

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Polina Kasyanova

BAKTERID SAMBLIKE SEES JA ÜMBER

Bakalaureusetöö
Bioloogia ja elustiku kaitse
12 EAP

Juhendaja: Inga Jüriado, *Ph. D.*

Tartu 2020

INFOLEHT

Bakterid samblike sees ja ümber

Bakalaureusetöö eesmärgiks on välja tuua samblike ja bakterite omavahelised seosed. Anda ülevaade bakterite funktsioonidest, mitmekesisusest ning paiknemisest samblikutallusel. Kirjeldatakse bakterikoosluste erinevusi sõltuvalt lihheniseerunud seene liigist.

Märksõnad: samblik, bakterid, lihheniseerunud seen, tallus

CERCS teadusalad: B230 Mikrobioloogia, bakterioloogia, viroloogia, mükoloogia

Bacteria in and around lichens

The aim of the present Bachelor's thesis is to describe associations between lichens and bacteria. To overview the functions, diversity and location of bacteria in the lichen thallus and to describe how the communities of bacteria vary due to mycobiont identity.

Keywords: lichen, bacteria, lichenized fungi, thallus

CERCS research fields: B230 Microbiology, bacteriology, virology, mycology

Sisukord

SISSEJUHATUS.....	4
1. SAMBLIKUD	5
1.1. Samblikutalluse ehitus.....	6
1.2. Vegetatiivne paljunemine.....	9
1.3. Eoseline ehk suguline paljunemine	10
2. SAMBLIKUD JA BAKTERID.....	12
2.1. Bakterikoosluste funktsionaalsus samblikutalluses.....	12
2.1.1. Bakterid laguprotsessides	12
2.1.2. Bakterite osalus metabolismis	13
2.1.3. Bakterid, mis aitavad kaasa stressi talumisele.....	15
2.2. Bakterikoosluse varieeruvus sõltuvalt lihheniseerunud seene liigist.....	16
2.2.1. Bakterikooslused harilikus kopsusamblikus (<i>Lobaria pulmonaria</i>).....	16
2.2.2. Bakterikooslused perekonna <i>Lichina</i> ja <i>Xanthoria</i> liikides.....	17
2.2.3. Bakterikooslused erinevates lihheniseerunud seente perekondades.....	19
2.3. Bakterikoosluse varieeruvus sõltuvalt asukohast samblikus ja talluse vanusest	21
2.4. Bakterikoosluse varieeruvus sõltuvalt kasvukohast	23
2.5. Samblikutallusega assotsieeruvate seente ja bakterite omavahelised seosed	25
KOKKUVÕTE.....	27
SUMMARY	28
Tänuavaldused.....	29
KIRJANDUSE LOETELU	30
Internetiallikad.....	35

SISSEJUHATUS

Eluslooduses esineb palju erinevaid sümbioosi vorme. Üheks parimaks näiteks võib pidada samblikke. Samblikutalluses esinevad koos fotosünteesivõimeline fotobiont, milleks võib olla rohevetikas ja/või tsüanobakter, ning mükobiont ehk seen (Nash III 2008). Samblikes esinevad ka bakterid ning mitmes uuringus on näidatud nende olulist rolli samblike sümbioosis ja nende mõju samblikutallusele (Bates jt 2011; Erlacher jt 2015; Grube jt 2015; Cernava jt 2017; Grube 2018; West jt 2018). Bakterikoosluste avastamine on paljastanud teavet nende mitmekesisuse kohta samblikutallusel (Grube ja Berg 2009; Bates jt 2011; Bjelland jt 2011; Hodkinson jt 2012). Hiljutistest uuringutest on selgunud, et samblikes on mõningal määral ka klassi *Cystobasidiomycetes* kuuluvaid pärmseeni (Spribile jt 2016; Lendemmer jt 2019). Samblike keeruline sümbioos aitab neil hõivata väga mitmekesiseid elupaiku, mis muidu ei sobi kasvamiseks teistele hulkraksetele organismidele (Purvis 2000; Grube ja Wedin 2016).

Käesolev bakalaureusetöö on kirjanduse ülevaade, mille eesmärgiks on välja tuua samblike assotsiatsioonid mittefotosünteesivate bakteritega. Töös kirjeldatakse lisaks veel samblike ehitust ja bioloogiat ning tutvustatakse samblikega assotsieeruvate bakterite mitmekesisust, asukohta samblikutallusel ja funktsioone.

1. SAMBLIKUD

Fossiilsete tõendite kohaselt tekkisid samblikud Alam-Devoni ajastul (Aschenbrenner jt 2016). Samblik on liitorganism (Nash III 2008). See koosneb foto- ja mükobiondist, mis on omavahel sümbiootilistes suhtes (Nash III 2008; Smith jt 2020), kuid kohati võib täheldada ka parasitismi tugevaid ilminguid (Honegger 2008). Sellises sümbioosis mängivad olulist rolli ka bakterite kogumid (Bates jt 2011), mis võivad muutuda olenevalt substraadist, kõrgusvööndist ning geograafilisest piirkonnast (Cardinale jt 2012a; Hodkinson jt 2012). Fotobiondiks on samblikus rohevetikas ja/või tsüanobakter ning mõlemad on fotosünteesivõimelised, sest neis esineb klorofüll (Friedl ja Büdel 2008). Esineb ka selline kooseluvorm, kus samblikus on samaaegselt nii rohevetikas kui ka tsüanobakter (*Cyanobacteria*) (Purvis 2000). Fotobiontidest on kõige sagedamini esindatud rohevetikate perekonnad *Trebouxia* ja *Trentepohlia* ning tsüanobakteri perekond *Nostoc* (Friedl ja Büdel 2008). Fotobiont ei ole võimeline sümbioosis suguliselt paljunema ning paljuneb ainult pooldumise teel (Purvis 2000), samas kui samblikut moodustav seen ehk mükobiont paljuneb seksuaalselt (Grube 2018). Samblikke süstematiseeritakse mükobiondi järgi (Grube ja Wedin 2016) ning teaduslikult nimetatakse neid lihheniseerunud seenteks (Randlane ja Saag 2004). Umbes 20% kõigist seentest on lihheniseerunud (Purvis 2000). Sümbioosis osalevad seened kuuluvad suuremas osas hõimkonda kottseened (*Ascomycota*) ning vähem hõimkonda kandseened (*Basidiomycota*) (Cardinale jt 2006; Grube 2018; Smith jt 2020). Lisaks mükobiondile on samblikutallust võimelised koloniseerima ka teised seened, mis interakteeruvad peremees samblikuga erinevatel viisidel, alates kommensalismist ning lõpetades parasitismiga (Wedin jt 2016). Lihhenikoolne samblik elab oma peremehega pigem kommensaali kui parasiidina (Grube 2018). Potentsiaalseks sümbioosi partneriks on Spribille jt (2016) välja toonud sambliku koorkihti asustavat pärmseente klassi *Cystobasidiomycetes* (*Basidiomycota*). Pärmseeni on leitud ka paljudest samblikest perekonnast *Cladonia* (Černajová ja Škaloud 2019). Pärmseeni leidsid Duarte jt (2016) ka Antarktikas kasvavates samblikest *Usnea antarctica*, *U. aurantiaco-atra* ja *Ramalina terebrata* ning neis domineerisid pärmseened kandseente hõimkonna alamhõimkonnast *Agaricomycotina* ja *Pucciniomycotina*. Lendemer jt (2019) uuringus uuriti 339 lihheniseerunud seene liiki ning leiti, et ainult üheksal liigil esines klassi *Cystobasidiomycetes* kuuluv pärmseen ning see viitab sellele, et need pärmseened on samblikes vähelevinud. Pärmseente vähest esinemist samblikutalluses täheldasid oma uuringus ka Mark jt (2020).

Seene ja fotosünteesiva partneri kooselust saab eelkõige kasu mükobiont, samas kui fotobiont saab kaitset tugeva valguse, ekstreemsete temperatuuri muutuste ning põua eest (Nash III 2008). Mükobiont saab fotobiondilt fotosünteesi käigus sünteesitud süsivesikuid (Nash III 2008). Tsüanobakteritelt transporditakse glükoosi ning rohevetikatelt suhkrualkohole (Purvis 2000). Lisaks on tsüanobakterid võimelised siduma atmosfäärist lämmastikuühendeid, mis samuti edastatakse mükobiondile (Nash III 2008). Kono jt (2017) on leidnud, et süsiniku vahetus toimub ka rohevetika *Trebouxia* ja mittefotosünteesivate alfa proteobakterite (*Alphaproteobacteria*) vahel.

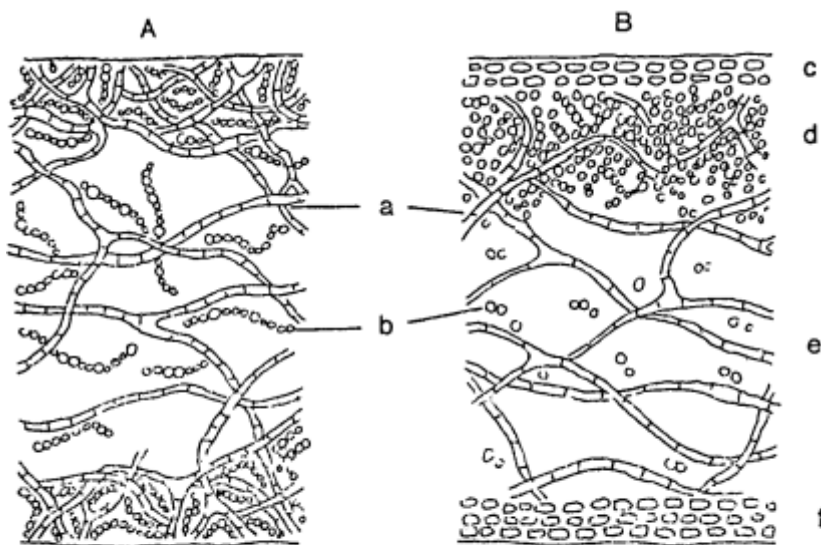
1.1. Samblikutalluse ehitus

Samblikutalluses võivad koos eksisteerida mitmed seene ning rohevetika ja/või tsüanobakteri liigid (Mark jt 2020) koos mittefotosünteesivate bakteritega (Smith jt 2020). Talluses asub fotobiondi kiht tavaliselt seeneniitidest moodustunud kaitsva struktuuri sees (Grube ja Wedin 2016; Grube 2018; West jt 2018; Fernández-Brime jt 2019). Selline talluse ehitus aitab tal hakkama saada erinevates keskkonnatingimustes (Purvis 2000). Talluse võime taastuda pärast kuiva perioodi on poikilohüdrilisus (West jt 2018), mis aitab samblikel elus püsida ekstreemsetes keskkonnatingimustes (Purvis 2000). Ekstreemseks tingimuseks võib olla näiteks liiga kõrge või madal õhutemperatuur (Purvis 2000), soolsus (Bjelland jt 2011) või kõikuva veetasemega rannikuvööndi kivid, kus teistel organismidel on raske ellu jääda (West 2018). Samblikud saavad hästi hakkama ka kõrgetel laius- ja pikkuskraadidel, kus elamistingimused muutuvad ebasoodsaks enamike teiste hulkraksete organismide jaoks (Purvis 2000; Grube ja Wedin 2016).

Samblike tallus kasvab aeglaselt, tavaliselt paar millimeetrit aastas ja on pikaealine (Cardinale jt 2008). See, millise kuju tallus võtab, määrab tihtipeale seen (Büdel ja Scheidegger 2008; Aschenbrenner jt 2016; Grube ja Wedin 2016), sest selle biomass on suurem kui rohevetika ja/või tsüanobakteri oma (Grube ja Wedin 2016).

Samblikutalluse tüüpe jagatakse homöomeerseks (Joonis 1A) ja heteromeerseks (Joonis 1B) (Büdel ja Scheidegger 2008). Homöomeerne tallus on kihtideks eristumata (Randlane ja Saag 2004; Aschenbrenner jt 2016). Talluses on seeneniidid korrapäratult läbisegi fotobiondi rakkudega (Randlane ja Saag 2004). Heteromeerse ehitusega tallus on mitmekihiline (Randlane ja Saag 2004; Aschenbrenner jt 2016). Kõige pealmist talluse kihti nimetatakse ülemiseks

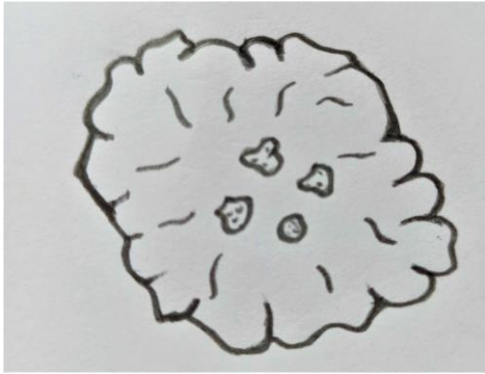
koorkihiks ning seal paiknevad seeneniidid (Büdel ja Scheidegger 2008). Samuti võib see sisaldada ka värvilisi pigmente, mis annavad tallusele värvuse (Randlane ja Saag 2004). Ülemise koorkihi all on vetikakiht, kus toimub fotosüntees (Büdel ja Scheidegger 2008). Vetikakihi all on südamikukiht, mis koosneb korrapäratult ja hõredalt asetunud seeneniitidest ning kõige alumine kiht on alumine koorkiht, mis on tugevalt pigmenteerunud (Randlane ja Saag 2004; Büdel ja Scheidegger 2008). Alumine koorkiht on võimeline ka vett imama ning selle all võivad omakorda esineda ritsiinid, millega samblik ennast substraadi külge kinnitab (Büdel ja Scheidegger 2008).



Joonis 1. Homöomeerse (A) ja heteromeerse (B) talluse siseehitus
a – mükobiondi hüüfid d – vetikakiht
b – fotobiondi rakud e – südamikukiht
c – ülemine koorkiht f – alumine koorkiht

Joonis 1. Samblikutalluse tüübid. A – homöomeerne tallus, B – heteromeerne tallus (Trass ja Randlane 1994).

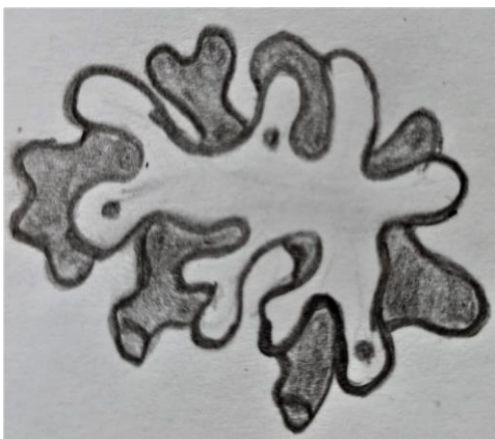
Samblikutalluse morfoloogia järgi eristatakse mitut tüüpi talluseid. Üheks morfortüübiks on koorkjas tallus (Joonis 2), mis kinnitub substraadile kogu alumise pinnaga (Büdel ja Scheidegger 2008) ning substraadil olles meenutab koorkikut või eri värvi kirmet (Randlane ja Saag 2004). Talluse pind võib olla katkematu. Samas võib see olla ka praguline või areoleeritud (Büdel ja Scheidegger 2008).



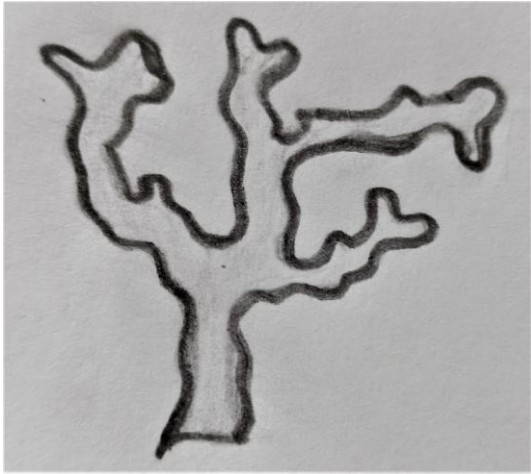
Joonis 2. Koorikjas tallus

Koorikjale tallusele sarnaseks tallusetüübiks on soomusjas tallus, mis koosneb väikestest soomuse-taolistest moodustistest, mis kinnituvad tihtipeale vaid osaga oma alaküljest substraadi külge (Randlane jt 2019). Soomused asuvad väga lähestikku või katavad osaliselt üksteist (Randlane ja Saag 2004).

Lehtjas tallus (Joonis 3) on lame, lapik (Randlane jt 2018) ja rosetja kujuga ning kinnitub ainult osaliselt substraadi külge (Trass ja Randlane 1994). Lehtjas tallus jaguneb erineva kuju ja suurusega hõlmadeks (Büdel ja Scheidegger 2008). Veel üheks tallusetüübiks on põõsasjas tallus (Joonis 4), mis on substraadist eemale hoidev või rippuv (Trass ja Randlane 1994). Talluseharud võivad kasvada ka püstiselt ja moodustada erineva kujuga põõsataolisi kogumeid (Randlane jt 2019).



Joonis 3. Lehtjas tallus



Joonis 4. Põõsasjas tallus

1.2. Vegetatiivne paljunemine

Vegetatiivse paljunemise puhul levivad mõlemad samblikukomponendid koos. Selline paljunemine on samblike hulgas laialt levinud ning võib toimuda talluse küljest murduvate tükikeste kaudu, mis hiljem hakkavad taas kasvama (Randlane ja Saag 2004).

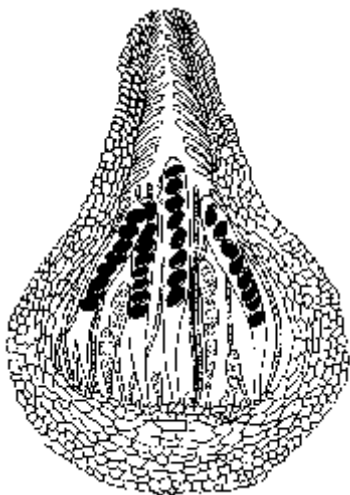
Kõige tavalisemad vegetatiivse paljunemise vahendid on soreedid ja isiidid (Grube ja Wedin 2016; Randlane jt 2019). Soreedid on väikesed ümmargused kehakesed samblikutalluse pinnal, mis sisaldavad mõningaid fotobiondi rakke, mis on ümbritsetud seenehüüfidega (Büdel ja Scheidegger 2008; Grube ja Wedin 2016). Tallusel võivad soreedid olla lahtiselt ja katta kogu talluse pinna tiheda ning paksu kihina (Randlane ja Saag 2004). Sageli on soreedid koondunud kogumikesse ja neid kogumikke nimetatakse soraalideks (Büdel ja Scheidegger 2008). Soraalide asendit, kuju ja värvust kasutatakse sageli lihheniseerunud seene liikide määramistunnustena (Randlane ja Saag 2004). Isiidid on talluse väljakasved, mis sisaldavad seeneniitidest koorkihiga kaetud vetikarakke (Randlane jt 2019). Samblik saab levida, kui isiid murdub talluse küljest lahti (Randlane jt 2019). Kujult on isiidid pulkjad või harunenud (Büdel ja Scheidegger 2008; Randlane jt 2019).

Sarnaselt isiididele on ka teisi talluse moodustisi, mis on kaetud koorkihiga ning võivad toimida paljunemisvahenditena, näiteks blastiidid ja šisiidid. Blastiidid on ümmarguse kujuga ning tekivad tallusest pungumise teel. Šisiidid on aga väikesed soomusjad väljakasved, mis tekivad siis, kui talluse ülemine kiht hakkab kooruma (Randlane ja Saag 2004; Nash III 2008).

1.3. Eoseline ehk suguline paljunemine

Samblikud võivad paljuneda ka suguliselt ehk sugulise protsessi tagajärjel tekkinud eoste kaudu (Bowler jt 1975). Eoselise paljunemise puhul levivad mükobiont ja fotobiont eraldi ning uue talluse tekkimiseks peavad mõlemad komponendid soodsates keskkonnatingimustes taas ühinema (Randlane ja Saag 2004). Mükobiont võib paljuneda erinevate eoste nt püknidiospooride või kott- ja kandeoste abil (Randlane ja Saag 2004). Tihtipeale on sambliku mükobiondiks kottseen (Honegger 2012). Enne kui tekivad kott- ja kandeosed peab toimuma mükobiondi suguline protsess, mille tulemusel hakkavad samblikutallusel arenema viljakehad. Tavaliselt koosneb viljakeha vaid seeneniitidest, kuid vahepeal võib seal leiduda ka fotobionti (Randlane ja Saag 2004). Kaks põhilist askoomi tüüpi on periteetsium ja apoteetsium (Büdel ja Scheidegger 2008).

Periteetsium on urnikujuline sulgeosla (Joonis 5), mis on talluse või substraadi sisse süüvinud (Randlane ja Saag 2004). See avaneb pinnale täpikujulise poori e ostiooliga (Büdel ja Scheidegger 2008). Periteetsiumi sees on kotteoseid sisaldavad eoskotid e askused (Randlane ja Saag 2004). Kotteoste vahel on sellised steriilsed hüüfid nagu parafüüsid, parafüsoidid ja pseudoparafüüsid (Büdel ja Scheidegger 2008). Periteetsiumi avaust ümbritsevad perifüüsid või perifüsoidid (Randlane ja Saag 2004).



Joonis 5. Sambliku sulgeosla – periteetsium (Pögeller jt 2006).

Apoteetsium on avatud viljakeha (Joonis 6), mis on liua- või kettakujuline (Büdel ja Scheidegger 2008). Apoteetsiumid asuvad tihtipeale talluse pinnal ning võivad olla tallusest erinevat värvi (Randlane jt 2019). Eosed on eoskottides ning koos parafüüsides moodustavad

eoslava e hümeeniumi. Parafüüside tipud moodustavad epiteetsiumi ning võivad tihtipeale olla jämenenud ning värvunud (Randlane ja Saag 2004). Hümeeniumi all paiknev kiht on hüpoteetsium (Büdel ja Scheidegger 2008).



Joonis 6. Sambliku avatud viljakeha ehk apoteetsium (Pögeller jt 2006).

2. SAMBLIKUD JA BAKTERID

Samblike määratlus on arenenud kahe või kolme osalistest assotsiatsioonidest mitme liigi sümbioosideks, kus ka bakteritel on oluline roll (Leiva jt 2016). Samblikutallusega seotud bakterikooslused ei ole ümbritsevas keskkonnas leiduvate bakterite laiendus (Bates ja 2011). Need võivad olla mõjutatud mitmesuguste abiootiliste ja biootiliste tegurite poolt (Aschenbrenner jt 2016). Tänu tundlikkusele muutuvate tingimuste suhtes võivad samblikega seotud bakterite funktsioonid suuresti varieeruda (Cernava jt 2017). Bakterite erinevad funktsioonid aitavad samblikel hakkama saada äärmuslikes ja toitainetevaestes keskkonnatingimustes (Grube 2018). Bakterid moodustavad tihtipeale samblike pinnal biokilelaadseid kogumikke (Cardinale jt 2012b). Sambliku toodetud sekundaarsed samblikuained võivad mõjutada ka nende all olevate mullabakterite kooslust, mis näitab ka samblike üldist rolli looduslike mikrokeskkondade mõjutajatena (Leiva jt 2016). Sümbioosi käigus tekkinud samblikutallus on mikroorganismide jaoks miniatuurne ökosüsteem (Aschenbrenner jt 2016), kus esinevad fotobiondid kui tootjad, mükobiondid kui tarbijad ning bakterid kui toetajad, kes aitavad kaasa toitainete omandamisele, ringlussevõtule ja teiste mikroobirühmade antagonismile (Sigurbjörnsdóttir jt 2016).

2.1. Bakterikoosluste funktsionaalsus samblikutalluses

Grube jt (2015) on leidnud, et bakteritel on samblikes palju erinevaid funktsioone. Nendeks on sambliku toitainete, eriti lämmastiku, fosfori ja väävliga varustamine; resistentsuse tekitamine biootiliste stressifaktorite vastu (st patogeenide kaitse); resistentsuse tekitamine abiootiliste tegurite vastu; fotosünteesi toetamine vitamiin B12 varustamisega; seente ja vetikate kasvu toetamine hormoonide varustamisega; metaboliitide detoksifikatsioon; lisaks ka sambliku talluse vanema osa lagundamine (Grube jt 2015).

2.1.1. Bakterid laguprotsessides

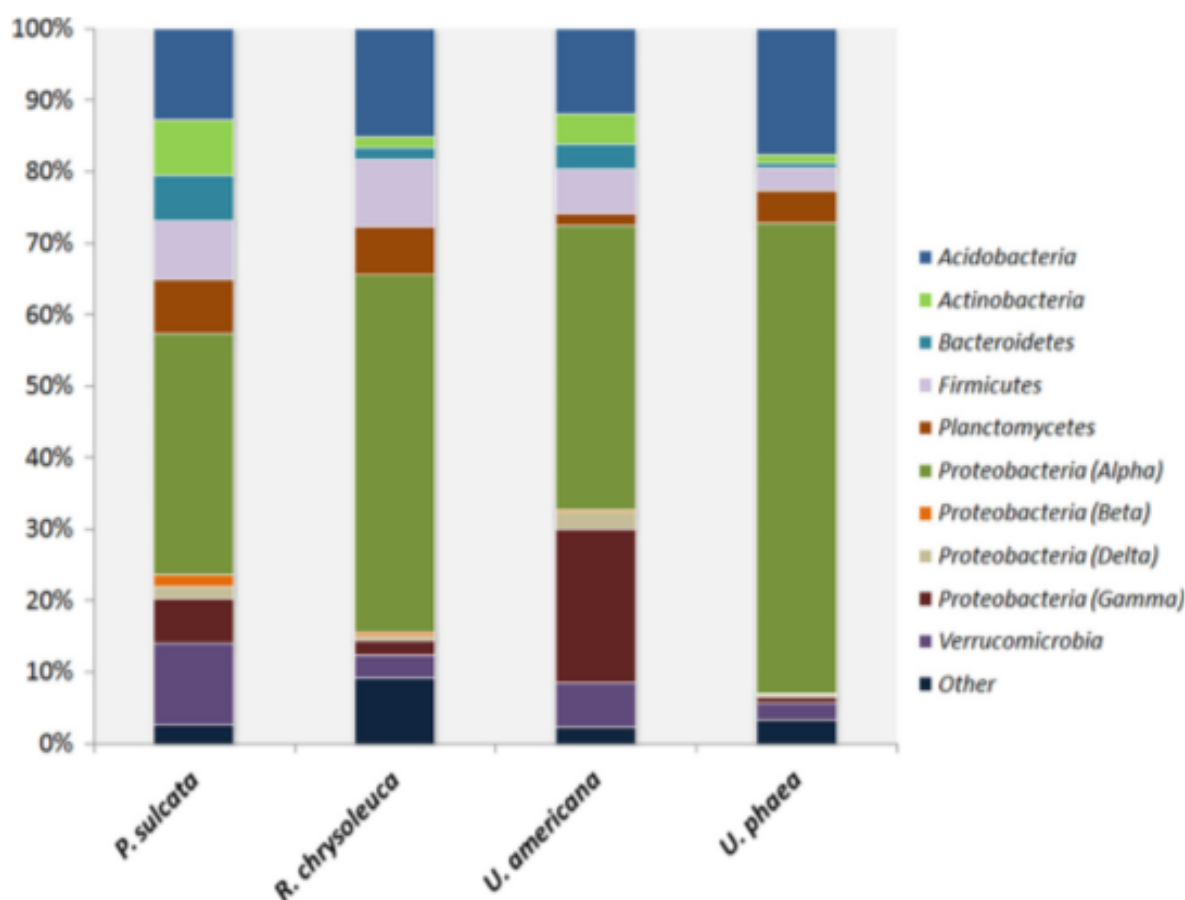
Fernández-Gómez jt (2013) uurisid merest kogutud bakterite hõimkonda *Bacteroidetes* ja leidsid, et need bakterid on spetsialiseerunud polümeersete orgaaniliste ainete lagundamisele ja kohandunud kinnistatud elustiiliks läbi adhesioonivalkude tootmise. Hõimkonna *Bacteroidetes*

esindajaid on leitud harilikust kopsusamblikust (*Lobaria pulmonaria*) (Cernava jt 2017) ning paljudest teistest samblikest nagu *Parmelia sulcata*, *Rhizoplaca chrysoleuca*, *Umbilicaria americana*, *U. phaea*, *Hydropunctaria maura*, *Ophioparma ventosa*, *Pertusaria corallina* ja *Rhizocarpon geographicum* (Bates jt 2011), *Lichina pygmaea*, *L. confinis*, *Lathagrium cristatum* ja *L. fuscovirens* (West jt 2018). Bakterite perekond *Sphingomonas* on võimeline lagundama orgaanilist ja ksenobiootilist ainet ning seda on leitud Arktikas ja Antarktikas kasvavatest samblikest (Videira jt 2008; Lee jt 2014). Selle bakteri taksoni esinemine samblikus viitab sellele, et bakterid lagundavad kõduneva sambliku osi ning võtavad sealt saadud toitained uuesti kasutusse (Aschenbrenner jt 2016). Bakterite perekondadel *Paenibacillus* ja *Streptomyces* on kitinolüütiline toime, mistõttu on nad võimelised lagundama samblike erinevaid osasid (Cardinale jt 2006). Harilikus kopsusamblikus (*Lobaria pulmonaria*) leidsid Cernava jt (2017) baktereid seltsist *Chthionibacterales*, kes olid peamised n-fünüülalkaanhappe lahustumise põhjustajaks, samas kui alfaproteobakterid (*Alphaproteobacteria*) osalesid fenüülpropanoidi, ksüleenoolide ja kresoolide (põhiliselt *Rhodospirillales*) ning kloroaromaatsete ühendite (*Myxococcales*) lagundamises.

2.1.2. Bakterite osalus metabolismis

Erlacher jt (2015) poolt tehtud SEED-põhine analüüs, mis võimaldab täielike ja osaliste geenijärjestuste hierarhilist korraldamist ja funktsioonide kvalifitseerimist, näitas, et seltsi *Rhizobiales* (alfaproteobakterid) kuuluvad bakterid on seotud auksiini ja B12 vitamiini biosünteesiga ning lämmastiku fikseerimisega. Samuti kaitsevad bakterid samblikku stressi eest. Bakterid *Rhizobiales* on võimelised tungima sambliku ülemise koorkihi sisemiste hüüfide geelja maatriksi erinevatesse sügavustesse (Erlacher jt 2015).

Bates jt (2011) leidsid samblikest *Parmelia sulcata*, *Rhizoplaca chrysoleuca*, *Umbilicaria americana* ja *U. phaea* (Joonis 7) lämmastiku fikseerivaid baktereid, mis kuulusid perekondadesse *Frankia* (aktinobakterid, *Actinobacteria*), *Beijerinckia*, *Bradyrhizobium* ja *Azospirillum* (alfaproteobakterid) ning nad täheldasid ka seltsi *Rhizobiales* esinemist. Kõige rohkem esines lämmastiku fikseerivaid baktereid sugukonast *Acetobacteraceae* (alfaproteobakterid). Samblikes esines veel baktereid hõimkondadest proteobakterid (*Proteobacteria*), *Acidobacteria*, *Firmicutes*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes*, *Verrucomicrobia* (Bates jt 2011).



Joonis 7. Samblikest *Parmelia sulcata*, *Rhizoplaca chrysoleuca*, *Umbilicaria americana* ja *Umbilicaria phaea* tuvastatud bakterite rühmad (Bates jt 2011).

Cernava jt (2017) uurisid hariliku kopsusamblikuga (*Lobaria pulmonaria*) seotud bakterite funktsioone. Tulemuste analüüsil selgus, et metagenoomis olevad geenid omistati kaaliumi ja lämmastiku metabolismile ja selle eest vastutasid valdavalt (96%) alfa-proteobakterite hulka kuuluv selts *Rhodospirillales* ning vähesel määral ka *Sphingobacterales* (kaaliumi metabolism) ja *Sphingomonadales* (lämmastiku metabolism). Bakterid *Rhodospirillales* panustavad ka suures osas (94 ja 96%) ammoniaagi ja kaaliumi omastamise ning transpordisse, samuti ka nitraatide ja nitritite ammonifikatsiooni ning lämmastikoksiidide tootmisesse. Bakterite *Sphingobacterales* funktsiooniks on raua ja väevli metabolism. Proteobakteritele (eriti *Myxococcales*) omistati fosfaadi metabolismi funktsioon. Lämmastiku metabolism tuvastati metatranskriptoomia abil bakteritel seltsist *Chthinoobacterales* ja vähesel määral ka seltsist *Rhodospirillales*. Leiti, et nii raua omandamine kui ka metabolism on omased ainult

bakteritele *Sphingobacteriales* ja *Sphingomonadales*, viimane vastutab ka raua transpordi ja vitamiin B12 biosünteesi eest. Bakterid seltsist *Chthioniobacterales* kodeerisid geene, mis osalesid riboflaviini ja biotiini vitamiinide sünteesis; leiti, et nad sünteesisid ka folaati. Tiamiini, püridoksiini ja folaadi süntees omistati valdavalt proteobakteritele (peamiselt *Rhodospirillales*) (Cernava jt 2017).

2.1.3. Bakterid, mis aitavad kaasa stressi talumisele

West jt (2018) on leidnud, et samblikes *Lichina pygmaea* ja *L. confinis* esinevad bakterid hõimkonnast *Deinococcus* on UV-kiirgusele väga vastupidavad. Bakterid hõimkonnast *Chloroflexi* on fototroopsed (West jt 2018) ehk kasutavad energiaallikaks valguskiirguse energiat (Chamikara 2016). Samblikus *Lichina pygmaea* olevad epifüütilised aktinobakterid (*Actinobacteria*) ja mitmesuguste meretaimedega ja -loomadega seotud perekond *Phaeobacter* toodavad bioaktiivseid molekule, mis pärsivad vetika eoste, seente ja vastsete asustamist ning võivad kaasa aidata peremeesorganismi kaitsese bioohu tekkimisel (Rao jt 2007).

Cernava jt (2015) leidsid, et hariliku kopsusambliku (*Lobaria pulmonaria*) mikrobiom sisaldab mitmeid antagonistlikke baktereid. Kõige arvukamad antagonistid olid perekondadest *Stenotrophomonas*, *Pseudomonas* ja *Burkholderia*. Cernava jt (2019) uurisid h. kopsusambliku hüdratatsiooni ja dehüdratatsioonivõimet ning seda, millised bakterid võivad sellele kaasa aidata. Leiti, et kuivades tingimustes olid levinud süsivesiniku lagundamist kodeerivad transkriptid ning transkriptid, mis osalesid stressikaitse mehhanismides. Kõik need olid omistatud gammaproteobakteritele (*Gammaproteobacteria*). Vastupidiselt dehüdreeritud staadiumile seostati kõik süsivesikute lagundamisega seotud transkriptid grammpositiivsetele bakteritele *Firmicutes*. Samuti leiti, et hüdreeritud tingimustes olid seltsi *Rhizobiales* kuuluvad bakterid aktiveerunud. Sellistel tingimustel olid transkriptidega määratud sellised SEED kategooriad nagu liikuvus, kemotaksis, virulentsus, haigused ja kaitse. Lisaks veel süsivesikud, kofaktorid, vitamiinid, pigmendid, membraani transport, respiratsioon ning osad transkriptid olid klassifitseerimata. Kuivades tingimustes olid nendeks kategooriateks vastavalt süsivesikud, kofaktorid, vitamiinid, pigmendid, respiratsioon, stressivastus ning suhkrude polümeeride lagundamine millega kaasnes ketoonide metabolism (Cernava jt 2019). Cernava jt (2017) on leidnud, et h. kopsusamblikus olevad bakterite seltsid *Myxococcales* ja *Sphingobacteriales* on seotud stressivastuse funktsiooniga, peamiselt oksüdatiivse stressi ja kuumašokiga. *Rhodospirillales* on seotud kuumašokiga. *Sphingobacteriales* on seotud

lämmastiku limiteerimisega ning *Myxococcales* soojusstressiga. Kõik need bakterite rühmad kasutavad oksüdatiivse stressi vastu kaitsemehhanisme. Samuti leiti, et *Chthoniobacterales* kodeeris redoks-tundlikku transkriptsiooni regulaatorit ja *Rhodospirillales* rubrerütriini, mis osalevad oksüdatiivse stressi talumises anaeroobsetes bakterites. Proteobakterid aitavad kaasa glutatioonist sõltuvale kaitsele ROS-i (reaktiivse hapniku liigid) oksüdatiivsete kahjustuste eest ning *Myxococcales* sisaldab resistentsusmehhanisme happelise stressi vastu (Cernava jt 2017).

Cernava jt (2017) leidsid, et bakterite seltsidel *Chthoniobacterales* ja *Myxococcales* esineb resistentsus antibiootikumide ja toksiliste ühendite vastu. Metagenoomi analüüsimisel tehti kindlaks, et nad on arseeni ja tsingi suhtes vastupidavad. Samas kui *Sphingomonadales* ja *Sphingobacterales* olid vastupidavad koobalti ja kaadmiumi suhtes. Proteobakterite hulka kuuluvatel bakteritel *Myxococcales* leiti seost kemotaksisega. Leiti ka, et *Rhodospirillales* on vastutav flagellaari liikuvuse eest, samas kui metatranskriptomia tulemused näitasid, et flagellaaride liikuvuse põhjustajaks on *Sphingobacterales*, millele järgnesid *Chthoniobacterales* ja *Myxococcales* (Cernava jt 2017).

2.2. Bakterikoosluse varieeruvus sõltuvalt lihheniseerunud seene liigist

Bakterikooslused võivad erineda erinevate samblikke moodustavate lihheniseerunud seente liikide vahel (Bates jt 2011). Bakterikoosluste erinevusi samades lihheniseerunud seentes võib seostada mitmesuguste põhjustega, näiteks metagenoomse sekveneerimise meetodiga, kasutatud andmebaasidega või bakterite aktiivsusega metatranskriptsioonilise analüüsi korral (Aschenbrenner 2015). Hodkinson jt (2012) on märkinud, et bakterikoosluste erinevused võivad tuleneda nii fikseeritud lämmastiku kättesaamisest kui ka fikseeritud süsiniku tüübist.

2.2.1. Bakterikooslused harilikus kopsusamblikus (*Lobaria pulmonaria*)

Lihheniseerunud seened on võimelised tootma sekundaarseid metaboliite, mis on neile unikaalsed ning koosnevad mitmest sajast ühendist, mida ladestatakse seente hüüfide rakuvälisele pinnale (Elix ja Stocker-Wörgötter 2008). Aschenbrenner jt (2016) uurisid harilikku kopsusamblikku (*Lobaria pulmonaria*), kellel on lehtjas tallus ning teda leidub peamiselt vanades saastumata õhuga metsades. See liik on mudelsüsteemina sobiv, sest on kiirekasvuline, epifüütne ning ta sisaldab vähesel määral sekundaarseid metaboliite

(samblikuained), mis muidu võivad segada läbiviidavaid analüüse. Võib järeldada, et sekundaarsed metaboliidid mängivad vaid väikest rolli h. kopsusambliku seotud bakterikoosluste struktuuri kujunemisel (Aschenbrenner jt 2016). Fluoresentsi in situ hübridisatsiooni (FISH) ja konfokaalse laserskaneerimise mikroskoopia (CLSM) kombineeritud meetoditega näitasid Aschenbrenner jt (2016) alfaproteobakterite hulka kuuluva seltsi *Rhizobiales* ülekaalu h. kopsusambliku tallusel. Seltsist *Rhizobiales* olid esindatud sugukonnad *Methylobacteriaceae*, *Bradyrhizobiaceae* ja *Rhizobiaceae*. Samuti domineeris selts *Sphingomonadales*, millele järgnesid hõimkonnad *Sphingobacteria*, aktinobakterid ja klass *Spartobacteria* (Aschenbrenner jt 2016). Cernava jt (2017) uuringu tulemusel leiti, et h. kopsusamblikus on lisaks seltsile *Rhizobiales* ja hõimkonnale tsüanobakterid (*Cyanobacteria*) esindatud veel bakterite seltsid *Sphingomonadales* ($10,2 \pm 3,3\%$), *Rhodospirillales* ($5,8 \pm 2,5\%$), *Myxococcales* ($4,7 \pm 0,8\%$, proteobakterid), *Chthoniobacterales* ($4,3 \pm 0,7\%$, *Verrucomicrobia*) ja *Sphingobacteriales* ($5,8 \pm 2,8\%$, *Bacteroidetes*). Seltsist *Sphingobacteriales* oli tuvastatud kaks sugukonda *Sphingobacteriaceae* ja *Chitinophagaceae*. Seltsist *Chthoniobacterales* oli samuti tuvastatud kaks sugukonda *Chthoniobacteraceae* ja *Xiphinematobacteriaceae*. Rikkalikult oli tuvastatud alfaproteobakterite hulka kuuluvat seltsi *Sphingomonadales*, kuhu kuulusid sugukonnad *Sphingomonadaceae* ja *Erythrobacteraceae* ning *Rhodospirillales* seltsi kuuluvad sugukonnad *Acetobacteraceae* ja *Rhodospirillaceae*. Seltsist *Myxococcales* olid tuvastatud mitmed sugukonnad nagu *Polyangiaceae*, *Phaselicytidaceae*, *Cystobacteraceae*, *Haliangiaceae* ja *Sandaracinaceae* (Cernava jt 2017).

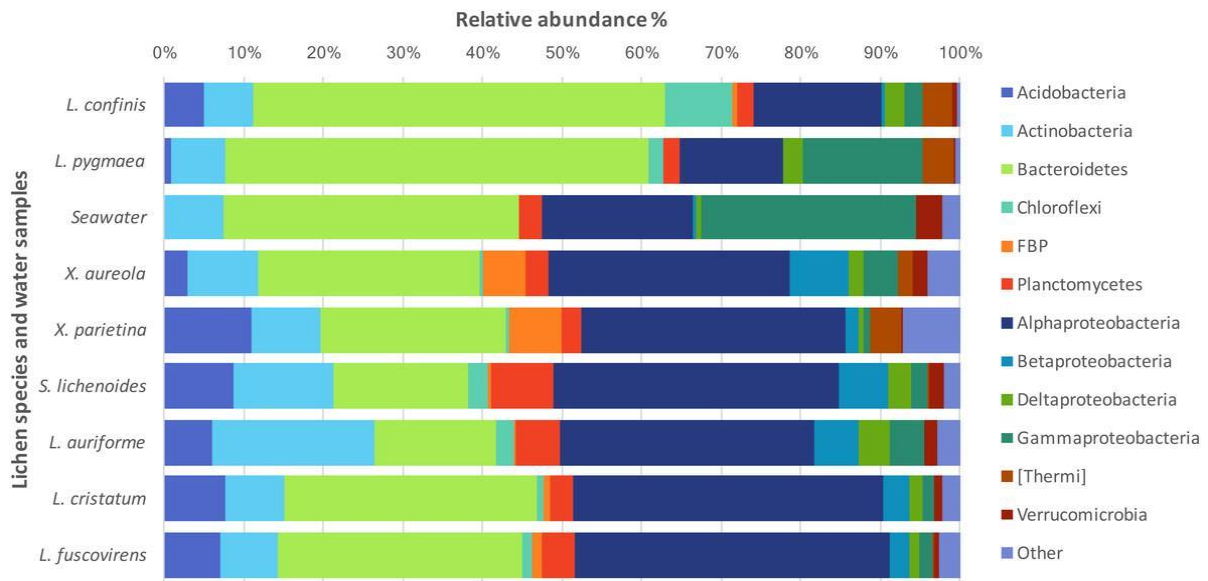
2.2.2. Bakterikooslused perekonna *Lichina* ja *Xanthoria* liikides

West jt (2018) uurisid samblikke *Lichina confinis* ja *L. pygmaea* kelle fotobiondiks on enamasti tsüanobakterid, mis on liigiti erinevad. Nendest liikidest leitud tsüanobakterid kuulusid suuremas osas *Rivularia* perekonda. Ülejäänud aga seltsi *Chroococcales* (sealhulgas sugukonda *Xenococcaceae* ja perekonda *Chroococciopsis*) ning sugukonda *Pseudanabaenaceae* (West jt 2018).

Mere ääres kasvavate samblikega seotud mittefotosünteesilisi baktereid on vähe uuritud. Uuringus West jt (2018) uuriti 16S rRNA geeni järjestuse abil erinevaid rannikul kasvavaid samblikke, mis koguti Prantsusmaal Atlandi ookeani äärest ning analüüsiti nendega assotsieerivate bakterite kooslusi. Uuriti rangelt mereäärse kasvukohaga tsüanosamblikke *Lichina pygmaea* ja *L. confinis* (Joonis 8), ning korpsamblikke *Xanthoria aureola* ja *X.*

parietina (Joonis 8), mis asustavad rannikupiirkonna erinevaid alasid. *Lichina* liikidega seotud bakterikooslused olid oluliselt erinevad, jagades vaid 33 tuumik OTU-d. Hõimkonna *Bacteroidetes* perekonnad *Rubricoccus*, *Tunicatimonas* ja *Lewinella* jagunesid kahe *Lichina* liigi vahel erinevalt. See võib tuleneda sellest, et need bakterite perekonnad kuuluvad ökoloogiliselt diferentseeritud kooslustesse. Samblikus *L. pygmaea* domineeris gammaproteobakteriaalne OTU, mis esines ka *L. confinis* liigil, kuid mitte nii rikkalikult. Gammaproteobakteri OTU on ka ainus, mis on liikidel *X. aureola* ja *L. confini* ühine. See võib tuleneda sellest, et *X. aureola* koguti litoraaliveendist kõrgemalt, kui *L. confini*. Samblik *L. confini* erineb samblikust *L. pygmaea* hõimkonna *Acidobacteria*, hõimkonna *Bacteroidetes* sugukondade *Cytophagaceae* ja *Flammeovirgaceae* ning *Chloroflexi* seltsi *Rosiflexales* suhtelise arvukuse poolest. *L. pygmaea* liigil domineerisid aktinobakterite hõimkonna sugukond *Euzebyaceae* ning hõimkonna *Bacteroidetes* sugukonnad *Saprospiraceae* ja *Flavobacteriaceae* (West jt 2018). Rannikuvööndis kasvavatest samblikest *Lichina pygmaea*, *L. confinis* ja *Rocella fuciformis* eraldati kokku 247 bakteriliiki, sealhulgas 51 erinevat aktinobakterit (Parrot jt 2015).

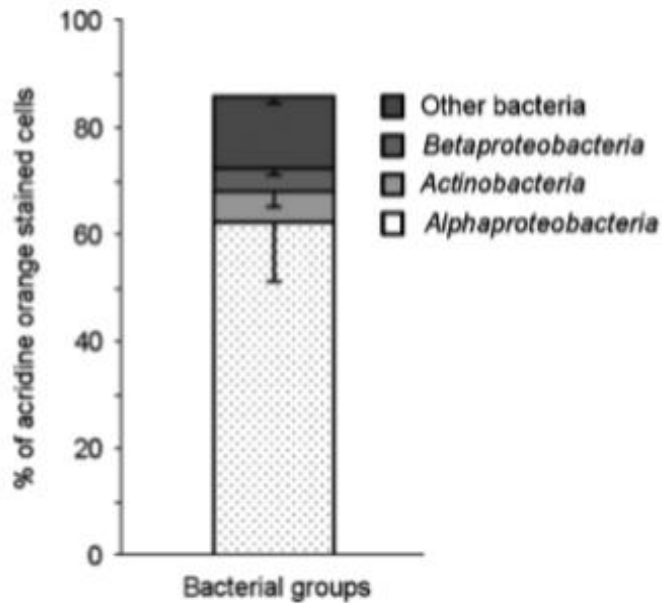
West jt (2018) jõudsid tulemuseni, et korpsamblikud *Xanthoria aureola* ja *X. parietina* jagasid 24 tuumik OTU-d, milles domineerisid proteobakterid, enamasti alfa- ja beetaproteobakterid. Harilik korpsamblik (*Xanthoria parietina*) koguti Vahemere kuivemalt rannikult ning seal oli hõimkonna *Acidobacteria* ja sugukonna *Acetobacteraceae* (alfaproteobakterid) arvukus kõrgem, kui korpsamblikus *Xanthoria aureola*. Korpsamblikest leiti ka bakterite hõimkonna kandidaadi FBP *Abditibacteriota* esindajaid, mis kas puudus või oli perekonna *Lichina* liikides vähearvukas (West jt 2018).



Joonis 8. Mereveest ja perekondade *Lichina*, *Xanthoria*, *Lathagrium* ja *Scytinium* liikidest tuvastatud bakterite rühmad (West jt 2018).

2.2.3. Bakterikooslused erinevates lihheniseerunud seente perekondades

Cardinale jt (2008) uurisid mets-põdrasambliku (*Cladonia arbuscula*) bakterikoosluste mitmekesisust. Leiti, et samblikus domineerisid alfaproteobakterid (enam kui 60% kõigist bakteritest), nagu ka paljudes teistes samblikes (Bates jt 2011; Aschenbrenner jt 2016). Bakterite hõimkonda aktinobakterid ja klassi beetaproteobakterid (*Betaproteobacteria*) tuvastati vähem, ligikaudu 10% (Joonis 9). Hõimkond *Firmicutes* esines harva ning gammaproteobaktereid ei esinenud üldse (Cardinale jt 2008). Almendras jt (2018) leidsid perekonnal porosamblik (*Cladonia*) alfaproteobaktereid (*Rhizobiales* ja *Rhodobacterales*), beetaproteobaktereid (*Burkholderiales*), gammaproteobaktereid (*Pseudomonadales*), aktinobaktereid (*Frankiales*), *Firmicutes* (*Clostridiales*) ja tsüanobaktereid (*Nostocales*).



Joonis 9. Bakterite arvukus põdrasamblikus *Cladonia arbuscula* (Cardinale jt 2008).

Grube jt (2012) uuringust selgus, et lohksambliku *Solorina crocea* tallusel oli domineerivaks bakterite hõimkonnaks *Acidobacteria* (42,4 – 66,4%), millele järgnesid *Planctomycetes* (7,2 – 25,2%) ja proteobakterid (11,1 – 30,0%). Kõikides proovides oli väheses koguses leitud ka aktinobaktereid (1,3 – 5,2%). Bakterite perekonnani suudeti hõimkonnast *Planctomycetes* määrata *Isosphaera* ja *Gemmata*. Hõimkonnast proteobakterid olid esindatud *Sphingomonas*, *Novosphingobium*, *Rhizobiales* ja *Rhodospirillales* (alfaproteobakterid), *Dyella* (gammaproteobakterid), *Byssovorax* (deltaproteobakterid, *Deltaproteobacteria*). Hõimkonnast aktinobakterid suudeti kindlaks teha ainult üks perekond *Nakamurella* (Grube jt 2012).

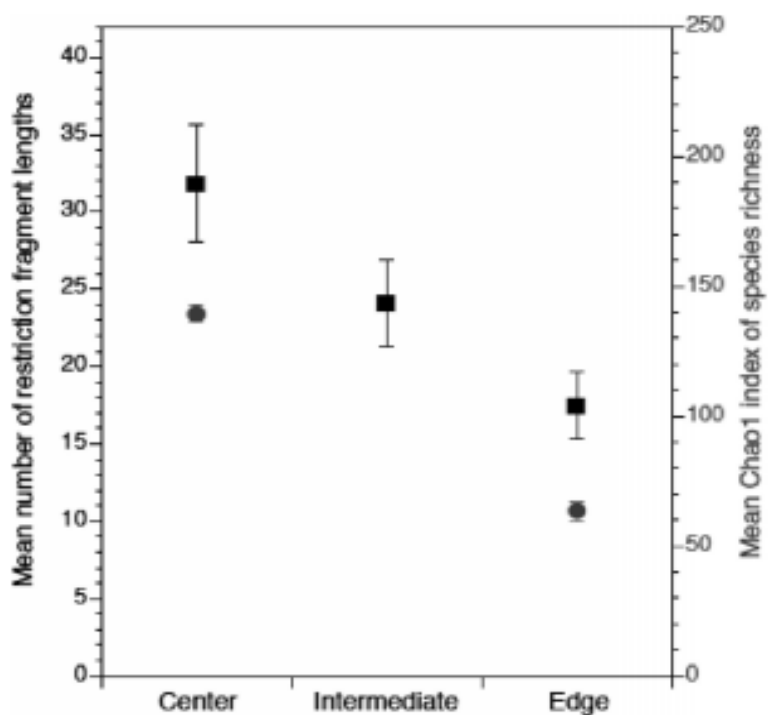
Sierra jt (2020) uurisid perekondade *Cora*, *Hypotrachyna*, habesamblikud (*Usnea*), porosamblikud (*Cladonia*), kilpsamblikud (*Peltigera*), tinasamblikud (*Stereocaulon*) ja *Sticta* mikrobioome. Leiti, et samblike mikrobioomid erinesid, kuid neil olid ühised hõimkonnad: *Acidobacteria*, aktinobakterid, *Bacteroidetes*, tsüanobakterid, proteobakterid ja *Verrucomicrobia*. Samade hõimkondade esinemist samblikes on täheldanud ka Bates jt (2011) ning Aschenbrenner jt (2014). Kõige enam olid esindatud klassid alfa- ja gammaproteobakterid (hõimkond proteobakterid) ning *Nostocophycideae* (hõimkond tsüanobakterid) (Sierra jt 2020). Proteobakterite ülekaalust samblikes on maininud ka Aschenbrenner jt (2014). Sierra jt (2020) on leidnud, et perekondades porosamblikud (*Cladonia*) ja *Hypotrachyna* oli tsüanobaktereid vähem, kui teistes samblikes perekondades habesamblikud, kilpsamblikud, tinasamblikud, *Cora*, *Sticta*. Viimases oli ka vähem gammaproteobaktereid. Samblike perekondades

porosamblikud, habesamblikud ja *Hypotrachyna* mikroobioomides oli madal arvukus bakteritel *Nostocophycideae*. Sugukond *Acetobacteraceae* (alfaproteobakterid) oli rohkem esindatud perekondades porosamblikud (*Cladonia*) ja habesamblikud (*Usnea*), erinevalt sugukonnast *Sphingomonadaceae*, mida esines rohkem *Cora* ja *Sticta* samblikes. Proteobakteritest olid veel esindatud selts *Rhizobiales*, *Rhodospirillales* ja *Sphingomonadales*, hõimkonnast *Acidobacteria* aga selts *Acidobacteriales* (Sierra jt 2020).

2.3. Bakterikoosluse varieeruvus sõltuvalt asukohast samblikus ja talluse vanusest

Erineva vanusega talluseosad, aga ka välis- ja sisepinnad pakuvad keemiliselt ja füsioloogiliselt eristuvaid mikronišse, mis omakorda hõlbustavad eraldiseisvate bakterikoosluste kujunemist (Aschenbrenner jt 2016). FISH ja CLSM põhjal tõestasid Cardinale jt (2008), et samblikega seotud eubakterid ja spetsiifilised bakteriaalsed taksonid koloniseerivad eraldiseisvaid samblikutalluse osi erineva arvukuse ja mustriaga. Hariliku kopsusambliku (*Lobaria pulmonaria*) tallusepindade FISH näitas, et nii ülemise kui ka alumise koorkihi koloniseerisid alfaproteobakterid koos teiste eubakteritega (Grube jt 2015). Cernava jt (2017) leidsid FISH käigus, et *Spartobacteria* asustab samuti hariliku kopsusambliku ülemist ja alumist koorkihti väikeste kolooniatena eubakterite biokilelaadsete moodustiste vahel. Võrreldes kogu h. kopsusambliku tallusega, koloniseerisid rohkem eristuvad bakterite kooslused selle vegetatiivseid paljunemisevahendeid (isiide ja soreede), mis näitab, et koosluste struktuur võib aja jooksul muutuda (Aschenbrenner jt 2014). Nii kogu tallust kui vegetatiivse paljunemise vahendeid koloniseerisid alfaproteobakterid, samas kui talluses domineerisid lisaks veel deltaproteobakterid ja *Sphingoproteobacteria* ning noortes vegetatiivsetes diaspoorides ka klassidesse *Spartobacteria* ja *Sphingobacteriia* kuuluvad bakterid (Aschenbrenner jt 2014).

Cardinale jt (2012b) on leidnud, et hariliku kopsusambliku ja mets-põdrasambliku (*Cladonia arbuscula*) vanades tallustes on kõige suurem metaboolselt aktiivsete bakterite arv. Toodi välja ka seda, et samblikutalluse vananevates osades on märkimisväärselt rohkem baktereid, kui noortes osades. Sarnase tulemuseni jõudsid ka Mushegian jt (2011), kes täheldasid sarnaseid seoseid koldsamblike *Xanthoparmelia plittii* ja *X. somloënsis* puhul (Joonis 10). Vananevad struktuurid võimaldavad kasvada seal mitmesugustel bakteriliikidel, samas kui kasvavate seen- ja vetikapartneritega osad piiravad bakterite spektrit spetsiifiliselt kohastunud bakteritega, enamasti alfaproteobakteritega (Cardinale jt 2012b).



Joonis 10. Bakterite liigirikkuse vähenemine talluse keskosalt talluse servaosa poole (Mushegian jt 2011).

Cardinale jt (2008) uurisid DNA värvimise, FISH ja CLSM abil mets-põdrasambliku bakterikoosluse mitmekesisust ja ruumilist mustrit. Samblikuproovid olid kogutud Austriast, Handalm mäestikust 1700 m kõrguselt. Uuringu käigus leiti ligikaudu 6×10^7 bakterit sambliku grammi kohta. Bakterite kogumid olid erinevates samblikutalluse piirkondades. Eriti oli baktereid näha mets-põdrasambliku püstise silindrilise talluse (podeetsiumite) sisepinnal, kus bakterid moodustavad biokilelaadset kihti (Cardinale jt 2008). Sarnase tulemuseni jõudsid ka Grube jt (2009) teisi porosamblikke uurides. Cardinale jt (2008) leidsid, et samblikutalluse välispinnad olid koloniseeritud vaid kas üksikute bakterite poolt või väikeste rakuklastrite poolt, mis asusid seenehüüfidel. Mõnel juhul leiti bakterid ka hüüfide seest, raku välisseina ja tsütoplasma vahel (Cardinale jt 2008).

2.4. Bakterikoosluse varieeruvus sõltuvalt kasvukohast

Samblikud kasvavad väga erinevatel substraatidel, kaasa arvatud paljastel muldadel, kivimitel ja taimedel, kuid neid võib leida ka merepoolsetes mõõnaalades (Nash III 2008) ning mitmesugustel inimkäte loodud materjalide pinnal (Aschenbrenner jt 2016). Cardinale jt (2012a) on leidnud, et bakterikooslused on mõjutatud nii geograafilisest piirkonnast kui ka kasvukohast. Hodkinson jt (2012) leidsid, et laiaulatuslikud geograafilised mõjud on seotud samblike peremeesorganismide levimise efektiivsusega, kus levimine toimub pigem väikestel ruumilistel skaaladel, mitte suuritel vahemaadel, mille tulemuseks ongi koosluste koosseisu geograafiline eristumine.

Leiva jt (2016) uurisid, kuidas kilpsamblikud (*Peltigera*) mõjutavad oma kasvukohas mullabakterite kooslust. Kilpsamblikud kasvavad tavaliselt metsamullal või teede ääres, eelistades niiskeid ning peamiselt varjulisi elupaiku (Zuniga jt 2015). Leiva jt (2016) uuringu käigus selgus, et samblike mikrobioomi geneetiline struktuur oli erinev ja see sõltus mükobiondi identiteedist nii geneetilisel kui ka metaboolsel tasemel, samas kui mulla mikrobioomi geneetilise struktuuri erinevus tuli samblikus olevast tsüanobiondist. Samblikega assotsieerunud bakterikooslusi mõjutas ka metsatüüp. Samblike sisemised tegurid, mis mõjutavad sambliku mikrokeskkonda, näitasid mõju ka mulla mikrobioomi struktuurile nii metaboolsel kui ka geneetilisel tasemel (Leiva jt 2016).

Kiviseid ja tõusuvee tsoone peetakse üheks kõige stressirohkemaks elupaigaks maa peal (Miller jt 2009) ning neid kasvukohti asustavate samblike *Lichina confinis* ja *L. pygmaea* bakterikooslustes olid bakterite rühmad, mis on teadaolevalt kuumus- või kiirguskindlad (West jt 2018). Nende hulka kuuluvad mitmed tuumik OTU-d, mis on seotud sugukonna *Rhodothermaceae* perekonnaga *Rubricoccus* (Park jt 2011) ja hõimkonnaga *Chloroflexi*, mis omakorda sisaldab termofiilseid rühmi (West jt 2018).

Uuringus West jt (2018) uuritud sisemaal kasvavatest samblikest olid bakterite poolest kõige liigirikkamad ning mitmekesisemad *Lathagrium auriforme* ja *Scytinium lichenoides* (Joonis 8). Need liigid koguti niiskest metsast ning nende bakterikooslused olid sarnased. Nendele järgnesid *Lathagrium cristatum* ja *L. fuscovirens* (Joonis 8), mis olid kogutud kuivemalt kivisemalt alalt. Kõikides uuringus uuritud samblikes oli fotobiondiks tsüanobakter perekonnast *Nostoc*. Kõikides liheniseerunud seente liikides domineerisid põhilised proteobakterite hõimkonna bakterid, enamasti klassist alfa-proteobakterid. Hõimkonna jaotused olid nende liikide vahel üldiselt sarnased, välja arvatud hõimkond *Bacteroidetes*, mida esines

samblikes *L. cristatum* ja *L. fuscovirens* peaaegu kaks korda rohkem, kui kahes teises liigis. Samuti oli sisemaal kasvavatest samblikest leitud baktereid seltsist *Rhizobiales*, hõimkonnast beetaproteobakterid (perekond *Methylibium*), hõimkonnast *Acidobacteria* ning hõimkonnast *Bacteroidetes* (sugukond *Chitinophagaceae*) (West jt 2018).

West jt (2018) analüüsisid täpsemalt ka kahe mererannikul kasvava sambliku *Lichina confinis* ja *L. pygmaea* bakterikooslusi. Mere ääres kasvavatel samblikel on spetsiifilised elupaiga eelistused, mis jäävad nelja vertikaalsesse vööndi piki kivist rannajoont. Need on sublitoraal-, litoraal-, supralitoraal ja maismaa vöönd. *Lichina pygmaea* on litoraalne liik, mis vajab palju niiskust, samas kui *L. confinis* esineb kõrgemal litoraalivööndis ning puutub mereveega kokku lühiajaliste tõusuveede ajal (West jt 2018). Litoraaltsoonis on kõige olulisemaks faktoriks kõrgus ehk vertikaalne gradient, mille järgi saab rannikuala jaotada tsoonideks ning sellest võibki tulla erinevus bakterikoosluste vahel (Chappuis jt 2014). West jt (20128) leidsid, et samblikud *Lichina confinis* ja *L.pygmaea* olid märkimisväärselt erinevate bakterikooslustega. *Lichina confinis* esineb rannikuvööndis kõrgemal, puutudes enamasti kokku õhuga ning teda mõjutavad kõrgemad temperatuurid ja UV-kiirgus, mis võib seletada seda, miks mõned termofiilsed ja kiirgusele vastupidavad rühmad nagu *Chloroflexi* (West jt 2018) ja aktinobakterite alla kuuluv perekond *Rubrobacter* (Ferreira jt 1999) esinevad selles liigis rikkalikumalt, kui liigis *L. pygmaea* (West jt 2018). Liigis *L. pygmaea* esineb rohkem gammaproteobakterite OTU-t, mis on seotud merirohu perekonnaga *Granulosicoccus* (Kurilenko jt 2010). Samblikust on avastatud ka aktinobakterite perekonna *Euzebya* OTU, mida on leitud ka merupuradest (Kurahashi jt 2010). Lisaks on selles samblikus sugukondade *Flavobacteriaceae* ja *Rhodobacteraceae* OTU-d (West jt 2018).

Bjelland jt (2011) uurisid samblikke, kes koloniseerivad paljaid kivimeid ning soodustavad nende murenemist. Uuriti kooriksamblikke *Hydropunctaria maura*, *Ophioparma ventosa*, *Pertusaria corallina* ja *Rhizocarpon geographicum*, et saada teada, kuidas need mõjutavad kivimitega seotud mikroobide kooslust. *Hydropunctaria maura* oli kogutud litoraalvööndist, samas kui teised liigid *O. ventosa*, *P. corallina* ja *R. geographicum* olid kogutud rannikust rohkem sisemaa poole. Samblikest leiti arhed (*Archaea*), mis kuulusid hõimkonda *Crenarchaeota*. Bakterid olid pärit aktinobakterite, alfa-, beeta- ja gammaproteobakterite, *Acidobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroxlefi*, *Deinococcus*, *Firmicutes*, *Planctomycetes*, *Tenericutes* ja *Cyanobacteria* taksonitest. Baktereid oli rohkem endoliitsetes kui epiliitsetes kasvava samblikutalluse osas ja neid esines rohkem samblikutalluses kui kivil ehk substraadil. Arhede arvukus oli samuti endoliitsetes talluseosades suurem, kui epiliitsetes talluseosades.

Hydropunctaria maura on mere poolt rohkem mõjutatud kui sisemaa samblikud ning sellest võib tuleneda ka see erinevus, et selles liigis on bakterite ja arhede arvukus suurem. Sisemaa samblikuliigid *O. ventosa*, *P. corallina* ja *R. geographicum* olid bakterikoosluse poolest üksteisega rohkem sarnased, kui litoraalne liik *H. maura*. Neis liikides domineerisid bakterid sellistest taksonitest nagu alfa- ja beetaproteobakterid, *Acidobacteria* ning *Chloroflexi*. Samas *O. ventosa* oli seotud ka gammaproteobakteritega (Bjelland jt 2011). Cardinale jt (2012b) uuringust selgus, et kividel kasvavates samblikes *Cladonia coccifera*, *Lecanora polytropia* ja *Umbilicaria cylindrica* oli baktereid vähem, kui teistel substraaditüüpide samblikel. Samuti jõudsid nad järeldusele, et varjus olevates samblikes on rohkem baktereid, kui nendes, mis on valguse käes.

2.5. Samblikutallusega assotsieeruvate seente ja bakterite omavahelised seosed

Lihhenikoolsed seened on spetsialiseerunud ja edukas organismirühm, mis areneb samblikel ning moodustab nendega kolme- või mõnikord nelja- kuni viieliigilise konsortsiumi (Lawrey ja Diedrich 2003). On leitud, et mõned lihhenikoolsed samblikud kasutavad haustoreid ja appressoreid, et kontakteeruda peremehe fotobiondiga ning nad võivad oma tallust kasvatada samblike pinnal või peremehe sisestruktuurides (Grube 2018). Samas on Grube (2018) leidnud, et lihhenikoolne kaartsamblik *Rhizocarpon diploschistidina* võib parasiteerida sambla-urnsamblikul (*Diploschistes muscorum*), mis omakorda oma varajases arengustaadiumis parasiteerib perekonnal porosamblikud (*Cladonia*). Hiljem need noored parasiidid kasvavad peremeestest eraldi ning selliseks parasiidiks on ka näiteks *Arthrorhopsis citrinella*, mis nakatab pruuni seensamblikku (*Baeomyces rufus*) (Grube jt 2018). Wedin jt (2016) uurisid samuti parasiitse sambla-urnsambliku arenemist vaip-porosambliku (*Cladonia symphycarpa*) tallusel. Alguses oli porosamblik kergelt nakatunud, kuid lõppstaadiumis sai vaip-porosambliku tallusest parasiidi tallus ning selle ülemineku ajal toimus järkjärguline mikrobioomi nihe, mille käigus säilisid vaip-porosamblikuga seotud bakterid, kuid vähenes alfa- ja beetaproteobakterite ning suurenes betaproteobakterite suhteline arvukus. Porosambliku nakatumisel parasiidiga *Diploschistes muscorum* vähenes ka bakterite *Armatimonadia*, *Spartobacteria* ja *Acidobacteria* arvukus (Wedin jt 2016). Protsessi, kus parasitiseeriv sekundaarne seen elimineerib mükobionti ning võtab üle fotobiondi, et toota enda uus tallus on kirjeldatud juba varem (Nash III 2008). Samas on leitud, et selline liit võib olla üsna ebapüsiv, sest originaalne fotobiont võidakse pärast ülevõtmist välja vahetada eelistatud fotobiondiga (Nash III 2008).

Kõrgmäestik kasvavad samblikud on väga vastupidavad intensiivsele valgusekiirgusele ja ka teistele ekstreemsetele keskkonnatingimustele, kuid puutuvad kokku lisaks veel spetsialiseerunud seenparasiitidega (Grube jt 2012). Grube jt (2012) uurisid lohksamblikku *Solorina crocea*, mida koguti Austriast, Steiermark-ist. Koguti nii terveid kui nakatanuid talluseid. Seda lohksamblikku nakatab tavaliselt lihhenikoolne seen *Rhagadostoma lichenicola*, mis on *S. crocea* biotroof. Sellel parasiidil areneb peremehe talluse ülemisele pinnale mustjas askoom ning viljakehade alla tekib rikkalikult hargnenud tume mütseel. Nakkus küll püsib tallusel, kuid see ilmselt ei mõjuta sambliku viljakust (Grube jt 2012). Harilikul lohksamblikul (*Solorina saccata*) on parasiidiks *Dacampia engeliana*, mille hüüfid on võimelised kasvama peremehe hüüfides (Grube 2018). Grube jt (2012) analüüside käigus selgus, et lohksambliku *Solorina crocea* nakatunud proovides oli kõige arvukamalt esindatud erinevaid baktereid hõimkonnast *Acidobacteria*, mõnede proteobakterite rühmade kõrval. Samas kui tervetes samblikes olid samuti esindatud mõned teatud *Acidobacteria* bakterid nagu nt *Bryocella elongata*. Veel esines nakatumata samblikes bakterite hõimkonna *Planctomycetes* liikmeid, *Geobacter* (proteobakterid) ja rohevetikas *Coccomyxa* (Grube jt 2012). Lihhenokoolsed samblikud teevad nakatumise korral suuremat kahju sambliku bakterikooslusele, kuna muudavad talluse struktuuri (Grube 2018). Nakatumise tagajärjel muutub bakterikoosluste koosseis, eriti on seda täheldatud bakterite hõimkonna *Acidobacteria* koosluse puhul (Grube jt 2012).

KOKKUVÕTE

Samblik on liitorganism ning selles esineb sümbiootilistes suhetes mitu bionti – nendeks on fotobiont, mis võib olla rohevetikas ja/või tsüanobakter ning mükobiont ehk seen. Mükobiont on tavaliselt kottseen (*Ascomycetes*) ja fotobiont on rohevetikas, kõige sagedamini perekondadest *Trebouxia* ja *Trentepohlia*. Tsüanobakter, näiteks perekonnast *Nostoc*, esineb samblikutalluses fotobiondina suhteliselt harva. Fotobiont varustab mükobionti süsivesikutega ning mükobiont pakub fotobiondi rakkudele kaitset tugeva valguse eest. Samblikus on domineerivaks osapooliks seen ning see määrab samblikutalluse kuju. Samblikke süstematiseeritakse mükobiondi järgi. Samblikud ehk lihheniseerunud seened on levinud üle terve maailma, sest nad on võimelised hakkama saama ka väga ekstreemsetes keskkonnatingimustes.

Samblikutalluselt on viimaste aastate jooksul avastatud ka mittefotosünteesivaid baktereid ning on leitud, et neil on oluline roll selles sümbiootilises organismis. Bakterid täidavad palju erinevaid funktsioone, mis aitavad samblikel ebasobivates keskkonnatingimustes hakkama saada. Bakterite funktsioonide hulka kuuluvad lämmastiku fikseerimine ning sambliku varustamine toitainete (fosfor, väävel), vitamiin B12 ja hormoonidega. Bakterid tekitavad samblikus resistentsuse biotiliste stressifaktorite ja abiootiliste tegurite vastu. Samuti osalevad nad metaboliitide detoksifikatsioonis ja samblikutalluse vanema osa lagundamises.

Bakterid võivad asustada samblikutalluse erinevaid osi. On leitud, et bakterite arvukus on suurem vanades samblikutalluse osades. Noortes talluseosades piiravad seen- ja vetikapartnerid bakterite kohastumust. Baktereid on leitud ka samblikutalluse ülemisest ja alumisest koorkihist.

Samblikes esinevate bakterite mitmekesisus on väga suur ning see varieerub sõltuvalt lihheniseerunud seene liigist. Kõige rohkem on samblikest leitud baktereid, mis kuuluvad klassi alfabroteobakterid. Veel on leitud mitmeid bakterite hõimkondi nagu aktinobakterid, *Acidobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Verrucomicrobia*. Bakterite mitmekesisus võib varieeruda ka vastavalt sambliku kasvukohale, substraadile ja keskkonnatingimustele ning on mõjutatud parasiitsete seente olemasolust talluses.

SUMMARY

Lichen is a symbiotic organism and is composed of several bionts – a photobiont that is green alga and/or cyanobacterium and a mycobiont that is fungus. In most cases, mycobiont belongs to phylum Ascomycota (*Ascomycetes*) and a photobiont is most frequently green alga from the genera *Trebouxia* and *Trentepohlia*. Rarely, cyanobacterium, for example from the genus *Nostoc*, appears as a photobiont in the lichen thallus. Photobiont provides carbohydrates to mycobiont and mycobiont protects the cells of photobiont from intensive light. The fungus is the dominant partner in lichen thallus and determines the shape of the thallus. Lichens are classified by the fungal partner. Lichens or in other words lichenized fungi are spread across the world due to their ability to survive in extreme environmental conditions.

In recent years, non-photosynthetic bacteria have been discovered associating with the lichen thallus and their important role in this symbiotic organism is established. Bacteria perform many different functions to help lichens to survive harsh environmental conditions. Bacterial communities associating with lichen thallus contribute to nitrogen fixation, providing nutrients (phosphor, sulfur), vitamin B12 and hormones to the lichens. Lichen-associated bacteria support the resistance to biotic and abiotic stress factors. Lichen-associated bacteria also participate in detoxification of metabolites and degradation of older parts of the lichen thallus.

Bacteria can colonize different parts of the lichen thallus. It has been discovered that bacterial abundance is higher in the older parts of the lichen thallus. Fungi and green algae limit the bacterial growth in younger parts of the thallus. Bacteria have been found also in upper and lower cortex of the lichen thallus.

The diversity of bacteria is very high in the lichen thallus and varies depending on the identity of mycobiont. Most of the bacteria found in the lichens belong to the class Alphaproteobacteria. Furthermore, representatives of several other phyla as *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Verrucomicrobia* have been found associating with lichens. Bacterial community associating with lichens can vary according to the habitat, substrate and environmental conditions, and is influenced by the presence of parasitic fungi in the thallus.

Tänuavaldused

Soovin südamest tänada enda juhendajat Inga Jüriadot, kes oli töö kirjutamise ajal mulle väga suureks toeks. Tema kommentaarid ja soovitused olid alati abiks ning täiendasid minu tööd.

KIRJANDUSE LOETELU

- Almendras, K., García, J., Carú, M., Orlando, J. 2018. Nitrogen-Fixing Bacteria Associated with *Peltigera* Cyanolichens and *Cladonia* Chlorolichens. *Molecules* 23: 3077, doi:10.3390/molecules23123077
- Aschenbrenner, I. A. 2015. Stability and change in the lichen microbiome. Doctoral thesis, Graz University of Technology, lk 1-169
- Aschenbrenner, I. A., Cardinale, M., Berg, G., Grube, M. 2014. Microbial cargo: do bacteria on symbiotic propagules reinforce the microbiome of lichens? *Environmental Microbiology* 16: 3743-3752
- Aschenbrenner, I. A., Cernava, T., Berg, G., Grube, M. 2016. Understanding Microbial Multi-Species Symbioses. *Frontiers in Microbiology* 7:180, doi: 10.3389/fmicb.2016.00180
- Bates, S. T., Cropsey, G. W. G., Caparaso, G., Knight, R., Fierer, N. 2011. Bacterial Communities Associated with the Lichen Symbiosis. *American Society for Microbiology* 4: 1309-1314
- Bjelland, T., Grube, M., Hoem, S., Jorgensen, S. L., Daae, F. L., Thorseth, I. H., Øvreås, L. 2011. Microbial metacommunities in the lichen-rock habitat. *Environmental Microbiology Reports* 3: 434-442
- Bowler, P. A., Rundel, P. W. 1975. Reproductive strategies in lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* 70: 325-340
- Büdel, B., Scheidegger, C. 2008. Thallus morphology and anatomy. *Lichen biology*. Nash III, T. H. (toim.), Cambridge University Press, New York, lk. 40-68
- Cardinale, M., Castro, J. V. Jr., Müller, H., Berg, G., Grube, M. 2008. *In situ* analysis of the bacterial community associated with the reindeer lichen *Cladonia arbuscula* reveals predominance of *Alphabacteria*. *FEMS Microbiology Ecology* 66: 63-71
- Cardinale, M., Grube, M., Castro, J. V. Jr., Müller, H., Berg, G. 2012a. Bacterial taxa associated with the lung lichen *Lobaria pulmonaria* are differentially shaped by geography and habitat. *FEMS Microbiology Letters* 329: 111-115
- Cardinale, M., Puglia, A. M., Grube, M. 2006. Molecular analysis of lichen-associated bacterial communities. *FEMS Microbiology Ecology* 57: 484-495
- Cardinale, M., Steinova, J., Rabensteiner, J., Berg, G., Grube, M. 2012b. Age, sun and substrate: triggers of bacterial communities in lichens. *Environmental Microbiology Reports* 4: 23-28

- Černajová, I., Škaloud, P. 2019. The first survey of *Cystobasidiomycete* yeasts in the lichen genus *Cladonia*; with the description of *Lichenozyma pisutiana* gen. nov., sp. nov. *Fungal biology* 123: 625-637
- Cernava, T., Aschenbrenner, I. A., Soh, J., Sensen, C. W., Grube, M., Berg, G. 2019. Plasticity of a holobiont: desiccation induces fasting-like metabolism within the lichen microbiota. *The ISME Journal* 13: 547-556
- Cernava, T., Erlacher, A., Aschenbrenner, I. A., Krug, L., Lassek, C., Riedel, K., Grube, M., Berg, G. 2017. Deciphering functional diversification within the lichen microbiota by meta-omics. *Microbiome* 5: 82, doi 10.1186/s40168-017-0303-5
- Cernava, T., Müller, H., Aschenbrenner, I. A., Grube, M., Berg, G. 2015. Analyzing the antagonistic potential of the lichen microbiome against pathogens by bridging metagenomic with culture studies. *Frontiers in Microbiology* 6: 620, doi: 10.3389/fmicb.2015.00620
- Chappuis, E., Terradas, M., Cefali, M.E., Mariani, S., Ballesteros, E. 2014. Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 147: 13-122
- Duarte, A. W. F., Passarini, M. R. Z., Delforno, T. P., Pellizzari, F. M., Cipro, C. V. Z., Montone, R. C., Petry, M. V., Putzke, J., Rosa, L. H., Sette, L. D. 2016. Yeasts from macroalgae and lichens that inhabit the South Shetland Island, Antarctica. *Environmental Microbiology Reports*, doi:10.1111/1758-2229.12452
- Elix, J. A., Stocker-Wörgötter, E. 2008. Biochemistry and secondary metabolites. *Lichen biology*. Nash III, T. H. (toim.), Cambridge University Press, New York, lk 104-133.
- Erlacher, A., Cernava, T., Cardinale, M., Soh, J., Sensen C.W., Grube, M., Berg, G. 2015. *Rhizobiales* as functional and endosymbiotic members in the lichen symbiosis of *Lobaria pulmonaria*. *Frontiers in Microbiology* 6: 53, doi: 10.3389/fmicb.2015.00053
- Fernández-Brime, S., Muggia, L., Maier, S., Grube, M., Wedin, M. 2019. Bacterial communities in an optional lichen symbiosis are determined by substrate, not algal photobionts. *FEMS Microbiology Ecology*, doi: 10.1093/femsec/fiz012
- Fernández-Gómez, B., Richter, M., Schüller, M., Pinhassi, J., Acinas, S. G., González, J. M., Pedrós-Alió, C. 2013. Ecology of marine *Bacteroidetes*: a comparative genomics approach. *The ISME Journal* 7: 1026-1037

- Ferreira, A. C., Nobre, M. F., Moore, E., Rainey, F. A., Battista, J. R., Da Costa, M. S. 1999. Characterization and radiation resistance of new isolates of *Rubrubacter radiotolerans* and *Rubrubacter xylanophilus*. *Extremophiles* 3: 235-238
- Friedl, T., Büdel, B. 2008. Photobionts. *Lichen biology*. Nash III, T. H. (toim.), Cambridge University Press, New York, lk 9-26
- Garg, N., Zengi, Y., Edlund, A., Melnik, A. V., Sanchez, L. M., Mohimani, H., Gurevich, A., Miao, V., Schiffler, S., Lim, Y. W., Luzzatto-Knaan, T., Cai, S., Rohwer, F., Pezner, P. A., Cichewicz, R. H., Alexandrov, T., Dorrestein, P. C. 2016. Spatial Molecular Architecture of the Microbial Community of a *Peltigera* Lichen. *mSystems*, doi:10.1128/mSystems.00139-16
- Grube, M. 2018. The lichen thallus as a microbial habitat. *Biodiversity and Ecology of Fungi, Lichens, and Mosses: Kerner von Marilaun Workshop 2015 in memory of Josef Poelt*. Blanz, P. (toim.), Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, lk 529-546
- Grube, M., Berg, G. 2009. Microbial consortia of bacteria and fungi with focus on the lichen symbiosis. *Fungal Biology Reviews* 23: 72-85
- Grube, M., Cardinale, Massimiliano., Vieira de Castro Jr, Joao., Müller, H., Berg, G. 2009. Species-specific structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbioses. *The ISME Journal* 3: 1105-1115
- Grube, M., Cernava, T., Soh, J., Fuchs, S., Aschenbrenner, I., Lassek, C., Wegner, U., Becher, D., Riedel, K., Sensen, C. W., Berg, G. 2015. Exploring functional contexts of symbiotic sustain within lichen-associated bacteria by comparative omics. *The ISME Journal* 9: 412-424
- Grube, M., Köberl, M., Lackner, S., Berg, C., Berg, G. 2012. Host-parasite interaction and microbiome response: effects of fungal infections on the bacterial community of the Alpine lichen *Solorina crocea*. *FEMS Microbial Ecology* 82: 472-481
- Grube, M., Wedin, M. 2016. Lichenized Fungi and the Evolution of Symbiotic Organization. *Microbial Spectrum*, doi:10.1128/microbiolspec.FUNK-0011-2016
- Hodkinson, B. P., Gottel, N. R., Schadt, C. W., Lutzoni, F. 2012. Photoautotrophic symbiont and geography are major factors affecting highly structured and diverse bacterial communities in the lichen microbiome. *Environmental Microbiology* 14: 147-161
- Honegger, R. 2008. Mycobionts. *Lichen Biology*. Nash III, T. H. (toim.), Cambridge University Press, New York, lk 27-39

- Honegger, R. 2012. The Symbiotic Phenotype of Lichen-Forming Ascomycetes and Their Endo- and Epibionts. Fungal Associations. Hock, B. (toim.), Springer, Berlin, lk 287-339
- Kono, M., Tanabe, H., Ohmura, Y., Satta, Y., Terai, Y. 2017. Physical contact and carbon transfer between a lichen-forming *Trebouxia* alga and a novel *Alphaproteobacterium*. Microbiology Society 163: 678-691
- Kurahashi, M., Fukunaga, Y., Sakiyama, Y., Harayama, S., Yokota, A. 2010. *Euzebya tangerina* gen. nov., sp. nov., a deeply branching marine actinobacterium isolated from the sea cucumber *Holothuria edulis*, and proposal of *Euzebyaceae* fam. nov., *Euzebyales* ord. nov. and *Nitriliruptoridae* subclassis nov. International Journal of Systematics and Evolutionary Microbiology 60: 2314-2319
- Kurilenko, V. V., Christen, R., Zhukova, N. V., Kalinovskaya, N. I., Mikhailov, V. V. Crawford, R. J., Ivanova, E. P. 2010. *Granulosicoccus coccoides* sp. nov., isolated from leaves of seagrass (*Zostera marina*). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 60: 972-976
- Lawrey, J. D., Diedrich, P. 2003. Lichenicolous Fungi: Interactions, Evolution, and Biodiversity. The Bryologist 106: 80-120
- Lee, Y. M., Kim, E. H., Lee, H. K., Hong, S. G. 2014. Biodiversity and physiological characteristics of Antarctic and Arctic lichens-associated bacteria. World Journal of Microbiology and Biotechnology 30: 2711-2721
- Leiva, D., Clavero-León, Carú, M., Orlando, J. 2016. Intrinsic factors of *Peltigera* lichens influence the structure of the Associated soil bacterial microbiota. FEMS Microbiology Ecology, doi: 10.1093/femsec/fiw178
- Lendemer, J. C., Keepers, K. G., Tripp, E. A., Pogoda, C. S., McCain, C. M., Kane, N. C. 2019. A taxonomically broad metagenomic survey of 339 species spinning 57 families suggests cystobasidiomycete yeasts are not ubiquitous across all lichen. American Journal of Botany 106: 1090-1095
- Mark, K., Laanisto, L., Bueno, C. G., Niinemets, Ü., Keller, C., Scheidegger, C. 2020. Contrasting co-occurrence patterns of photobiont and cystobasidiomycete yeast associated with common epiphytic lichen species. New Phytologist, doi: 10.1111/nph.16475

- Miller, L. P., Harley, C. D. G., Denny, M. W. 2009. The role of temperature and desiccation stress in limiting the local-scale distribution of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Functional Ecology* 23: 756-767
- Mushegian, A. A., Peterson, C. N., Baker, C. C. M., Pringle, A. 2011. Bacterial Diversity across Individual Lichens. *Applied and Environmental Microbiology* 77: 4249-4252
- Nash III, T. H. 2008. Introduction. Lichen biology. Nash III, T. H. (toim.), Cambridge University Press, New York, lk 1-8
- Park, S., Yoshizawa, S., Kogure, K., Yokota, A. 2011. *Rubricoccus marinus* gen. nov., sp. nov., of the family 'Rhodothermaceae', isolated from seawater. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 61: 2069-2072
- Parrot, D., Antony-Babu, S., Intertaglia, L., Grube, M., Tomasi, S., Suzuki, M. T. 2015. Littoral lichens as a novel source of potentially bioactive *Actinobacteria*. *Scientific reports* 5: 15839, doi: 10.1038/srep15839
- Purvis, W. 2000. Lichens. Natural History Museum, New-York, lk 1-112
- Pögeller, S., Nowrousian, M., Kück, U. 2006. Fruiting-Body Development in Ascomycetes. The Mycota I. Growth, Differentiation and Sexuality. Kües, U., Fischer, R. (toim.), Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, lk 325-348
- Randlane, T., Saag, A. (koost.) 2004. Eesti pisisamblikud. Tartu ülikooli Kirjastus, Tartu, lk 1-582
- Randlane, T., Saag, A., Martin, L., Degtjarenko, P., Oja, E. 2019. Eesti maapinna suursamblikud. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu, lk 1-319
- Rao, D., Webb, J. S., Holmström, C., Case, R., Low, A., Steinburg, P., Kjelleberg, S. 2007. Low Densities of Epiphytic Bacteria from the Marine Alga *Ulva australis* Inhibit Settlement of Fouling Organisms. *Applied and Environmental Microbiology* 73: 7844-7852
- Sierra, M. A., Danko, D. C., Sandoval, T. A., Pishchany, G., Moncada, B., Kolter, R., Mason, C. E., Mercedes Zabranó, M. 2020. The Microbiome of Seven Lichen Genera Reveal Host Specificity, a Reduced Core Community and Potential as Source of Antimicrobials. *Frontiers in Microbiology* 11: 398, doi: 10.3389/fmicb.2020.00398
- Sigurbjörnsdóttir, M. A., Andrésson, Ó. S., Vilhelmsson, O. 2016. Nutrient scavenging activity and antagonistic factors of non-photobiont lichen-associated bacteria: a review. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 32: 1-11

- Spribile, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M.C., Schneider, K., Staventhiner, E., Toome-Heller, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H., McCutchen, J. P. 2016. Basidiomycetes yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science* 353: 488-492
- Zúñiga, C., Leiva, D., Ramírez-Fernández, L., Carú, M., Yahr, R., Orlando, J. 2015. Phylogenetic Diversity on *Peltigera* Cyanolichens and Their Photobionts on Southern Chile and Antarctica. *Microbes and Environments* 30: 172-179
- Trass, H., Randlane, T. (koost.)1994. Eesti suursamblikud. Tartu, lk 1-446
- Videira, S. S., de Araujo, J. L. S., da Silva Rodrigues, L., Baldani, V. L. D., Baldani, J. I. 2008. *FEMS Microbiology Letters* 293: 11-19
- Wedin, M., Maier, S., Fernandez-Brime, S., Cronholm, B., Westberg, M., Weber, B., Grube, M. 2016. Microbiome change by symbiotic invasion in lichens. *Environmental Microbiology* 18: 1428-1439
- West, N.J., Parrot, D., Fayer, C., Grube, M., Tomasi, S., Suzuki, M.T. 2018. Marine cyanolichens from different littoral zones are associated with distinct bacterial communities. *PeerJ*, doi: 10.7717/peerj.5208

Internetiallikad

- Chamikara, P. 2016. MIBI 43764. Advanced Study on selected taxonomic groups of Bacteria and Archaea. Phototrophic bacteria.
https://www.researchgate.net/publication/308900801_Phototrophic_bacteria (Kasutatud 02.05.2020)
- Smith, H., Dal Grande, F., Muggia, L., Keuleri, R., Divakar, P. K., Grewe, F., Schmitt, I., Lumbsch, H. T., Leavitt, S. D. 2020. Metagenomic data reveal diverse fungal and algal communities associated with the lichen symbioses. doi: 10.1101/2020.03.04.966853
https://www.researchgate.net/publication/339742351_Metagenomic_data_reveal_diverse_fungal_and_algal_communities_associated_with_the_lichen_symbiosis (Kasutatud 28.04.2020)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Polina Kasyanova,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Bakterid samblike sees ja ümber“ mille juhendaja on Inga Jüriado.

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

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons 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.

Polina Kasyanova

21.05.2020