada või tõsta mulla kvaliteeti läbi fütoremediatsiooni.

2.4 Mõju mulla struktuurile ja erosioonikindlusele

AM tõstab mullakvaliteeti, parendades mullastruktuuri ning see aitab vältida erosiooni, mulda aereerida ning siduda omavahel orgaanikat ja mineraalosa (Harrier & Watson, 2003). Säästlik ja jätkusuutlik põllumajandus, kus elutsevad mullas mükoriisaseened ja muud mullaorganismid, on mullastruktuuridele ja agregeeritusele kasulik, kuna mükoriisa lagunemisel tekkiv glomaliin aitab tänu oma kleepuvusele mulla sidusust tõsta (Wright & Upadhyaya, 1998). Kui mullas on vähem mükoriisaseeni, siis hüüfide lagunemisel tekkiva glomaliini hulk väheneb ning see vähendab mullaosakeste sidusust, mistõttu on mullad vastuvõtlikumad tuuleerosioonile ja kiireneb toitainete väljaleostumine.

3. Arbuskulaarset mükoriisat kahjustavad ja soodustavad põllumajanduspraktikad

Põllumajandus hõlmab endas maa kasutamist toidu, tekstiili, kütuse jpm tootmiseks. Läbi kogemuste, teaduse ja planeerimise proovitakse maksimeerida toodangu hulka ja kvaliteeti, luua maksimaalset kasu minimaalsete kulutustega. Toit on igapäevaelu osa ning terve inimkond vajab seda igapäevaselt, seega on põllumajanduse õlul kogu populatsiooni heaolu. Koos tehnoloogia ja teaduse arenguga on arenenud ka põllumajandus ja tänu efektiivsemale tootmisele on poeletid kaupa külluslikult täis ja ka maailma rahvaarv on jõudsalt kasvanud.

Kuid koos suurema tootlikkusega käib kaasas ka hind loodusele. Roherevolutsiooniga alguse saanud intensiivpõllumajandus on mullale ja keskkonnale koormav ning reostav, põhjustab muldade vaesumist ja hapestumist, sooldumist, põhjavee saastumist põllumajanduskemikaalidega, erosiooni, eutrofeerumist, kasvuhoonegaaside lendumist ja liikide lokaalset väljasuremist (Tilman *et al.*, 2001). Lisaks keskkonnaprobleemidele on kliimamuutuste valguses oodata piirkonniti ebatavalisi temperatuure ning pikemaid põuaperioode või vastupidi suuremaid sademetehulki. Kasvava inimpopulatsiooniga suureneb ka vajamineva toidu hulk, samas kui põllumail väheneb mulla kvaliteet, toimub globaalne kõrbestumine ja põllumaadeks sobilike maade pindala väheneb.

Üha enam otsitakse viise säästlikumaks ja loodussõbralikumaks majandamiseks, et säilitada mulla elukeskkonna terviklikkus ja toimimine. Et aga jätkusuutlikult majandada on tarvis teha muudatusi viisides, kuidas me põllumaad harime. Üheks lahenduseks võib olla krohmseente elurikkust toetavate põlluharimismeetodite laialdasem kasutuselevõtt. Väiksemas skaalas võib olla mõeldav ka mükoriisaseente kasutamine bioväetisena. Mükoriisat soodustavad põllumajanduspraktikad peaks läbi mitmete mehhanismide parandama põllukultuuride kasvu ja saagikust, mis võib muutavas maailmas olulise tähtsusega olla. Allpool annan ülevaate olulisematest arbuskulaarset mükoriisat mõjutavatest põllumajandusmeetoditest, tuues välja negatiivsed mõjud AM kooslustele ja keskkonnale ning pakkudes asemele võimalikke mükoriisat soodustavaid praktikaid.

3.1 Kündmine

Kõige suuremat mõju mullaelustiku käekäigule põhjustab kündmine (Kladviko, 2001). Kündmine on mulla mehhaaniline ümberpaigutamine, et kevadeti valmistada mulda ette külviks ja sügiseti küntakse sügavale maasse peale saagikoristust põllule jäävad taimejuured, et need kiiremini laguneks. Kündmise käigus muutuvad paljud mulla omadused, põhiliselt ,

kiireneb orgaanilise aine lagundamine ja toitainete mineraliseerumine, toimuvad muutused mullatemperatuuris, õhutatuses ja veesisalduses (Kladivko, 2001). Lisaks aitab kündmine haiguste, umbrohu ja kahjuritega võidelda, segada sisse väetisi, taimekaitsevahendeid ja pestitsiide (Kabir, 2005). Seetõttu on kündmine põllukultuuride kasvatamises üldlevinud praktika. Samaaegselt soodustab see ka erosiooni, mille käigus väheneb muldade C, Ca, Mg ja teiste toitainete sisaldus (Bertol *et al.*, 2005).

Kündmine vähendab AM seente hulka mullas (Kabir, 2005). Seenehüüfidega kokkupuutumine on peamine sümbioosi tekkimise ja seemnete seenega nakatumise viis, kuid kündmise korral seenehüüfide võrgustik lõhutakse ning seenehüüfid ja eosed satuvad nii sügavale mulda, et pinnale külvatud seemned nendega kokku ei puutu (Smith & Read, 2008).

Intensiivpõllumajanduses küntakse sügisel ja kevadel. Jätkusuutlike praktikate puhul aga vähendatakse kündmise mõju kasutades minimiseeritud kündmise viise. Säästliku künni süsteemis küntakse võimalikult vähe või ainult osaliselt, küntakse vaid kasvuvagusid ehk haritakse, küntakse vaid pinda või ei künta üldse ning jäetakse taimejäänused talveks mullapinda katma (Unger & McCalla, 1980). Selline praktika vähendab füüsilise häiringu mõju krohmseentele ning sümbioos peremeestaimedega läbib loomuliku sesoonse tsükli. Vähendatud mullahäiring tõstis Lekbergi & Koide (2005) meta-analüüsi kohaselt juurte AM kolonisatsioonimäära keskmiselt 7%.

3.2 Väetamine

Kuna iga saagikoristusega viiakse põldudelt toitaineid ära, on vaja iga aasta sinna ka toitaineid lisada, et vältida muldade vaesestumist (Kobae, 2019). Väetamine aga vähendab taime vajadust mükoriisaseentega sümbioosi luua, kuna taim saab piisavalt toitaineid kätte ning seente ülalpidamine ei tasu end ära (Brundett, 1998). Mükoriisa peamine kasulikkus esineb paremas toitainete omastamises, seega on sümbioos taimele mulla väiksema toitainesisalduse puhul kasulik ning toitained saavad omastatud ka väiksemate väetiste hulkade juures. Väiksem lisatud väetiste hulk on ka majanduslikult kasumlikum ja keskkonnasõbralikum.

3.2.1 Mineraalväetis

Põllumajanduses lisatakse enamasti mineraalväetisi, mis sisaldavad KNP. Fosfor on taime kasvuks üks olulisemaid toitaineid, nimelt sisaldavad taimed 0,2% fosforit, mis peamiselt kulub viljade moodustamiseks. Kuid kuna fosfor on mullas väheliikuv, on taimedel

seada mullast iseseisvalt keeruline kätte saada ning see on kasvu limiteerivaks faktoriks (Smith *et al.*, 2011). Et põllukultuurid kasvaks ja annaks saaki, on tavapraktika lisatada mulda mineraalväetisi, mille üks põhikomponentidest on fosfor P_2O_5 vormis. Mulla suur fosforisisaldus vähendab mükoriisa moodustumist, kuna taim saab toitained iseseisvalt kätte, ning selle tagajärjel muutuvad liigselt väetatud mullad krohmseentele ebasobivaks. On leitud, et mida rohkem lisatakse fosfori, seda vähem moodustub mükoriisat (Mosse, 1973). Kui aga mulla suure fosforisisalduse juures siiski sümbioos esineb, võib taimede kasv hoopis väheneda (Kahiluoto *et al.*, 2001). Samas on leitud, et mükoriisaseentega sümbioosis kasvavad taimed paremini isegi lisatud väetiste puhul, kui seda on tehtud mõõdukalt (Joner, 2000). Seega ka sümbioosi korral vähesel hulgal fosfori lisamine parendab taimede kasvu, kuid liialt kõrge kontsentratsiooni puhul mükoriisa moodustumine väheneb ning taimede üldine edukus (nt põuakindlus ja patogeeniresistentsus) langeb.

Alternatiivi mineraalsele väetisele on vaja, kuna mineraalse fosfori varud maailmas kahanevad kiiresti, ning on ennustatud, et need lõppevad juba 100 aasta jooksul (Herring & Fantel, 1993). Lisaks varude taastumatusetele ning kõrgetele hindadele kaasneb liigse mineraalväetiste kasutamisega ka keskkonnaprobleeme. Väetatud põldudel leostub toitaineid pinnaveevooluga veekogudesse ja ka sügavamatesse kihtidesse, rikastades ümbruskonda liigsete toitainetega.

3.2.2 Orgaaniline väetis

Mahepõllumajanduse standard nõuab väetistena orgaanilisi väetisi, milleks võib olla kompost või sõnnik. Celik *et al.*, (2004) uurimiskatses võrreldi komposti, komposti+mükoriisa, sõnniku, väetise ja kontrollkatse (ilma lisanditeta) mõju mulla omadustele. Uuringust selgus, et mükoriisal ja orgaanilistel väetistel (kompost ja sõnnik) on mulla poorsusele, agregeeritusele, aereeritusele, veehoiuvõimele ja süsinikusisaldusele positiivne mõju, samas kui kontrollkatsetes ja väetisega katsetes positiivset mõju ei ilmnenu (Celik *et al.*, 2004). Lisaks toitainetele sisaldavad kompost ja sõnnik ka saprotroofe ja muid mikroorganisme, kes aitavad mullatekkele kaasa, muutes kõdunemisprotsessi läbi orgaanikasse seotud toitained uuesti taimedele ja seentele kättesaadavaks.

3.2.3 Haljasväetis

Haljasväetis on väetis mis toodab end põllul ise. Põld jäetakse aastaks sööta ehk seal kasvavad haljasväetiskultuurid, mida ära ei koristata ning taimeosad jäetakse põllule

eesmärgiga parandada mulla toitainelist sisaldust ja struktuuri. Aasta jooksul kasvanud taimed on heaks kompostiks ning toiduks mullaorganismidele, kes aitavad kaasa viljaka mulla tekkele, soodustades järgneva põllukultuuri kasvu ja saagikust (Tamm *et al.*, 2016).

Haljasväetise kasvatamine on mahepõllumajanduses üldlevinud praktika ning igas mükoriisat soodustavas põllumajanduses kindlasti vajalik. Haljasväetisena soovitatakse Eestis kasvatada liblikõielisi liike nagu punane ristik (*Trifolium pratense*), valge mesikas (*Melilotus alba*) ja roosa ristik (*Trifolium hybridum*), aga ka eri liikide segusid (Talgre & Luik, 2018).

Teadlikult majandades on võimalik sööti jätmise korral põldu kasutada kohaliku mükoriisainokulumi tootmiseks. AM edukus sõltub haljasväetiskultuuri liigist, liigirikkusest ja majandamisest. Kui kasvatada haljasväetisena ristõielisi taimi nagu nt raps, mis sisaldavad fungitsiidse toimega glükosinolaate, siis seenesümbiontide elutsükkel ei käivitu ning mulla seenekooslus võib vaesuda. Lisades põllule mükoriisaga nakatunud taimeosi ja sümbiontseid taimi, on võimalik põllumulla seenekooslusi oluliselt rikastada ning mulla kvaliteeti tõsta. Lisaks saab valida eelpoolmainitud lämmastikku siduvaid liblikõielisi taimeliike, mis rikastavad mulda lämmastikuga. Järgmisel aastal põllukultuure külvates on suurem tõenäosus AM sümbioosiks.

3.3 Taimekaitsevahendite kasutamine

Pestitsiide kasutatakse põllumajanduses umbrohtude, seenhaiguste ja kahjurputukatega võitlemiseks. Kemikaalikohtelides olevad ained mõjutavad ka mükoriisakooslusi, iseäranis fungitsiidid ning juba tavapärane põllumajanduslik doos võib vähendada mükoriisaseente hulka mullas 20-30% (Rivera-Becerilli *et al.*, 2017). Mõned fungitsiidid, näiteks Copper Hydroxide ja Mancozeb inhibeerivad AM seente sporulatsiooni täielikult (Giovannetti *et al.*, 2016).

3.4 Külvikord

Taimekultuuride vaheldumine põllul on läbi ajaloo levinud jätkusuutlik praktika, mis aitab suurendada taimede kasvu ja tootlikkust (Bullock, 1992). On üldlevinud teadmine, et väike elustiku mitmekesisus vähendab ka looduse poolt pakutavaid ökosüsteemiteenuseid (Venter, 2015). Kõige madalam AM seente liigirikkus esineb monokultuursetel põldudel, kus ei praktiseerita kultuuride vaheldumist (Oehl *et al.*, 2003).

Eri taimeliigid kasutavad mullast toitaineid erineval määral ning juba see on piisav põhjus kultuuride vahetamiseks, kuna nii ei kasutata järjest sarnaseid ressursse ära. Eri liikidel on just neile spetsialiseerunud kahjurid ja haigused ning kultuuride vaheldumisega kaovad neil ka peremehed, kellel paljuneda. Kultuuride vaheldumine vähendab umbrohtude, kahjurite ja haiguste esinemist (Harrier & Watson, 2003). Ühe kultuuri pikalt järjest kasvatamise korral võib väheneda krohmseente ja ka teiste mullaorganismide mitmekesisus mullas, kuna on vaid üks peremeestaim ja kasvueel on isenditel, kes on kohastunud just selle taimega kasvama. Näiteks on leitud, et haritavates muldades domineerivad krohmseente *Glomus* perekonna liigid (Oehl *et al.*, 2003).

3.5 Vahekultuurid

Külvikorda võib kuuluda ka vahekultuuride kasvatamine, mis on üks haljasväetise vorm, mis puhul peale saagikoristust külvatakse maha haljasväetiskultuur e vahekultuur või kultuuride segu ning lastakse neil üle talve põllul kasvada (Talgre & Luik, 2018). See on laialt levinud mahepõllumajanduses ja ka tavapõllumajanduses.

Vahekultuurid hoiavad mulla tervist ja struktuuri ning suurendavad taimede kasvu (Toom *et al.*, 2019). Talveks vegetatsiooniga kaetud mullapinnal on hulk eeliseid: väheneb KHG emissioon, erosioon ja krohmseened läbivad sporuleerimise faasi, mil tekivad uued eosed. Musta kesa korral on aga mullad ilmastikule avatud ning see soodustab erosiooni, leostumist, eutrofeerumist ning ka vähendab ka AM seente hulka, kuna puuduvad peremeestaimed.

Kuna AM seened on obligatoorsed sümbiondid, on vahekultuurid ka headeks peremeestaimedeks AM seentele ning seentel on võimalik oma elutsükkel läbida ka peale saagikoristust. On leitud, et keskmiselt tõstab musta kesa vähendamine juurte kolonisatsiooni 20% (Lekberg & Koide, 2005).

Vahekultuurid suurendavad taimede kasvu läbi suurenenud orgaanilise aine hulga mullas, suurema AM kolonisatsiooni ning läbi stabiilsete mullaagregaatide (Kabir & Koide, 2002). Kui vahekultuur on hea peremeestaim (st krohmseentest sõltuv), suureneb ka krohmseente kolonisatsioon ja leviste hulk samas, kui mittemükoriisete taimede kasvatamisel vahekultuurina (näiteks ristõielised põllukultuurid) krohmseente hulk mullas langeb (Njeru *et al.*, 2014). Kui külvikordade vahele planeerida vahekultuure, võib üle talve põldu kasutada justkui mükoriisa inokulumi tootmiseks ja hoiustamiseks ning seeläbi taimede kasvu ja mullakvaliteeti tõsta.

3.6 Mükoriisaseente inokulumid

Seoses mükoriisa positiivse mõjuga taimedele ja nende saagikusele on seda teemat üha enam uuritud ja uute teadmiste põhjal on hakatud tootma ka AM seeni sisaldavaid preparaate e inokulumid. Inokulumide lisamine suurendab AM seente kolonisatsioonimäära keskmiselt 29% võrreldes kontrollkatsetega (Lekberg & Koide, 2005). Müügil olevad preparaadid võivad sisaldada lisaks eostele ka kandjat (liiv, muld, vermikuliit, kompost), peremeestaimede juuri koos seenehüüfide, arbuskulite ja vesiikulitega ning mõningatel juhtudel ka teisi seeni ja mikroorganisme ning isegi väetisi. Kuna AM seened on obligatoorsed sümbiondid, kasvatatakse krohmseeni taimejuurtel, kusjuures peremeestaimeks valitakse mõni mükoriisne taim, mis erineb kasvatatavast põllukultuurist, et vältida patogeene, haiguste ja kahjurite kattuvust ja levikut (IJdo, 2010).

Inokulumid toodetakse mitmel eri viisil ning paljundamiseks kasutatakse nii substraadil kui ka substraadita ja ka *in vitro* kasvatusviise (IJdo, 2010). Substraadil kasvatamisel kasutatakse taimede kasvuks mulda/liiva/komposti või nende segusid, substraadita kasvatusel on tegemist hüdroponiliste süsteemidega. *In vitro* on võimalik kasvatada kontrollitud seenekooslusi.

4.2.1 Kohalikult kasvatatud inokulum

Mittekohalikke krohmseeneliike sisaldavad inokulumid võivad kasutamiskohta levitada invasiivseid liike, mis võivad levida põllult loodusesse ja/või sisaldada lisaks mükoriisaseentele ka saproobe ja/või patogeene, mis osutuvad hoopis kahjulikuks (Schwartz, 2006). Seega on hea mõte kasutada kohalikes muldades leiduvaid seeni ja soodustada põllumuldades kohaliku koosluse kasvu ja mitmekesisust. Douds *et al.*, (2005) on välja töötanud kohaliku inokulumi kasvatamise meetodi, mille kohaselt krohmseeni paljundatakse valitud peremeestaimel. Kasvuperioodi jooksul kasvavad peremeestaim ja krohmseened sümbioosis, talvel peremeestaim sureb ning seeneosad ja hüüfid talvituvad juurejäänustel. Kevadel võib valminud inokulumi juba kasutada uute taimede inokuleerimiseks. Kasutada tuleb kogu peenras olevat mulda, kuna paljud seened nakatavad taimi lisaks spooridele ka taimejuurtel olevate osadega ja juureväliste hüüfidena (Douds *et al.*, 2005). Eestist võib koha peal tootmise näiteks tuua katse (Vahter & Nõges, 2017), kus võrreldi Eesti niidukoosluselt kogutud mulla, Šveitsis toodetud inokulumi ja Suurbritannias toodetud inokulumi poolt indutseeritud juurekolonisatsiooni. Katsete käigus leiti, et parim juurekolonisatsioonimäär oli

loodusliku inokulatsiooni puhul, samas kui kaubanduslikes produktides krohmseentega nakatumine kas puudus või jäi alla 20%. Ometigi oli taimede biomass kõikides inokulumidega nakatunud pottides suurem, kui täiesti steriilses mullas kasvanud taimedel, seega on näha, et mingil määral siiski neis produktides kasvu soodustavat efekti ilmnes (Vahter & Nõges, 2017).

Kokkuvõte

Säästev põllumajandus soodustab arbuskulaarset mükoriisat ja arbuskulaarne mükoriisa soodustab säästvat põllumajandust. Kahanevate ressursside ja muutuva kliima tõttu tuleb taimedel saada hakkama ebasoodsates tingimustes ning AM on tõestanud oma efektiivsust taimede kohasuse tõstmisel.

Kõige suuremat rolli taime ja krohmseente vahelise sümbioosi loomises põllumajanduslikes muldades mängib väetamine ja fosfori osakaal mullas. Täppisväetamine ja väiksemad väetise mahud on tänapäeva põllumajanduses tavapärased praktikad, kuid lisaks mulla keemiliste omaduste parendamisele on tarvis tõsta ka taimede võimet toitaineid omastada ja mükoriisa võib mängida siin olulist rolli. Vähendatud väetiste hulk suurendab taimede soodumust mükoriisasümbioosi luua ning see aitab tõsta taimede toitainete omastamist ka väherikastes muldades.

Teiseks oluliseks mõjutajaks on kündmine, kuna mullastruktuuri füüsilise häiringu korral kahjustub ka seenehüüfide võrgustik ning ka seenelevised satuvad taimeseemnest liiga sügavale mulda ja sümbioosi ei teki. Minimiseeritud mullaharimine ja otsekülv aitavad säilitada mükoriisastruktuure ja seeläbi suurendavad põllukultuuride AM seentega nakatumise potentsiaali ning mulla mükoriisainokulumi elulumust.

Haljasväetis- ja vahekultuuride kasvatamine annab AM seentele võimaluse peremeestaimega talvituda ning sporuleerudes uusi eoseid moodustada. Ka kultuurtaimede liigiline mitmekesisus mängib olulist rolli krohmseente elurikkuse hoidmisele. Liigirikas külvikord, haljasväetiskultuuride ja ka põhikultuuride segu põldudel tagab suurema maapealne liigirikkuse ja seega ka suurema maa-aluse liigirikkuse.

AM seente-vaeste muldade rikastamiseks annab kasutada AM seente inokulume, mida saab nii soetada kui ka ise kasvatada. Kuigi põldudele on võimalik lisada AM seeni preparaatenäna, ei ole nende suureskaalaline kasutus kõrge hinna tõttu mõistlik. Kui põllumuldade krohmseenekooslused on vaesunud, on preparaadid hea võimalus selle taastamiseks, kuid igaaastane seente külvamine osutub kulukaks. Samas saab iga põllupidaja kasutusele võtta põllumajanduspraktikad mis otseselt või kaudselt taimede kasulikke suhteid mullaelustikuga sh arbuskulaarse mükoriisaga soodustavad.

Summary

Sustainable agriculture is enhancing arbuscular mycorrhiza (AM) and arbuscular mycorrhiza is enhancing sustainable agriculture. Plants will face difficult conditions due to depleting nutrient resources and climate change and AM has shown effectiveness on rising plant's ability to cope with those conditions.

Fertilization and the amount of phosphorus in soil have the highest impact on formulation of symbiosis in agricultural soils. Precision fertilization and reduced amounts of fertilizer are common practices in modern agriculture, but in addition to improving soil chemical properties, there is a need to increase the ability of plants to absorb nutrients and mycorrhizae can play an important role here. Reduced amount of fertilizers increases the potential of mycorrhizal symbiosis and helps to increase plant nutrient uptake even in infertile soils.

Another important factor is ploughing, because due to the physical disturbance of the soil structure, the fungal hyphae structure gets damaged and the fungal diaspores get too deep into the soil and no symbiosis occurs. Minimized tillage and direct sowing help to maintain mycorrhizal structures and thus increase the potential for AM fungal contamination of crops and the viability of soil mycorrhizal potential.

Growing green manure and cover crops gives AM fungi the opportunity to overwinter with the host plant and form new spores. The species diversity of cultivated plants also plays an important role in maintaining the biodiversity of AM fungi. The species-rich crop rotation, the mixture of green manure crops as well as the main crops in the fields ensures higher above-ground species richness and thus also higher underground species richness.

For the enrichment of AM-poor soils, AM fungal inoculums can be used, which can be bought from manufacturers or grown locally. Although it is possible to add AM fungi to the fields as inoculum, their large-scale use is not reasonable due to the high cost. Once the soil fungal communities have become depleted, the inoculums are a good way to restore it, but annual sowing of fungi can be costly. At the same time, every farmer can adopt agricultural practices that directly or indirectly promote the beneficial relationships of plants with soil biota, including arbuscular mycorrhiza.

Tänuavaldused

Erilised tänud juhendajale, Inga Hiiesalule, nõu ja teadmistega aitamise eest. Aitäh!

Kasutatud kirjandus

- Akhtar MS, Siddiqui ZA. 2008. Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Potential Bioprotectants Against Plant Pathogens. In: Siddiqui Z.A., Akhtar M.S., Futai K. (eds) *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer, Dordrecht
- Augé, R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* **11**: 3–42.
- Bertol I, Guadagnin JC, González AP, Amaral AJ, Brignoni LF. 2005. Soil tillage, water erosion, and calcium, magnesium and organic carbon losses. *Scientia Agricola* **62**: 578-584. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162005000600011>
- Bothe, H. Arbuscular mycorrhiza and salt tolerance of plants. 2012. *Symbiosis* **58**: 7–16. <https://doi.org/10.1007/s13199-012-0196-9>
- Bullock D. G. 1992. Crop rotation. *Critical Reviews in Plant Sciences* **11**: 309-326. DOI: [10.1080/07352689209382349](https://doi.org/10.1080/07352689209382349)
- Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* **21**: 171-313.
- Brundrett M. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* **320**: 37-77.
- Celik, I., Ortas, I., Kilik, S. 2004. Effects of compost, mycorrhiza, manure and fertilizer on some physical properties of a Chromoxerert soil. *Soil and Tillage Research* **78**: 59-67. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.02.012>
- Davison J, Moora M, Öpik M, Adholeya A, Ainsaar L, Bâ A, Burla S, Diedhiou AG, Hiiesalu I, Jairus T, Johnson NC, Kane A, Koorem K, Kochar M, Ndiaye C, Pärtel M, Reier Ü, Saks Ü, Singh R, Vasar M, Zobel M. 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* **349**: 970-973

Dickson S. 2004. The Arum–Paris continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* **163**: 187-200. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01095.x>

Douds D D Jr., Nagahashi G, Pfeffer. 2005. On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. *Canadian Journal of Plant Science* **85**: 15-21. <https://doi.org/10.4141/P03-168>

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 Soil* **447**: 463–473. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04399->

Gera Hol WH, Cook R. 2005. An overview of arbuscular mycorrhizal fungi–nematode interactions. *Basic and Applied Ecology* **6**: 489-503.

Gianinazzi S, Gollotte A, Binet M, Tuinen D, Redecker D, Wipf D. 2010. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* **20**: 519–530.

Giovannetti M, Turrini A, Strani P, Sbrana C, Avio L, Pietrangeli B. 2016. Mycorrhizal Fungy in Ecotoxicological Studies: Soil Impact of Fungicides, Insecticides and Herbicides. *Prevention Today* **2**: 47-62.

Harrier LA, Watson CA. 2003. The role of Arbuscular Mycorrhizal Fungy in Sustainable Cropping systems. *Advances in Agronomy* **79**: 185-210.

Henneron L, Bernard L, Hedde M, *et al.* 2015. Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agronomy for Sustainable Development* **35**: 169–181. DOI 10.1007/s13593-014-0215-8

Herring JR, Fantel RJ. 1993. Phosphate rock demand into the next century: Impact on world food supply. *Nonrenewable Resources* **2**: 226–246. <https://doi.org/10.1007/BF02257917>

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

Hussey RS, Roncadori RW. 1982. Vesicular-Arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth. *Plant disease* **66**: 10-14.

Ijdo M. 2011. Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. *Mycorrhiza* **21**: 1–16. DOI 10.1007/s00572-010-0337-z

Joner EJ. 2000. The effect on long-term fertilization with organic or inorganic fertilizers on mycorrhiza-mediated phosphorus uptake in subterranean clover. *Biology and Fertility of Soils* **32**: 435-440.

Kabir Z. 2005. Tillage or no-tillage: Impact on mycorrhizae. *Canadian Journal of Plant Science* **85**: 23–29.

Kabir Z, Koide RT. 2002. Effect of autumn and winter mycorrhizal cover crops on soil properties, nutrient uptake and yield of sweet corn in Pennsylvania, USA. *Plant and Soil* **238**: 205–215.

Kahiluoto H, Ketoja E, Vestberg M, Saarela I. 2001. Promotion of AM utilization through reduced P fertilization. 2. Field studies. *Plant Soil* **231**: 65-79

Kapoor R, Evelin H, Mathur P, Giri B. 2013. Arbuscular mycorrhiza: Approaches for abiotic stress tolerance in crop plants for sustainable agriculture. *Plant acclimation to environmental stress* 359–401.

Kivlin SN, Hawkes CV, Treseder KK. 2011. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* **43**: 2294–2303.
doi:10.1016/j.soilbio.2011.07.012

Kladivko. 2001. Tillage systems and ecology. *Soil and Tillage Research* **61**: 61-76. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(01\)00179-9](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(01)00179-9)

Lekberg Y, Koide RT. 2005. Is plant performance limited by abundance of arbuscular

mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist* **168**: 189–204.

Marschner H, Dell B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* **159**: 89–102. <https://doi.org/10.1007/BF00000098>

Martín-Robles N, Lehmann A, Seco E, Aroca R, MC Rillig, Milla R. 2017. Impacts of domestication on the arbuscular mycorrhizal symbiosis of 27 crop species. *New Phytologist* **218**: 322-334.

Mosse B. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New plant phytology* **72**: 127-136.

Njeru EM, Avio L, Sbrana C *et al.* 2014. First evidence for a major cover crop effect on arbuscular mycorrhizal fungi and organic maize growth. *Agronomy for Sustainable Development* **34**: 841–848. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0197-y>

Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mader P, Boller T, Wiemken A. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of central Europe. *Applied Environmental Microbiology* **69**: 2816-2824

Parniske, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* **6**: 763–775. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1987>

Pirozynski KA & Malloch DW. 1975. The origin of land plants: a matter of mycotropism. *Biosystems* **6**: 153–164

Redecker D, Kodner R, Graham LE. 2000. Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science* **289**: 1920-1921.

Redecker D, Hijri I, Wiemken A. 2003. Molecular identification of arbuscular mycorrhizal fungi in roots: perspectives and problems. *Folia Geobotanica* **38**: 113-124.

Rivera-Becerril F, Tuiner D, Chatgnier O. 2017. Impact of a pesticide cocktail (fenhexamid, folpel, deltamethrin) on the abundance of *Glomeromycota* in two agricultural soils. *Science of The Total Environment* **577**: 84-93. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.098>

Rosendahl S. 2008. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **178**: 253-266.

Ryan MH, Graham JH. 2018. Little evidence that farmers should consider abundance or diversity of arbuscular mycorrhizal fungi when managing crops. *New Phytologist* **220**: 1092–1107.

Schüßler A. Glomeromycota phylogeny. 2020 <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/>

Smith SE, Jakobsen I, Grønlund M, Smith A. 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology* **156**: 1050–1057.

Smith SE & Read DJ. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Cambridge, UK: Academic Press

Schwartz M, Hoeksema J, Gehring C *et al.* 2006. The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. *Ecological letters* **9**: 501-643.

Zhang W, Lehmann A, Zheng W, You Z, Rillig MC. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: a meta-analysis. *New Phytologist* **222**: 543-555.

Zhang W, Ricketts TH, Kremen C, Carney K, Swinton SM. 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological economics* **64**: 253-260.

Talgre L, Luik A. 2018. Haljasvæetis – mullaviljakuse parandaja. Ed. Peetsmann E. Eesti Maailikool.

Tamm I, Tamm Ü, Ingver A, Koppel R, Tupits I, Bender A, Tamm S, Narits L, Koppel M. 2016. Different leguminous pre-crops increased yield of succeeding cereals in two consecutive years. *Soil & Plant Science* **66**: 593-601.

Toom M, Tamm S, Talgre L, Tamm I, Tamm Ü, Narits L, Hiiesalu I, Mäe A, Lauringson E. 2019. The Effect of Cover Crops on the Yield of Spring Barley in Estonia. *Agriculture* **9**: 172.

Treseder K, Allen M. 2000. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. *New Phytologist* **147**: 189-200.

Unger PW, McCalla TM. 1980. Conservation Tillage Systems. *Advances in Agronomy* **33**: 1-58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60163-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60163-7)

Vahter T. 2016. Krohmseente rakendamine taimekasvu soodustava meetmena. Magistritöö. Tallinna Ülikool

Vahter T, Nõges M. 2017. Lihtsa krohmseene inokulaadi kasvatamine ning võrdlus kaubanduslike toodetega taimekasvu suurendamiseks. *Agraarteadus* **2**: 94–105. <https://dx.doi.org/10.15159/jas.17.07>

Van der Heijden M. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology letters* **7**: 293-303

Venter ZS, Jacobs K, Hawkins HJ. 2016. The impact of crop rotation on soil microbial diversity: A meta-analysis. *Pedobiologia* 215-223. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.04.001>

Veresoglou SD, Rillig MC. 2011. Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi. *Biology Letters* **8**: 214–217

Waceke JW, Waudo SW, Sikora R. 2002. Effect of inorganic phosphatic fertilizers on the efficacy of an arbuscular mycorrhiza fungus against a root-knot nematode on pyrethrum. *International Journal of Pest Management* **48**: 307-313. DOI: 10.1080/09670870210149862

Wipf D, Krajinski F, Tuinen D, Recorbet G, Courty PE. 2019. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist* **233**: 1127-1142.

Wright S, Upadhyaya A. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **198**: 97–107. <https://doi.org/10.1023/A:1004347701584>

Öpik M, Vanatoa A, Vanatoa E, Moora M, Davison J, Kalwij JM, Reier Ü, Zobel M. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist* **188**: 223-241.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kaia Solnik

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Arbuskulaarset mükoriisat soodustavad põllumajandusviisid”, mille juhendaja on Inga Hiiesalu, 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 3.0, 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.

Kaia Solnik

21.05.2020