

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Bioloogia ja elustiku kaitse õppekava

Simone Sui

**ARBUSKULAARSE MÜKORIISA ROLL TAIMEDE
STRESSITALUVUSES**

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendajad: MSc Siim-Kaarel Sepp

vanemteadur Maarja Öpik

2020

Arbuskulaarse mükoriisa roll taimede stressitaluvuses

Enamik maismaataimi on arbuskulaarmükoriissed. Arbuskulaarne mükoriisa on sümbioos taimejuure ja krohmseente (*Glomeromycotina*) vahel ning omab üliolulist rolli taimede toitainete kättesaadavuses ja omastamises. Lisaks on arbuskulaarsel mükoriisal teisi tähtsaid funktsioone, näiteks taimede stressivastuste kujunemisel. Bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade arbuskulaarse mükoriisa tähtsusest ökosüsteemides ja taimede biotilise ja abiotilise stressitaluvuses.

Märksõnad: arbuskulaarne mükoriisa, arbuskulaarmükoriissed seened, ökoloogiline tähtsus, biotiline stress, abiotiline stress

CERCS: B230 Mikrobioloogia, bakterioloogia, viroloogia, mükoloogia

B270 Taimeökoloogia

Arbuscular mycorrhiza and its role in plant stress tolerance

The vast majority of terrestrial plants are arbuscular mycorrhizal. Arbuscular mycorrhiza is a symbiotic association between plants and *Glomeromycotina* fungi, which plays a key role in the availability and uptake of nutrients for the plant. In addition, arbuscular mycorrhiza has other important functions. The aim of the Bachelor's Thesis is to provide a referential overview of arbuscular mycorrhiza, its importance in the ecosystem and in the biotic and abiotic stress tolerance of plants.

Key words: arbuscular mycorrhiza, arbuscular mycorrhizal fungi, ecological importance, biotic stress, abiotic stress

CERCS: B230 Microbiology, bacteriology, virology, mycology

B270 Plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Mükoriisa	5
1.2. Arbuskulaarne mükoriisa	5
1.2.1. Arbuskulaarne mükoriisa	5
1.2.2. Arbuskulaarse mükoriisa moodustumist mõjutavad tegurid.....	6
2. Arbuskulaarse mükoriisa ökoloogiline tähtsus	8
2.1. Mullaelustiku tähtsus ökosüsteemis	8
2.2. Arbuskulaarse mükoriisa tähtsus ökosüsteemis	9
3. Arbuskulaarne mükoriisa ja taimede stress	13
3.1. AM ja taimede biotiline stress	13
3.2. AM ja taimede abiootiline stress	15
3.2.1. Veestress	15
3.2.2. Soolsus	17
3.2.3. Raskemetallid	18
3.2.4. Temperatuur	19
Arutelu.....	22
Kokkuvõte	23
Summary	24
Tänuavaldused.....	25
Kasutatud allikad.....	26
Lihthitsents.....	36

Sissejuhatus

Mükoriisa on sümbioos taimejuure ja seensümbiondi vahel (Smith ja Read 2008). Peaaegu kõik maismaataimed moodustavad sümbiootilisi suhteid mükoriisete seentega (Brundrett 2009). Enamlevinud ja vanim mükoriisatüüp on arbuskulaarne mükoriisa, mis moodustub taimejuure ja krohmseente (*Glomeromycotina*) vahel (Smith ja Read 2008; Hoysted et al. 2018). Pikaajalises kooselus maismaataimedega on need seened talunud mitmeid muutuseid Maa kliimas ja taimestikis ning omavad võtmerolli ökosüsteemides. Arbuskulaarne mükoriisa on võimeline mõjutama toitaineringeid, mulla struktuuri ja taimekooslusi, mängides suurt rolli ökosüsteemide stabiilsuse tagamisel (Rillig ja Mummey 2006; Klironomos et al. 2011; Bender et al. 2014).

Kliimamuutused ning intensiivistuv maakasutus vähendavad ökosüsteemide stabiilsust ning suurendavad sellega taimede abiootilist stressi (Field et al. 2020). Peamisteks taimede abiootilise stressi põhjustajateks on mulla sooldumine, põud, ekstreemsed temperatuurid ja raskmetallid, mis võivad põllumajanduses vähendada taimede biomassi kuni 70% (Saxena et al. 2013). Lisaks sellele põhjustavad ka erinevad taimepatogeenid (bakterid, nematoodid, seened) taimedel biotilist stressi, indutseerides erinevaid taime kaitsehormoone (Pozo et al. 2010). AM seened on tähtsad abilised taimede stressitaluvuse tugevdamisel ning taimekahjustuste vähendamisel, reguleerides taimede füsioloogilis-biokeemilisi protsesse (Begum et al. 2019).

Bakalaureusetöö eesmärk on anda lühike ülevaade arbuskulaarse mükoriisa olemusest, sümbioosist ja selle moodustumisest. Lisaks sellele tuua välja mullaelustiku ja arbuskulaarse mükoriisa ökoloogiline tähtsus. Bakalaureusetöö põhirõhk on arbuskulaarmükoriisete seente olulisusel taimede biotilise ja abiootilise stressitaluvuse kujunemisel.

1. Mükoriisa

Mükoriisa ehk seenjuur on sümbioos taimejuure ja mükoriisaseene vahel (Smith ja Read 2008). Mükoriisaseened on levinud kõrbetest troopikaökosüsteemideni ning seentel on võtmeroll koosluste kujunemisel (Brundrett 2009). Mükoriisse sümbioosi põhifunktsiooniks on toitainete ülekanne. Suurema osa (kuni 100%) toitainetest omastavadki maismaataimed mükoriisa, mitte taimejuurte kaudu (Smith et al. 2011). Peamiselt toimub mineraalainete (fosfor, lämmastik) ja vee transport seenest taime ning seen saab taimelt vastutasuks fotosünteesi käigus tekkinud süsinikuühendeid (Smith ja Read 2008).

Enamlevinud mükoriisatüüpe on neli: arbuskulaarne mükoriisa (AM), ektomükoriisa (ECM), erikoidne mükoriisa (ERM) ja orhidoidne mükoriisa (Smith ja Read 2008). Hinnangud näitavad, et ca 72% kõikidest soontaimedest moodustavad arbuskulaarset mükoriisat, ca 2% ektomükoriisat, ca 10% orhidoidset mükoriisat ja ca 1,5% erikoidset mükoriisat (Brundrett ja Tedersoo 2018). Enamlevinud ja vanim on arbuskulaarne mükoriisa, mis on taimede ning krohmseente (*Glomeromycotina*) alamhõimkonda kuuluvate seente kooselu.

1.2. Arbuskulaarne mükoriisa

1.2.1. Arbuskulaarne mükoriisa

Arbuskulaarse mükoriisa põhikomponentideks on peremeestaime juur ning seensümbiont koos hüüfide ja sellest moodustuva seeneniidistikuga (Smith ja Read 2008). Mükoriisaseened elavad taimejuure parenhüümis, pinnal või juure epidermi rakkude ümber. Parenhüümirakkudes moodustab seen tugevalt harunenud struktuure. Juuresiseste struktuuride morfoloogia alusel saab eristada *Arum*- ja *Paris*-tüüpi arbuskulaarset mükoriisat (Smith ja Read 2008). *Arum*-tüübil kasvavad seenehüüfid juurerakkude vahel ehk intertsellulaarses ruumis piki taime juurt. Seenehüüf läbib taimeraku kesta, kuid mitte rakumembraani ja moodustab spetsiifilise puukujulise struktuuri, mida nimetatakse arbuskuliks. Selle struktuuri kaudu toimub toitainete ja vee ülekanne taime ja seene vahel (Smith ja Read 2008). *Arum*-tüüp on levinud kiirekasvuliste umbrohutaimede hulgas ja põllukultuuridel (Smith ja Read 2008).

Mitmetes sõnajalg-, paljasseemne- ja katteseemnetaimede sugukondades esineb *Paris*-tüüp. *Paris*-tüübi puhul toimub seenehüüfide kasv juure sees rakust rakku. Ka siin ei läbi hüüf rakumembraani ning kasvab keerdudena, kuid *Paris*-tüübil toimub juure koloniseerimine aeglasemalt kui *Arum*-tüübil (Smith ja Read 2008).

Lisaks sellele moodustavad AM seened vesiikuleid, mis sisaldavad suures koguses lipiide, toimides säilitusorganitena (Parniske 2008), ning varasemalt oligi käibel termin vesikulaar-arbuskulaarne mükoriisa. Siiski on selgunud, et kõik AM seente sugukonnad ei moodusta vesiikuleid ja seetõttu on ka mükoriisa nimi muutunud (Strack et al. 2003).

Morfoloogiliselt on AM seeneliike raske eristada ja seetõttu kasutatakse krohmseente klassifitseerimisel peale klassikalise (morfo-)liigi käsitluse ka ajutisi molekulaarseid taksonoomilisi ühikuid (OTU – *operational taxonomic unit*) või püsivaid molekulaarseid üksuseid nagu liigihüpotees (SH – *species hypothesis*) (Kõljalg et al. 2013) või virtuaaltaksoneid (VT). Viimased baseeruvad SSU rRNA geenijärjestuste erinevustel (Öpik et al. 2010). Hinnanguliselt on arbuskulaarmükoriisseid taimeliike 200 000 (Brundrett 2009) ja arbuskulaarset mükoriisat moodustavaid seeneliike 341-1600 (Öpik et al. 2013).

1.2.2. Arbuskulaarse mükoriisa moodustumist mõjutavad tegurid

Taime ja seene vahelise sümbioosi moodustamist ning AM seente koosluste kujunemist moodustavateks teguriteks peetakse globaalses mastaabis kliimat ning geograafilist paiknemist, kuid piirkondlikul skaalal mullatingimusi ja pH-d (Öpik et al. 2013; Moora et al. 2014). Sellest tulenevalt on erinevates ökosüsteemitüüpides, nagu näiteks mets või rohumaa, AM seente mitmekesisuse ja ohtruse vahe märgatavalt erinev (Öpik et al. 2010).

Teavet AM seente täpse levimise viisi kohta on vähe, kuid on teada, et nad saavad levida vee (Harner et al. 2009), õhu (Egan, Li ja Klironomos 2014) ja isegi rändlindude (Nielsen et al. 2016) abil. Taimejuure koloniseerimiseks on AM seentel mullas kolm põhilist viisi: eosed, koloniseeritud taimejuurefragmendid ja mütseel. Taimedelt erituvad signaalmolekulid suunavad hüüfi kasvu ja harunemist juure suunas kuni kokkupuuteni. Seepeale moodustub apressoorium, mille kaudu hüüf siseneb juure epidermi, juures moodustuvad arbuskulid, mida mööda toimub taime ja seene toitainetevahetus (Smith ja Read 2008).

AM seente edukus taimejuuri koloniseerida võib sõltuda suuresti seente omavahelisest konkurentsist, partnerlussuhtest taimega ja keskkonnatingimustest (Hart et al. 2018). Näiteks AM seentega nakatamisel võib ka saabumise järjekord mõjutada seene ja taime vahelist kontakti ja toimida põhimõttel, et esmasaabusajatel või varasemalt keskkonnas olevatel seentel on ebaproportsionaalselt suurem konkurentsieelis (Mummey, Antunes ja Rillig 2009). Siiski suudavad mitmed mükoriissed seeneliigid koloniseerida taimejuuri teiste seensümbiontide kohalolule vaatamata (Verbruggen et al. 2013).

Seentevaheline konkurents sõltub suuresti seeneliikide nišside kattumisest ja võimest pääseda ligi peremehe süsinikuvarudele. Seega võib AM seenekooslusi moodustavaks teguriks pidada ka taimeliike (Stevens et al. 2020). Teada on, et taimed eelistavad luua sümbioosi rohkem kasu toovate sümbiontidega (Pendergast, Burke ja Carson 2013), mõjutades seeläbi seente omavahelist konkurentsi ja koosluse moodustumist (Bever et al. 2009). Seenekoosluste muutumine võib omakorda põhjustada muutuseid ka taimekooslustes (Hart, Reader ja Klironomos 2001).

Sellest tulenevalt on välja pakutud kolm hüpoteesi:

- Taimekooslused mõjutavad AM seenekoosluste moodustumist (Hart, Reader ja Klironomos 2001).
- AM seened mõjutavad taimekoosluste moodustumist (Hart, Reader ja Klironomos 2001).
- Taimede ja AM seente kooslused reageerivad samadele keskkonnatingimustele üksteisest sõltumatult (Zobel ja Öpik 2014).

Samuti võib AM seenekoosluste ja taimekoosluste vaheline dünaamika olla mõjutatud koosluste arengujärkudest (Zobel ja Öpik 2014). Katsed erinevates arengujärkudes olevatel rohumaadel näitasid, et taimede ning AM seente liigirikkus nii mulla- kui ka juureproovides olid erinevad. Võrdluseks võeti suktsessiooni algfaasis, keskfaasis ja lõppfaasis olevad rohumaad. Selgus, et AM seente liigirikkus oli kõrgeim just kesk- ja lõppfaasis olevates rohumaades ning sama kehtis ka taimeliikide liigirikkuse kohta (García de León et al. 2016). Tugev korrelatsioon taimede ja AM seente liigirikkuse vahel viitab sellele, et ühe arvukuse või liigirikkuse suurenemine/vähenedmine on tõenäoliselt seotud vastaspartneri muutustega. Sellised vastastikused mõjud määravad suuremal või vähemal määral kogu ökosüsteemide stabiilsuse.

2. Arbuskulaarse mükoriisa ökoloogiline tähtsus

2.1. Mullaelustiku tähtsus ökosüsteemis

Ökosüsteemide stabiilsus sõltub mitmetest abiootilistest (nt kliima, toitained) ja biootilistest (patogeenid) teguritest ning mullaelustikul on ökosüsteemi dünaamikas tähtis roll. Pikka aega on alahinnatud mulla ja mullaelustiku tähtsust ökosüsteemide toimimisel. Mullaelustik on aina enam inimtegevuse poolt häiritud – maakasutuse intensiivistumine, liigne metsaraie ja kaevanduste rajamine muudavad mikroorganismidele eluks vajaliku keskkonna sobimatuks. Siiski leidub mullas suur osa Maa elurikkusest, peamiselt tohutu hulga mikroorganismidena (bakterid, seened, nematoodid, lüljalgsed jne) (Astover et al. 2012). Aina rohkem on tehtud uuringuid, mis tõestavad, et mullaelustikul on oluline roll taimede mitmekesisuse, produktiivsuse, aineringete ja interaktsioonide kujundamisel (Wagg et al. 2014; Nannipieri et al. 2017; Bardgett ja van der Putten 2014).

Ökosüsteemide stabiilsus on paljuski ajas muutuv ning ökosüsteemi toimimine põhineb süsiniku, lämmastiku, vee ja teiste mineraalsete toitainete varudel ning energia- ja ainevoogudel (maapealne netoprimaarproduktioon) (Hillebrand et al. 2018; Donohue et al. 2016). Ökosüsteemi põhikomponentidena moodustavad taim ja muld põhjuslikult ja talitluslikult seotud ning vastastikku sõltuva terviku, mida käsitletakse taim-muld-süsteemina ja mille seovad tervikuks energiavoog, aineringed, bioproduktioon ja vastastikune regulatsioon (Astover et al. 2012). Peaaegu kõik maapealsed ja -alused eluvormid sõltuvad otseselt või kaudselt neist teguritest ning mullaelustik suudab antud tegureid mõjutada kas positiivselt või negatiivselt (Wagg et al. 2014).

Mullaelustik, mis on seotud taimejuurtega, mängib võtmerolli taimekoosluste moodustumisel (Klironomos et al. 2011). Näiteks mõjutavad taimejuurtega sümbioosis olevad AM seened taimekoosluste mitmekesisust erinevalt. Juhul, kui dominantsed taimeliigid sõltuvad mullas elavatest mutualistidest rohkem kui subdominantsed, võib mullaelustik taimeliikide mitmekesisust vähendada, kuna soodustab peamiselt domineerivate taimede kasvu. Vastupidise olukorra puhul, kus näiteks mükoriisest sümbioosist saavad enam kasu pigem subdominantsed taimed, võib taimekoosluse mitmekesisus hoopis tõusta, kuna dominantsete liikide osatähtsus ja konkurentsivõime langeb (Yang et al. 2016).

2.2. Arbuskulaarse mükoriisa tähtsus ökosüsteemis

Arbuskulaarne mükoriisa on tõenäoliselt omanud olulist rolli taimede asumisel veest maismaale, kui muld oli tekkimas ja väga toitainevaene ning taimede juured veel puudusid või olid väga algelised (Strack et al. 2003). Kivististe ja fülogeneetiliste uuringute tulemusena on selgunud, et AM seened on enam kui 450 miljonit aastat vanad (Smith ja Read 2008). AM ülesandeks on toitainete transportimine taime (Smith ja Read 2008), kuid oma tegevusega võivad AM seened mõjutada ka mulla struktuuri, mis määrab ülejäänud ökosüsteemide stabiilsuse ja toimimise (Rillig ja Mummey 2006).

Põhiliseks võtmeteguriks toitainete omastamise ja teiste AM funktsioonide puhul võib pidada mükoriisavõrgustikku. Mükoriisaseened moodustavad maa all juurtest väljaulatuvatest seenehüüfidest võrgustiku ehk mükoriisavõrgustiku, mis ühendab omavahel nii samu kui ka erinevaid taimeisendeid ja -liike (Smith ja Read 2008). Taimele on seene ülalpidamine küll üsna kulukas, kuid seeneniidid on ligi sada korda peenemad kui taimede lühijuured ja mitmeid kordi peenemad kui juurekarvad, mistõttu nad suudavad tungida ka peentesse mullapooridesse, omastades sealt vett ning väheliikuvaid ja raskesti lahustuvaid soolasid (Astover et al. 2012). Seenehüüfide võime pääseda ligi toitainete- ja veevarudele sügavamal mullas suurendab ka taimede vastupidavust erinevate keskkonnatingimuste suhtes (Leifheit et al. 2014).

Nii mikroelustiku kui ka taimekoosluste moodustumise võtmefaktoriks on mullastruktuur ja -viljakus (Astover et al. 2012). Parem mullastruktuur mõjutab ökosüsteemi multifunktsionaalsust ning tagab taimele parema veehoiuvõime, toitainete kättesaadavuse ja vastupidavuse ning aitab ära hoida toitainete erosiooni ja leostumist (Mardhiah et al. 2016). AM seenehüüfide moodustatud mükoriisavõrkustikul on oluline roll mulla struktuuri säilitamisel, mullaosakeste koos hoidmisel ning mullaagregaatide tekkel ja poorsuse parandamisel (Rillig ja Mummey 2006; Mardhiah et al. 2016).

Erinevateks mullastruktuuri parandavateks mehhanismideks arvatakse olevat füüsikalised, biokeemilised ja bioloogilised protsessid. Näiteks võib mütseeli kasv suruda füüsikaliste jõudude abil mullaosakesi rohkem kokku või vabaneda mütseeli lagunemise tulemusel ained, mis soodustavad mikroagregaatide teket. Samuti arvatakse, et hüüfid suudavad siduda omavahel väikseid mullaosakesi (saviosakesi) ja -agregaatide orgaaniliste ainetega, hõlbustades ka makroagregaatide moodustumist (Rillig ja Mummey 2006).

Taimed võivad eraldada kuni 30% fotosünteesil fikseeritud süsinikuühenditest AM seentele, mida seen kasutab elutegevuseks ja toitainete omastamise protsessides (Drigo et al. 2010). Efektiivne toitainete omastamine AM seente kaudu aitab ära hoida tähtsate orgaaniliste ja anorgaaniliste toitainete (näiteks fosfori) kadumist mullast (Chen et al. 2017; Heikham, Giri ja Kapoor 2012). Fosforisisaldus taimedes on küll väike (0,1-0,8%), aga see on elutegevuseks vajalik komponent. Fosfor kuulub taimedes tähtsate valkude, nukleiinhapete, fosfaatide, fütiini ja taimekasvuregulaatorite koostisesse. Enamasti leidub taimedele kättesaadavat fosforit mullalahuses väga vähe ning see teiseneb kiiresti taimedele mittekättesaadavale kujule (Astover et al. 2012). AM seened transpordivad kuni 100% taimele vajalikust fosforist (Smith et al. 2011) ning nende olemasolu on eriti tähtis toitainevaestel – näiteks liivastel – aladel, kus toimub fosfori väljauhtumine keskkonnast. Lisaks suudavad AM seened vähendada toitainete kadumist mullast ka intensiivsete vihmasadude korral (Leifheit et al. 2014).

AM seened osalevad ka lämmastikuringes (Smith ja Read 2008). Bioloogilises lämmastikuringes on mulla mikroorganismidel tähtis koht ja AM seente lämmastikunõudluse tõttu on nad tähtsateks lämmastikutalletajateks (Hodge ja Fitter 2010). Lämmastiku omastamine taimede poolt ja selle varu mullas varieerub ning sõltub mulla veesisaldusest, pHst, mullastruktuurist jne. Taimed õhulämmastikku ei seo ja lämmastikutoitumise seisukohalt on olulised ammoonium- (NH_4^+) ja nitraatioonid (NO_3^-), mille puudumisel taimekasv aeglustub, kasvuperiood lüheneb ning fotosünteesiliselt aktiivne lehepind väheneb (Astover et al. 2012).

Kõige rohkem varieerub mullas nitraatlämmastiku sisaldus, mis sõltub nitrifikatsioonist ja sademetest. Nitraatlämmastikku muld ei seo ja seetõttu uhutakse nitraadid kergesti välja (Astover et al. 2012). Sellistes stsenaariumites on AM seente osatähtsus ülioluline, et omastada lämmastik enne väljauhtumist ja tagada taimele vajalikud toitained. Siinkohal on tähtis välja tuua ka AM seente positiivne interaktsioon lämmastikku siduvate bakteritega, mis võib veelgi enam aidata kaasa lämmastiku fikseerimisele (Toljander et al. 2006). Suurendades taimede lämmastikutoitumist ja vähendades seeläbi mullas lahustuva lämmastiku kogust ja denitrifikatsiooni, võivad AM seened mängida rolli ka ohtliku kasvuhoonegaasi N_2O emissiooni reguleerimisel (Bender et al. 2014).

Lisaks toitainete kättesaadavuse parandamisele toimivad mükoriisavõrgustikud taimedevaheliste ülekandekanalitena. Uuringud on näidanud keemiliste signaalide ülekannet mükoriisavõrgustiku siseselt (Song et al. 2010; Barto et al. 2011), mis võib aidata

kaitsta taimi herbivooride ja patogeenide rünnaku eest (Babikova et al. 2013). Selline toimemehhanism võib olla võimalik ka toitainete transportimisel, kus taimede vahel toimub näiteks süsiniku (Lerat et al. 2002), lämmastiku ja fosfori jagamine mööda võrgustikku, muutes taimedevahelist konkurentsi.

Võiks arvata, et mükoriisavõrgustiku kaudu ühenduses olevate taimede vahel jagatakse mineraalained võrdselt ära, kuid päris nii ei ole. Teada on, et taimed eelistavad luua partnerlussuhet kasutoovamate sümbiontidega (Smith ja Read 2008) ning sama võib öelda ka AM seente kohta. Fellbaum et al. (2014) katses, kus kahel AM seenel, *Glomus aggregatum* ja *Rhizophagus irregularis*, oli valida varjus (fotosüntees madalam) või piisavas valguses kasvava (fotosüntees kõrgem) lutserni *Medicago truncatula* vahel, eelistasid mõlemad seeneliigid koloniseerida taime, mis kasvas valguse käes ning transportis seentesse ka enam toitaineid. Siit võib järeldada AM seene eelistust koloniseerida taim, mis suudab seenele eraldada suuremas koguses fotosünteesi käigus tekkinud süsinikuühendeid.

Siiski näitasid Walder et al. (2012) pigem vastupidiseid tulemusi, tehes katse ühtses mükoriisavõrgustikus oleva hariliku lina (*Linum usitatissimum*) ja hariliku sorgoga (*Sorghum bicolor*), millest mõlemat olid nakatatud *G. intraradices*'ega. Sorgo, mis eraldas rohkem süsinikku seentele, sai vastutasuks vähem toitaineid kui harilik lina, mis panustas vähem süsinikku. Sama tulemus kehtis ka *G. mosseae*'ga nakatamisel, kuid mineraalainete transpordi kogus taimedesse ei olnud enam niivõrd erinev. See näitab, et taime ja mükoriisavõrgustiku interaktsioonist tulenev kasu võib sõltuda nii seene- kui taimeliigist ning mõned taimed võivad mükoriisavõrgustikust saada suhteliselt rohkem kasu kui teised taimed, saavutades konkurentsieelise. Veelgi enam, Barto et al. (2011) demonstreerisid, et ahtalehise peiulille (*Tagetes tenuifolia*) poolt eritatud allelopaatilised ühendid kandusid mööda mükoriisavõrgustikku edasi, vähendades ümbritsevate taimede kasvu.

Vastupidiselt konkurentsieelise suurendamisele või vähendamisele võib mükoriisavõrgustik hoopis võrdsustada taimedevahelist konkurentsi ainuüksi ainete kontsentratsioonide erinevuse ehk kontsentratsioonigradiendi tõttu. Dominantsetel taimedel võib toitainete kontsentratsioon olla mõnevõrra kõrgem kui subdominantsetel ja seega toimub mineraalainete transport dominantsete taimede juurtest subdominantsete taimede juurtesse (Hart, Reader ja Klironomos 2003). Seega võib AM seentel olla taimekoosluste mitmekesisuse ja stabiilsuse tagamisel võtmetähtsus.

AM seened võivad mõjutada ka mullas olevaid mikroobikoosluseid, kes osalevad aineringes (Powell ja Rillig 2018). Mikroorganismid, mis on seotud AM seente või taimejuuri ümbritseva risosfääriga (näiteks lämmastiku fikseerivad bakterid), võivad pärssida teiste organismide (patogeenide) elutegevust, hõivates neile kasvuks sobiva keskkonna või ressursid (Toljander et al. 2006). Samuti võivad erinevad mikroorganismid oma tegevuse käigus eritada mükorisofääri antimikroobseid ühendeid (näiteks metüülsalitsülaad), mis takistavad taimepatogeenide levikut (Babikova et al. 2013).

AM on oluline taimede kaitsemehhanismide reguleerimisel abiootilises ja biootilises stressitaluvuses (Lenoir, Fontaine ja Lounès-Hadj Saharaoui 2016; Pozo et al. 2010). Näiteks patogeenirünnaku korral liiguvad mööda mükoriisavõrgustiku taimede vahel hoiatussignaalid, mis valmistab taimed rünnakuks ette juba enne kokkupuudet patogeeniga (Babikova et al. 2013). Samuti indutseerivad AM seened taimes erinevate antioksidantide sünteesi tõusu, parandades taime vastupidavust oksüdatiivsele stressile põuaperioodil (Li et al. 2019). AM seente tähtsust taimede biootilise ja abiootilise stressitaluvuse kujunemisel kirjeldavad täpsemalt järgnevad peatükid.

3. Arbuskulaarne mükoriisa ja taimede stress

3.1. AM ja taimede biootiline stress

AM seened on taimedele abiks biootilise stressitaluvuse ja taime immuunsüsteemi tugevdamisel, indutseerides taimes kaitsemehhanisme näiteks patogeenide rünnaku korral (Pozo et al. 2010). AM seened ja muud seeneniidistikuga seotud organismid pärsivad patogeenide levikut neile sobivate ressursside (toitainete omastamine) ja ruuminiši hõivamisega, vähendades sellega nende mõju taimedele (Chen et al. 2018). Erinevad katsed on näidanud, et AM taimed on erinevate patogeenide, nematoodide ja herbivooride rünnakute suhtes vastupidavamad kui mittemükoriissed taimed (Yang et al. 2014). Taimekahjustuste korral põhjustavad AM seened füsioloogilisi muutusi taime kaitsehormoonide reguleerimisel (Song et al. 2010) nii maapealsetes kui ka -alustes osades (Pozo et al. 2010).

Peamised taimehormoonid, mis osalevad kaitsemehhanismide reguleerimisel, on etüleen (ET), salitsüülhape (SA), abtsiinhape (ABA) ja jasmoonhape (JA) (Pieterse et al. 2009). AM seentega nakatunud taimedel on nende geenide ekspressioon kõrgem (Liu et al. 2007) kui mittemükoriissetel taimedel ja seetõttu on AM taimed patogeenide suhtes resistentsemad (Song et al. 2010).

Patogeenirünnaku korral, kus Pozo et al. (2010) katses taimi nakatati seenkahjuri *Botrytis cinerea*'ga, olid patogeeni levik ja tekkinud lehekahjustused AM taimedel tunduvalt madalamad kui mittemükoriissetel taimedel. Erinevuste põhjus arvati olevat JA-markergeeni suurenenud ekspressioonis, mis oli märkimisväärselt kõrgem AM seentega nakatatud taimedel. AM taimede resistentus herbivooride vastu võib samuti tugevasti seotud olla JA geenide ekspressiooni ning JA derivaatide tõusuga, vähendades JA-tundlike herbivooride rünnaku ulatust (Bezemer ja van Dam 2005). Samuti on lehekahjustustest paranemine efektiivsem. Pozo et al. (2009) katse, kus tomatitaimetele tekitati lehekahjustus, näitas 24 tunni möödudes AM taimedel JA reguleerivate geenide kõrgemat aktiivsust kui mittemükoriissetel taimedel.

Li et al. (2006) tehtud uuring Amuuri viinamarjaga (*Vitis amurensis*) näitas, et AM seened on võimelised tugevdama taimede vastupanuvõimet ka nematoodidele. Antud katses uuriti viinamarjataimede resistentust nematoodi *Meloidogyne incognita* suhtes. Antud nematood

põhjustab märkimisväärset kahju taimekasvatuses kogu maailmas. Katsesest selgus, et AM seentega nakatatud viinamarjataimedel oli kitinaasi geeni (VCH3) ekspressioon kõrgem ning geeni aktiivsus langes kokku resistentsuse kujunemisega *M. incognita* vastu.

Täheldatud on ka patogeenide poolt põhjustatud hoiatussignaalide ülekannet mööda mükoriisavõrgustikku. Babikova et al. (2013) eksperiment lehetäide *Acyrtosiphon pisum* ja mükoriisavõrgustikus olevate taimedega näitas, et herbivooridest põhjustatud signaalmolekulid saavad lehetäidega nakatunud taimedelt kanduda ühise mütseelivõrgustiku kaudu nakatumata taimedele. Selline varajane hoiatusmehhanism annab ümbritsevatele taimedele eelise. Taimed on herbivooride rünnakuks valmis juba enne kokkupuudet ning eritavad lenduvaid aineid, mis meelitavad ligi herbivooride vaenlaseid. Signaalide ülekandumine kutsus põldoal (*Vicia faba*) esile lenduvate orgaaniliste ühendite eritamist, mis tõrjuvad lehetäid *Acyrtosiphon pisum* ja meelitavad ligi *A. pisum*'i parasitoide *Aphidius ervi* (Babikova et al. 2013).

Lisaks aitavad AM seened ära hoida ka taimede parasiteerimist taimejuurteil, mis omastavad peremeestaimelt toitaineid ja vett. Tuntud parasiitained on soomukaliste (*Orobanchaceae*) sugukonnast. AM seente *Glomus clarum*'i ja *Gigaspora margarita*'ga nakatamine maisi- ning sorgokultuurides vähendas parasiitse nõiarohu *Striga hermonthica* biomassi ja arvukust (Lenzemo et al. 2005). Nõiarohu seemned vajavad idanemiseks signaalmolekule, mis on taimejuurte poolt eritatud. *S. hermonthica* idanemise ja arvukuse vähenemise põhjusteks arvatakse olevat AM seente poolt põhjustatud vajalike signaalmolekulide eritamise vähendamist risofääri ning (taime)metaboliitide ülesreguleerimist, mis vähendavad nõiarohu idanemist (Lenzemo et al. 2007).

Oluline on välja tuua, et AM seened võivad vastupidiselt ka vähendada erinevate kaitsehormoonide taset taimes (Pozo et al. 2010). See on ka mõistetav, kuna AM seened jagavad sarnaseid omadusi biotroofsete patogeenidega, mis põhjustavad taimedel kaitsereaktsioone (Gutjahr ja Paszkowski 2009). SA on üks peamisi taimehormoone, mis aktiveerub biotroofide rünnaku korral ja võib põhjustada taime ja AM seente puhul kaitsereaktsioone ning on loogiline, et AM taimede puhul on märgatud SA sõltuvate ühendite pärsitust, et moodustada sümbioos (Pozo et al. 2010). Mõnel juhul ei pruugi toimuda mingeid muutuseid (López-Ráez et al. 2010). On ka juhtumeid, kus patogeenid on AM seenega koloniseeritud taimes hoopis aktiivsemad (Pozo et al. 2010).

3.2. AM ja taimede abiootiline stress

Abiootiline stress takistab taime kasvu ja produktiivsust (Lenoir, Fontaine ja Lounès-Hadj Sahraoui 2016). Peamisteks abiootilise stressi põhjustajateks taimedel on mulla sooldumine, põud, ekstreemsed temperatuurid ja raskmetallid, mis võivad põllumajanduses vähendada taimede üleüldist biomassi kuni 70% (Saxena et al. 2013). Inokuleerimine (nakatamine) AM seentega on hea alternatiiv mineraalväetistele ning aitab kaasa taimede vastupidavusele stressiolukordades nagu põud, ekstreemsed temperatuurid ja soolsus (Begum et al. 2019).

Häiringute puhul muudavad AM seened taime morfoloogilisi tunnuseid ja toetavad erinevaid füsioloogilisi-biokeemilisi protsesse (Begum et al. 2019). Taimede üks põhistrateegiaid abiootilise stressi vastu on osmoosi reguleerimine osmolüütide tootmisega rakus ja nende transport üle taime (Xu et al. 2010). Erinevad metaboliidid nagu proliin, glütsiin, betaiin, lahustuvad suhkrud ja vabad aminohapped akumulerevad stressiolukorras ja osalevad osmoosi ja taimede kaitsemehhanismide reguleerimisel (Garg ja Manchanda 2009).

Oksüdatiivse stressi ja reaktiivsete hapnikuühendite (ROS) vähendamiseks osalevad taimedes antioksidantsed ensüümid nagu superoksiidi dismutaas (SOD), peroksüdaas (POD) ja askorbaatperoksüdaas (APX). SOD katalüüsib superoksiidid (H_2O_2) molekulaarseks hapnikuks. POD on seotud H_2O_2 eemaldamisega ja APX muudab H_2O_2 veeks, mis toimib elektrondonorina (Latef 2013). Paljude osmoprotektiivide ja antioksidantide aktiivsus on AM taimedel suurem, mistõttu on mükoriissed taimed keskkonnatingimuste muutuste korral vastupidavamad (Latef et al. 2016).

3.2.1. Veestress

Põuaperioodid ja liigne kuivus mõjutavad taimi mitmel erineval viisil: veetranspiratsiooni hulk väheneb, põhjustades oksüdatiivset stressi ja reaktiivsete hapnikuühendite (ROS) suurenenud tootmist (Impa et al. 2012). Kõrge ROS-ide tase kahjustab tugevalt taime rakumembraani, DNA-d ja valke (Impa et al. 2012). Rakuensüümide aktiivsus, ionide omastamine ja toitainete assimilatsioon on selle tõttu häiritud (Ahanger ja Agarwal 2017). See võib viia raku apoptoosi või intensiivsema stressi puhul nekroosini. Veedefitsiit on üks peamisi faktoreid, mis piirab taimede kasvu, saagikust ning ka juurte kasvu (Begum et al. 2019).

Sümbioos taimede ja AM seente vahel võib tõsta taimede üleüldist elujõulisust põuaperioodil, parandades juurekasvu, vee ja toitainete omastamist ning taime biomassi (Gholamhoseini et al. 2013). Põuaperioodil parandavad AM seened taimede füsioloogilisi-biokeemilisi protsesse: vee ja toitainete omastamine; osmootne kohanemine; ROS-ide taseme kontrollimine; gaasivahetuse ja transpiratsiooni reguleerimine; fotosünteesi aktiivsus (Rapparini ja Peñuelas 2014).

Uuringud on näidanud, et AM seente poolt põhjustatud füsioloogilised muutused juuremorfoloogias ja hüdraulilises juhtivuses (Kapoor, Sharma ja Bhatnagar 2008) põua ajal parandavad märkimisväärselt vee kättesaadavust ja imamisvõimet mullast (Bárzana et al. 2012). Veeregulatsiooni muutuseid võib põhjustada ka AM seente poolt stimuleeritud osmolüütide süntees, mis omakorda soodustab aktiivsemat fotosünteesi ja selle kõrvalsaaduste sisalduse tõusu (suhkrud, aminohapped) (Ruiz-Sánchez et al. 2010). Fotosünteesi saaduste ning teiste süsinikuühendite, aminohapete ja anorgaaniliste ionide kontsentratsiooni tõus taimes on oluline osmoosi kohandamisel (näiteks turgori hoidmisel) (Kapoor et al. 2013).

AM seentega inokuleerimine leevendas oluliselt ka toiteainete P, Ca, Fe, Mg ja Zn puudust taimedel (Gholamhoseini et al. 2013). Bagheri et al. (2018) katse hariliku pistaatsia (*Pistacia vera*) nakatamisel AM seentega *Glomus mosseae* ja *Glomus intraradices* tõstis oluliselt P, K, Zn ja Mn kontsentratsiooni taimes. Oluline oli toiteelementide tõus juurekudedes, mis parandas juurte vastupidavust veedefitsiidi vastu.

Wu ja Xia (2006) näitasid oma katses, et inokuleeritud tangeriipuul (*Citrus tangerina*) oli transpiratsioonitase 27% kõrgem kui inokuleerimata taimel. Samuti oli erinevate süsinikuühendite, tärklise ning K^+ ja Ca^{2+} tase veestressi korral kõrgem kui inokuleerimata taimel. Sellega kaasnes inokuleeritud taimel kõrgem fotosünteesi aktiivsus lehtedes ja paranenud õhulõhede juhtivus. Paranenud õhulõhede juhtivust aitab kaasa normaalsele transpiratsiooni, gaasivahetuste ja fotosünteesi toimimisele (Gholamhoseini et al. 2013). Fosfor võib olla samuti üks faktor õhulõhede juhtivuse reguleerimisel, mõjutades rakuseinte stomaatilisi liikumisi (õhulõhede avatus/suletus) (Augé 2001).

Lisaks võib veetranspiratsiooni reguleerimine toimuda läbi hormonaalse signalisatsiooni, mis on AM seente poolt reguleeritud. Näiteks kontrollitakse veetranspiratsiooni abstsissiinshappe (ABA) metabolismi kaudu, mille tagajärjel paraneb õhulõhede juhtivus

(Ludwig-Müller 2010). Samuti kutsuvad ABA esile ka stressi eest kaitsvate valkude sünteesi (Zhang et al. 2006).

Paljud põuastressi leevendamise katsed on sageli näidanud inokuleeritud taimedel kõrgemat antioksidantide aktiivsust kui inokuleerimata taimedel (Li et al. 2019). Antioksidantsed ensüümid (SOD, POD) on olulised oksüdatiivse stressi korral. Oksüdatiivne stress põhjustab ROS-ide akumulatsioonist, mis tekitab rakukahjustusi ja kutsuvad esile apoptoosi (Impa et al. 2012). Ensüümid aitavad katalüüsida reaktiivseid ühendeid (H_2O_2) molekulaarseks hapnikuks või neid eemaldada (Latef 2013). Rapparini ja Peñuelas (2014) leidsid, et mükoriisaseentega inokuleeritud taimed indutseerivad sellises olukorras antioksidantide ja ROS-piirajate taset.

3.2.2. Soolsus

Muldade sooldumine on intensiivistuva maakasutuse ja põllumajanduse kõrval aina suurenev keskkonnaprobleem. Sooldunud mullad pärsivad taimede kasvukiirust ja biomassi (Hasanuzzaman, Gill ja Fujita 2013). AM seened leevendavad märkimisväärselt soolsuse kahjulikke mõjusid taimetele ning parandavad taimede elujõulisust (Latef et al. 2016). Erinevad uuringud on näidanud, et AM seentega inokuleerimine parandab soolastressi käes olevate taimede toitainete ja vee omastamist (El-Nashar 2017); fotosünteesi aktiivsust; juurte hüdraulilist juhtivust ja arengut (Kapoor, Sharma ja Bhatnagar 2008); antioksidantide taset (Borde, Dudhane ja Jite 2010) ja õhulõhede juhtivust (Ait-El-Mokhtar et al. 2019).

AM seened ületavad Na üleküllusest põhjustatud K^+ ja Ca^{2+} puudujäägid ja stimuleerivad N, P, K, Ca, Mg, Cu, Fe ja Zn omastamist, limiteerides samal ajal Na^+ ja Cl^- omastamist taimede poolt (Heikham, Giri ja Kapoor 2012). Santander et al. (2019) katses mükoriisse aedsalatiga toimus lämmastiku omastamise suurenemine, ioonide muutmise ning vähenes Na^+ akumulatsioon võrreldes mittemükoriissete taimedega. Na^+ akumulatsiooni vähendamine aitab AM taimedel säilitada normaalse K^+/Na^+ suhte, vältides sellega erinevate ensümaatiliste protsesside ja valkude sünteesi häireid (Talaat ja Shawky 2014).

Erinevaid häireid valgusünteesis ja ensümaatilistes protsessides põhjustab ka ROS-ide kogunemine taime, mis põhjustab rakumembraani lipiidide preoksidatsiooni soolsusega kokkupuutuvatel taimedel (Yang et al. 2014). AM seened leevendavad rakumembraani kahjustusi, moduleerides osmolüütide sisaldust, mis võib kaitsta tülakoidmembrane ROS-

ide eest (Talaat ja Shawky 2014). Talaat ja Shawky (2014) leidsid, et sooldunud mullas on AM seentega inokuleeritud taimedel H_2O_2 ja malondialdehüüdi sisaldus madalam kui inokuleerimata taimedel. See hoiab ära ROS-ide kogunemise ja membraanikahjustused.

Lisaks leidsid Talaat ja Shawky (2014) katses hariliku nisuga (*Triticum aestivum*), et mulla soolsus vähendas mittemükoriisete taimede lehtedes oluliselt klorofüllide sisaldust ja põhjustas lehtede kloroosi, mida AM seentega koloniseeritud taimedel ei täheldatud. Tulemused näitasid, et AM seentega koloniseeritus suurendas klorofüllisisaldust märkimisväärselt, suurendades N ja Mg kogunemist ja vähendades seejuures Na^+ omastamist. Sellest võib järeldada Na^+ antagonistlikku toimet klorofüllisünteesile. Borde et al. (2010) tehtud katse küüslauguga (*Allium sativum*) näitas samuti inokuleeritud taimedel toitainete omastamise ja fotosünteesi ning erinevate antioksidantsete ensüümide, fosfataaside aktiivsuse tõusu ning see väljendus ka taime biomassi suurenemises.

3.2.3. Raskemetallid

Toksilistel elementidel on ökosüsteemidele tugevalt kahjustav mõju (Garg ja Chandel 2012). Kõrge toksiliste ainete kogunemine võib põhjustada taimede elutegevuses mitmeid häiringuid: seemnete idanemise ja kiire kasvu pärssimine; juurte pikenemise vähenemine; fotosünteesi ja transpiratsiooni vähenemine; lehtede kloroos ja enneaegne vananemine (Ahmad ja Prasad 2011). AM seened võivad mängida olulist rolli taimede elutegevuse parandamisel raskmetalle sisaldavas keskkonnas (Glassman ja Casper 2012).

Taimede raskmetallide taluvus paraneb, kuna AM seened vähendavad metalliühendite omastamist taime poolt, säilitades seejuures toitainete omastamise (Guo et al. 2013). Raskmetalle immobiliseeritakse seenehüüfide rakuseintes ja taime vakuoolides või kelaaditakse mõne muu ainega tsütoplasmas, et vähendada nende toksilisust taimetele (Punamiya et al. 2010; Li et al. 2016). Metallühendi piiramine/kelaatimine ja absorptsioon AM seente abil vähendab oluliselt erinevate metallide omastamist risosfäärist ning nende jõudmist taimede maapealsetesse osadesse, parandades sellega taimede kasvu, saagikust ja toitainete omastamist (Latef et al. 2016).

On leitud, et mineraalväetiste ja pestitsiidide kasutamine tõstab teatud metallide sisaldust mullas (Garg ja Chandel 2012). Üheks selliseks elemendiks on kaadmium (Cd), mis põhjustab pöördumatuid valkude konformatsiooni muutusi ning muudab rakuseina ja -membraani läbilaskvust (Zeng et al. 2009). Kaadmium põhjustab probleeme taime

antioksidantide toimimisel ja suurendab sellega oksüdatiivset stressi ning suurenenud lipiidide preoksidatsiooni (Gill ja Tuteja 2010).

Latef (2013) kasvuhoonekatse hariliku paprikaga (*Capsicum annuum*) näitas, et AM taimed transportisid Cd taime maapealsetest osadest juurtesse ning kaadmiumi poolt põhjustatud stressi korral SOD-i ja APX-i aktiivsus lehtedes tõusis AM taimedel kõrgemale kui mittemükoriissetel taimedel. Samuti malondialdehüüdi (MDA) tase, mis on oksüdatiivse stressi ja lipiidide peroksidatsiooni tunnusemärgiks, oli AM taimedel märkimisväärselt madalam. Lisaks oli valkude sisaldus AM taimedel kõrgem, mis kõik viitab sellele, et AM taimed säilitavad raskmetalle sisaldavas keskkonnas stabiilsema metabolismi ja hoiavad ära valkude degradatsiooni.

Sooldunud muldade väetamisel tõstavad Cd aktiivsust ja omastamist veelgi enam Cl^- ioonid (Garg ja Chandel 2012). Garg ja Chandel (2012) näitasid oma katses hariliku tuvihernega (*Cajanus cana*), et kaadmiumi omastamine tõusis, kui keskkonnas oli lisaks Cd-le suuremal hulgal ka NaCl. Mulla soolsus suurendab märkimisväärselt Cd liikuvust ja kättesaadavust mullast ning suurendab Cd kontsentratsiooni taimedes. Kõrgemad Cl^- ioonide kontsentratsioonid mullas olid korrelatsioonis Cd akumulatsiooniga juurtes. Koloniseeritus AM seenega *G. mosseae* kahandas oluliselt Cd omastamist juurte kaudu ja transporti lehtedesse. Ka Na^+ ja Cl^- kontsentratsioon taimes vähenes.

3.2.4. Temperatuur

Temperatuur on oluline tegur taime elutegevuse määramisel. Mullal on siinkohal oluline roll, kuna muldkate puhverdab oma õhu- ja soojusrežiimi abil järske muutusi ilmatingimustes. Näiteks on mullavesi arvestatav õhu veevaru allikas, mõjutades sel moel õhutemperatuuri ja ilmastikku. Samuti osaleb muldkate gaasivahetuses. Tänu fotosünteesivatele organismidele akumuleerub arvestatav kogus atmosfäärisüsinikku mulda ja teisalt vabaneb mitmete biokeemiliste protsesside tulemusena mullast atmosfääri gaase (CO_2 , CH_4 , N_2O jt), millest paljud on kasvuhoonegaasid ja mõjutavad üleilmseid keskkonnamuutuseid (Astover et al. 2012). Mullaõhu ja -vee sisaldus on suuresti sõltuvuses mulla struktuurist, mida kaudselt suudavad mõjutada AM seened (Mardhiah et al. 2016), seega võib AM seeni pidada kaudseteks ilmastiku ja temperatuuri mõjutajateks.

Nii külma- kui ka kuumastressi puhul aitavad AM seened säilitada peremeestaimes niiskust ning suurendavad sekundaarsete metaboliitide taset, tugevdades taime immuunsüsteemi ja

tõstes klorofüllü sünteesi (Latef ja Chaoxing 2011). Seetõttu on AM seentega nakatud taimed temperatuurimuutuste korral vastupidavamad kui mittemükoriissed taimed (Lenoir, Fontaine ja Lounès-Hadj Sahraoui 2016).

Külma tõttu toimub taimes lehe pindalaindeksi vähenemine, närbumine/kloroos (Thakur ja Nayyar 2013), hüdraulilise juhtivuse ja fotosünteesi aktiivsuse vähenemine (Farooq et al. 2009). Madalad temperatuurid (<20°C) võivad mõjutada taimekasvu ja arengut läbi erinevate protsesside: rakumetabolismi toimimise (Thakur ja Nayyar 2013), makromolekulide aktiivsuse ja rakus vähenenud osmootse potentsiaali (Chen et al. 2013) ning antioksüdantide ja ROS-ide tasakaalu säilitamise kaudu (Liu et al. 2013). Kõrged temperatuurid põhjustavad taimeseemnete idanemise hilinemist, biomassi vähenemist, kasvu pärssimist, lehtede ja okste närbumist, päikesepõletust taimeorganitel, lehtede enneaegset vananemist, fotosünteesi ja respiratsiooni vähenemist, viljade kahjustusi (Wahid et al. 2007) ning suurenenud ROS-ide taset (Hasanuzzaman, Gill ja Fujita 2013).

Mitmed uuringud on näidanud, et AM seentega inokuleeritud taimed taluvad külma paremini kui inokuleerimata taimed (Chen et al. 2013; Liu et al. 2013; Thakur ja Nayyar 2013). Taime vastupanuvõime külmale tagab AM seente poolt põhjustatud fotosünteesi kasv, veeseisundi paranemine ja metaboliitide hulga suurenemine (Latef et al. 2016). Külmastressi korral on inokuleeritud taimed vee kasutamise osas efektiivsemad, mis omakorda parandab osmoregulatsiooni, gaasivahetusvõimet, toitainete omastamist ning fotosünteesi aktiivsust (Zhu et al. 2012). Zhu et al. (2012) katses kõrgete temperatuuride juures näitasid inokuleeritud maisitaimed samuti kõrgemat fotosünteesiaktiivsust, õhulõhede juhtivust ja transpiratsioonitaset kui inokuleerimata taim. Peamiseks teguriks peetakse seenehüüfide poolt parandatud taime veeimamis- ja -hoiuvõime suurenemist.

Osmootset kohanemist peetakse oluliseks kriteeriumiks ekstreemsete temperatuuride puhul. Seega on AM seente vahendatud metaboliitide kasv oluline osmoosi ja temperatuuride talumisel. Katsed tomatitaimel (inokuleeritud *G. mosseae*'ga) (Latef ja Chaoxing 2011) ja maisiga (inokuleeritud *G. etunicatum*'iga) (Zhu, Song ja Xu 2010) näitasid kõrgemaid antioksüdantide katalaasi, dismutaasi, PODi ja APX-i tasemeid. Samuti leidsid Chen et al. (2013), et AM seenega inokulatsiooni tagajärjel toimunud fenoolide, flavonoidide ja ligniini kogunemine lehtedes toimus koos märkimisväärse H₂O₂ vähenemisega, mis võib olla tugevalt seotud paranenud külma talumisega.

Lisaks antioksidantide ja metaboliitide kontsentratsiooni tõusule kuumastressi puhul näitasid Maya ja Matsubara (2013) märkimisväärset kasvu ja lehtede pruunistumise erinevust inokuleeritud ja inokuleerimata vahemere alpikannidel (*Cyclamen persicum*). Inokuleerimata taimedel oli kõrgete temperatuuride korral lehtede pruunistumine mitu korda kõrgem ja taimekasv mitu korda madalam kui inokuleeritud taimedel. Lisaks sellele oli mükoriissetel taimedel suurem võrsete, juurte ja mugulate kuivmass kui kontrolltaimedel.

Arutelu

Kliimamuutused, intensiivistuv maakasutus ja liigne väetiste või pestitsiidide kasutamine põllumajanduses vähendavad ökosüsteemide stabiilsust ning suurendavad sellega stressi taimedel (Field et al. 2020). Toitainete puudus, põud, raskmetallid ja kõrged temperatuurid on tõsised probleemid maailma eri osades, eriti kuivades ja poolkuivades piirkondades (Heikham, Kapoor ja Giri 2009). AM seened, mis suudavad luua sümbiootilise interaktsiooni 72% (Brundrett ja Tedersoo 2018) taimeperekondade juurtega, ei paranda mitte ainult taimede kasvu, suurendades mineraalainete ja teiste vajalike ainete omastamist, vaid mõjutavad ka mullaagregaatide stabiilsust ja leevendavad taimede biotilistest ja abiotilistest teguritest põhjustatud stressi. Biotiliste ja abiotiliste häiringute korral tugevdavad AM seened taimede immuunsüsteemi, muudavad taimejuure morfoloogilisi tunnuseid ja toetavad erinevaid taime füsioloogilis-biokeemilisi protsesse (Pozo et al. 2010; Latef et al. 2016).

Pea kaks kolmandikku maismaast kannatab inimõjuliste häiringute all (IPBES 2018), mis tekitavad taimedel stressi ning nende ökosüsteemide toimimiseks ei pruugi alati piisata erinevate ökosüsteemi funktsioonide looduslikust foonist. Seega on ökosüsteemide toetamiseks oluline mõista ka AM seente funktsioneerimist. Peamiselt selleks, et tulevikus rakendada neid ka mehhaaniliselt näiteks lagununud ökosüsteemides või põllumajanduses mineraalväetiste ja taimekaitsevahendite asemel (Field et al. 2020). Ainuüksi AM seente võime transportida taimele vajalikku fosforit (kuni 100%) (Smith et al. 2011) ja teisi mineraalaineid võib bioväetisena kasutatuna vähendada tulevikus mineraalväetiste kasutamist põllumajanduses, ennetades sellega väetamise tagajärjel tekkivaid keskkonnaprobleeme (põhjavee reostumine jne).

Samuti võib erinevate rohumade ja teiste AM sümbioosile toetuvate taimekoosluste taastamine tänu AM seente lisamisele muutuda tulevikus edukamaks. Näiteks võivad AM seened kaevanduskarjäärides kaitsta taimi raskmetallide eest ning suurendada taimede produktsiooni. Suurenenud produktsioon ja taimkate kaitseb pinnast päikesekiirguse ja muude karmide keskkonnatingimuste eest. Lisaks on taimne biomass substraadiks ka lagunevatele mikroobidele, mis võivad kahjustunud ökosüsteemides tõsta mulla orgaanilise aine sisaldust ja viljakust.

Kokkuvõte

Arbuskulaarne mükoriisa (AM) on laialtlevinud mutualistlik suhe taimede ning krohmseente vahel. AM põhifunktsioonideks kooslustes on lisaks taimede toitumise parandamisele ka mulla struktuuri ja taimede konkurentsieelise mõjutamine ning erinevate füsioloogilis-biokeemiliste protsesside reguleerimine taimede biootilises ja abiootilises stressitaluvuses. Töö eesmärgiks oli anda ülevaade AM põhiolemusest, selle ökoloogilisest tähtsusest ja toimest taimede stressitaluvuses. Selleks tutvustatakse töö esimeses osas arbuskulaarse mükoriisa põhikomponente ning käsitletakse arbuskulaarmükoriisete seente ja taimejuure vahelise sümbioosi moodustumist ning seda mõjutavaid tegureid.

Töö teises osas on põgusalt kirjeldatud mullaelustiku tähtsust ökosüsteemis. Põhirõhk on arbuskulaarse mükoriisa tähtsusel ökosüsteemis. Välja on toodud arbuskulaarse mükoriisa roll taimede toitainete omastamisel ning mükoriisavõrgustiku mõju sellele ja teistele funktsioonidele. Tänu seenehüüfidele ja nendest moodustuvale mükoriisavõrgustikule paraneb taimede toitainete ja vee kättesaadavus ning transport taime. Mükoriisavõrgustik võib toimida ka ülekandekanalina, edastades nii toitaineid kui ka hoiatussignaale patogeenide rünnaku korral, Lisaks parandab mükoriisavõrgustik mulla struktuuri, mängides tähtsat rolli ka mikroelustiku ja taimekoosluste määramisel.

Töö kolmas ning põhiosa on suunatud biootilise ja abiootilise stressi mõjule taimele ning arbuskulaarmükoriisete seente mõju uurimisele taimede stressitaluvuse korral. Peamiselt parandavad AM seened taimede stressitaluvust, reguleerides taime morfoloogilisi ja füsioloogilis-biokeemilisi protsesse. Enamasti parandavad AM seened taimede stressitaluvust vee ja toitainete omastamisega; taimekaitsehormoonide ja erinevate ühendite sünteesi indutseerimisega; oksüdatiivse stressi vähendamisega; stomataalse juhtivuse, gaasivahetuse ja transpiratsiooni reguleerimisega; ja fotosünteesi aktiivsuse tõstmisega. Tänu AM seentele paraneb taimede vastupidavus ning tõuseb kasvuedukas ka mitesobivas kasvukeskkonnas.

Töö tulemusena selgus, et AM roll taimedes on mitmekülgne ning AM funktsioonide osatähtsus ökosüsteemides vajab uurimist.

Summary

Arbuscular mycorrhiza (AM) is a widespread mutualistic relationship between plants and arbuscular mycorrhizal fungi. AM improves plant nutrition, influences soil structure and plant-plant interactions, and regulates physiological and biochemical processes in the biotic and abiotic stress tolerance of plants. The aim of this thesis was to give an overview of AM, its ecological importance and effect on plant stress tolerance. To this end, the first part of the work introduces the main components of arbuscular mycorrhiza and discusses the formation of symbiosis between arbuscular mycorrhizal fungi and plant roots and the factors influencing it.

Second part focuses briefly on how soil biota influences the ecosystem. The main emphasis is on the importance of arbuscular mycorrhiza in the ecosystem. The main role of arbuscular mycorrhiza is nutrient uptake. The effect of the mycorrhizal network on nutrient uptake and other functions have been highlighted. Due to fungal hyphae and their ability to form mycorrhizal networks it is possible for plants to have better access to nutrients and water. The mycorrhizal network can also act as a transmitter by transferring both nutrients and warning signals in the event of a pathogen attack. In addition, the mycorrhizal network improves soil structure, which plays an important role in determining both microbial and plant communities.

Final section focuses on biotic and abiotic stress responses in plants and the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant stress tolerance. AM fungi mainly improve the stress tolerance of plants by regulating the morphological and physiological-biochemical processes of the plant. In most cases, they improve it by increasing water and nutrient uptake; inducing the synthesis of plant hormones and various compounds; reducing oxidative stress; regulating stomatal conductance, gas exchange and transpiration; and increasing photosynthetic activity. Thanks to AM fungi, plant resistance to different stressors improves and growth increases even in unsuitable conditions.

In conclusion, it became clear that the role of AM in plants is multi-faceted and the contributions of AM to various ecosystem functions merit further study.

Tänuavaldused

Täna väga oma juhendajaid Siim-Kaarel Seppa ja Maarja Öpikut heade nõuannete, nippide ja toetava suhtumise ning igakülgse abi eest töö vormistamisel ja valmimisel.

Kasutatud allikad

- Ahanger MA, Agarwal RM. 2017. Potassium Up-Regulates Antioxidant Metabolism and Alleviates Growth Inhibition under Water and Osmotic Stress in Wheat (*Triticum Aestivum* L). *Protoplasma* 254 (4): 1471–1486.
- Ahmad P, Prasad MNV. 2011. Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability. Springer Science & Business Media, 1-21.
- Ait-El-Mokhtar M, Laouane RB, Anli M, Boutasknit A, Wahbi S, Meddich A. 2019. Use of Mycorrhizal Fungi in Improving Tolerance of the Date Palm (*Phoenix Dactylifera* L.) Seedlings to Salt Stress. *Scientia Horticulturae* 253: 429–438.
- Astover A, Kõlli R, Roostalu H, Reintam E. 2012. Mulliteadus. Tartu. Eesti Maaülikool, 16-21, 166-171, 168, 199-213.
- Augé RM. 2001. Water Relations, Drought and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Mycorrhiza* 11 (1): 3–42.
- Babikova Z, Gilbert L, Bruce TJA, Birkett M, Caulfield JC, Woodcock C, Pickett JA, Johnson D. 2013. Underground Signals Carried through Common Mycelial Networks Warn Neighbouring Plants of Aphid Attack. *Ecology Letters* 16 (7): 835–843.
- Bagheri V, Shamschiri MH, Shirani H, Roosta HR. 2018. Nutrient Uptake and Distribution in Mycorrhizal Pistachio Seedlings under Drought Stress. *Journal of Agricultural Science and Technology* 14: 1591-1604.
- Bardgett RD, van der Putten WH. 2014. Belowground Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Nature* 515 (7528): 505–511.
- Bárcana G, Aroca R, Paz JA, Chaumont F, Martínez-Ballesta MC, Carvajal M, Ruiz-Lozano JM. 2012. Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Increases Relative Apoplastic Water Flow in Roots of the Host Plant under Both Well-Watered and Drought Stress Conditions. *Annals of Botany* 109 (5): 1009–1017.
- Barto KE, Hilker M, Müller F, Mohney BK, Weidenhamer JD, Rillig MC. 2011. The Fungal Fast Lane: Common Mycorrhizal Networks Extend Bioactive Zones of Allelochemicals in Soil. *PLoS ONE* 6 (11).
- Begum N, Qin C, Ahanger MA, Raza S, Khan MI, Ashraf M, Ahmed N, Zhang L. 2019. Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science* 10:1068.

- Bender SF, Plantenga F, Neftel A, Jocher M, Oberholzer HR, Köhl L, Giles M, Daniell TJ, van der Heijden MGA. 2014. Symbiotic Relationships between Soil Fungi and Plants Reduce N₂O Emissions from Soil. *The ISME Journal* 8 (6): 1336–1345.
- Bezemer TM, van Dam NM. 2005. Linking Aboveground and Belowground Interactions via Induced Plant Defenses. *Trends in Ecology & Evolution* 20 (11): 617–624.
- Bever JD, Richardson SC, Lawrence BM, Holmes J, Watson M. 2009. Preferential Allocation to Beneficial Symbiont with Spatial Structure Maintains Mycorrhizal Mutualism. *Ecology Letters* 12 (1): 13–21.
- Borde M, Dudhane M, Jite PK. 2010. AM Fungi Influences the Photosynthetic Activity, Growth and Antioxidant Enzymes in *Allium Sativum* L. under Salinity Condition. *Notulae Scientia Biologicae* 2 (4): 64–71.
- Brundrett MC. 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 and Soil* 320 (1): 37–77.
- Brundrett MC, Tedersoo L. 2018. Evolutionary History of Mycorrhizal Symbioses and Global Host Plant Diversity. *New Phytologist* 220 (4): 1108–1115.
- Chen M, Arato M, Borghi L, Nouri E, Reinhardt D. 2018. Beneficial Services of Arbuscular Mycorrhizal Fungi – From Ecology to Application. *Frontiers in Plant Science* 9.
- Chen S, Jin W, Liu A, Zhang S, Liu D, Wang F, Lin X, He C. 2013. Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) Increase Growth and Secondary Metabolism in Cucumber Subjected to Low Temperature Stress. *Scientia Horticulturae* 160: 222–229.
- Chen S, Zhao H, Zou C, Li Y, Chen Y, Wang Z, Jiang Y et al. 2017. Combined Inoculation with Multiple Arbuscular Mycorrhizal Fungi Improves Growth, Nutrient Uptake and Photosynthesis in Cucumber Seedlings. *Frontiers in Microbiology* 8:2516.
- Donohue I, Hillebrand H, Montoya JM, Petchey OL, Pimm SL, Fowler MS, Healy K, et al. 2016. Navigating the Complexity of Ecological Stability. *Ecology Letters* 19 (9): 1172–1185.
- Drigo B, Pijl AS, Duyts H, Kielak AM, Gamper HA, Houtekamer MJ, Boschker HTS et al. 2010. Shifting Carbon Flow from Roots into Associated Microbial Communities in Response to Elevated Atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (24): 10938–10942.

- Egan C, Li DW, Klironomos J. 2014. Detection of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Spores in the Air across Different Biomes and Ecoregions. *Fungal Ecology*, Fungal ecology beyond boundaries: from communities to the globe, 12: 26–31.
- El-Nashar YI. 2017. Response of Snapdragon (*Antirrhinum Majus* L.) to Blended Water Irrigation and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inoculation: Uptake of Minerals and Leaf Water Relations. *Photosynthetica* 55 (2): 201–209.
- Farooq M, Aziz T, Wahid A, Lee DJ, Siddique KHM. 2009. Chilling Tolerance in Maize: Agronomic and Physiological Approaches. *Crop and Pasture Science* 60 (6): 501–516.
- Fellbaum CR, Mensah JA, Cloos AJ, Strahan GE, Pfeffer PE, Kiers ET, Bücking H. 2014. Fungal Nutrient Allocation in Common Mycorrhizal Networks Is Regulated by the Carbon Source Strength of Individual Host Plants. *New Phytologist* 203 (2): 646–656.
- Field KJ, Daniell T, Johnson D ja Helgason T. 2020. Mycorrhizas for a Changing World: Sustainability, Conservation, and Society. *PLANTS, PEOPLE, PLANET* 2 (2): 98–103.
- García de León D, Moora M, Öpik M, Neuenkamp L, Gerz M, Jairus T, Vasar M, Bueno CG, Davison J, Zobel M. 2016. Symbiont Dynamics during Ecosystem Succession: Co-Occurring Plant and Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. *FEMS Microbiology Ecology* 92 (7).
- Garg N, Manchanda G. 2009. Role of Arbuscular Mycorrhizae in the Alleviation of Ionic, Osmotic and Oxidative Stresses Induced by Salinity in *Cajanus Cajan* (L.) Millsp. (Pigeonpea). *Journal of Agronomy and Crop Science* 195 (2): 110-123.
- Garg N, Chandel S. 2012. Role of Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi on Growth, Cadmium Uptake, Osmolyte, and Phytochelatin Synthesis in *Cajanus Cajan* (L.) Millsp. Under NaCl and Cd Stresses. *Journal of Plant Growth Regulation* 31 (3): 292–308.
- Gholamhoseini M, Ghalavand A, Dolatabadian A, Jamshidi E, Khodaei-Joghan A. 2013. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Inoculation on Growth, Yield, Nutrient Uptake and Irrigation Water Productivity of Sunflowers Grown under Drought Stress. *Agricultural Water Management* 117 (1): 106–114.
- Gill SS, Tuteja N. 2010. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machinery in Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48 (12): 909–930.

- Glassman SI, Casper BB. 2012. Biotic Contexts Alter Metal Sequestration and AMF Effects on Plant Growth in Soils Polluted with Heavy Metals. *Ecology* 93 (7): 1550–1559.
- Guo W, Zhao R, Zhao W, Fu R, Guo J, Bi N, Zhang J. 2013. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Maize (*Zea Mays* L.) and Sorghum (*Sorghum Bicolor* L. Moench) Grown in Rare Earth Elements of Mine Tailings. *Applied Soil Ecology* 72 (10): 85–92.
- Gutjahr C, Paszkowski U. 2009. Weights in the Balance: Jasmonic Acid and Salicylic Acid Signaling in Root-Biotroph Interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions*® 22 (7): 763–772.
- Harner MJ, Piotrowski JS, Lekberg Y, Stanford JA, Matthias CR. 2009. Heterogeneity in Mycorrhizal Inoculum Potential of Flood-Deposited Sediments. *Aquatic Sciences* 71 (3): 331.
- Hart MM, Antunes PM, Chaudhary VB, Abbott LK. 2018. Fungal Inoculants in the Field: Is the Reward Greater than the Risk. *Functional Ecology* 32 (1): 126–135.
- Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN. 2001. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia* 93 (6): 1186–1194.
- Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN. 2003. Plant Coexistence Mediated by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Trends in Ecology & Evolution* 18 (8): 418–423.
- Hasanuzzaman M, Gill SS, Fujita M. 2013. Physiological Role of Nitric Oxide in Plants Grown Under Adverse Environmental Conditions. *Plant Acclimation to Environmental Stress*. Springer, New York, 269-322.
- Heikham E, Giri B, Kapoor R. 2012. Contribution of *Glomus* Intraradices Inoculation to Nutrient Acquisition and Mitigation of Ionic Imbalance in NaCl-Stressed *Trigonella Foeniculum*. *Mycorrhiza* 22 (3): 203–217.
- Hillebrand H, Langenheder S, Lebret K, Lindström E, Östman Ö, Striebel M. 2018. Decomposing Multiple Dimensions of Stability in Global Change Experiments. *Ecology Letters* 21 (1): 21–30.
- Hodge A, Fitter AH. 2010. Substantial Nitrogen Acquisition by Arbuscular Mycorrhizal Fungi from Organic Material Has Implications for N Cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (31): 13754–13759.
- Hoysted GA, Kowal J, Jacob A, William R, Duckett JG, Pressel S, Orchard S, Ryan MH, Field KJ ja Bidartondo MI. 2018. „A Mycorrhizal Revolution“. *Current Opinion in Plant Biology*, Biotic Interactions, 44: 1–6.

- Impa SM, Nadaradjan S, Jagadish SVK. 2012. Drought Stress Induced Reactive Oxygen Species and Anti-Oxidants in Plants. *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*. Springer, New York, 131-147.
- Kapoor R, Heikham E, Piyush M, Bhoopander G. 2013. Arbuscular Mycorrhiza: Approaches for Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants for Sustainable Agriculture. *Plant Acclimation to Environmental Stress*. Springer, New York, 359-401.
- Kapoor R, Sharma D, Bhatnagar AK. 2008. Arbuscular Mycorrhizae in Micropropagation Systems and Their Potential Applications. *Scientia Horticulturae* 116 (3): 227–239.
- Klironomos J, Zobel M, Tibbett M, Stock WD, Rillig MC, Parrent JL, Moora M et al. 2011. Forces That Structure Plant Communities: Quantifying the Importance of the Mycorrhizal Symbiosis. *New Phytologist* 189 (2): 366–370.
- Köljalg U, Nilsson RH, Abarenkov K, Tedersoo L, Taylor AFS, Bahram M, Bates ST et al. 2013. „Towards a Unified Paradigm for Sequence-Based Identification of Fungi“. *Molecular Ecology* 22 (21): 5271–5277.
- Latef AAHA. 2013. Growth and Some Physiological Activities of Pepper (*Capsicum Annuum* L.) in Response to Cadmium Stress and Mycorrhizal Symbiosis. *J. Agr. Sci. Tech.* 15 : 1437-1448.
- Latef AAHA, Chaoxing H. 2011. Arbuscular Mycorrhizal Influence on Growth, Photosynthetic Pigments, Osmotic Adjustment and Oxidative Stress in Tomato Plants Subjected to Low Temperature Stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 33 (4): 1217–1225.
- Latef AAHA, Hashem A, Rasool S, Allah EF, Alqarawi AA, Egamberdieva D, Jan S et al. 2016. Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis and Abiotic Stress in Plants: A Review. *Journal of Plant Biology* 59 (5): 407–426.
- Leifheit EF, Stavros DV, Lehmann A, Morris KE, Rillig MC. 2014. Multiple Factors Influence the Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Soil Aggregation—a Meta-Analysis. *Plant and Soil* 374 (1): 523–537.
- Lenzemo VW, Kuyper TW, Kropff MJ, Ast A. 2005. Field Inoculation with Arbuscular Mycorrhizal Fungi Reduces *Striga Hermonthica* Performance on Cereal Crops and Has the Potential to Contribute to Integrated *Striga* Management. *Field Crops Research* 91 (1): 51–61.
- Lenzemo VW, Thomas WK, Matusova R, Bouwmeester HJ, van Ast A. 2007. Colonization by Arbuscular Mycorrhizal Fungi of Sorghum Leads to Reduced

- Germination and Subsequent Attachment and Emergence of *Striga hermonthica*. *Plant Signaling & Behavior* 2 (1): 58–62.
- Lenoir I, Fontaine J, Sahraoui ALH. 2016. Arbuscular Mycorrhizal Fungal Responses to Abiotic Stresses: A Review. *Phytochemistry* 123 (3): 4–15.
- Lerat S, Gauci R, Catford JG, Vierheilig H, Piché Y, Lapointe L. 2002. 14C Transfer between the Spring Ephemeral *Erythronium Americanum* and Sugar Maple Saplings via Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Natural Stands. *Oecologia* 132 (2): 181–187.
- Li HJ, Yang GD, Shu HR, Yang YT, Ye BX, Nishida I, Zheng CC. 2006. Colonization by the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus Versiforme* Induces a Defense Response Against the Root-Knot Nematode *Meloidogyne Incognita* in the Grapevine (*Vitis Amurensis* Rupr.), Which Includes Transcriptional Activation of the Class III Chitinase Gene *VCH3*. *Plant and Cell Physiology* 47 (1): 154–163.
- Li H, Luo N, Zhang LJ, Zhao HM, Li YW, Cai QY, Wong MH, Mo CH. 2016. „Do Arbuscular Mycorrhizal Fungi Affect Cadmium Uptake Kinetics, Subcellular Distribution and Chemical Forms in Rice?" *Science of The Total Environment* 571 (11): 1183–1190.
- Li J, Meng B, Chai H, Yang X, Song W, Li S, Lu A, Zhang T, Sun W. 2019. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alleviate Drought Stress in C3 (*Leymus Chinensis*) and C4 (*Hemarthria Altissima*) Grasses via Altering Antioxidant Enzyme Activities and Photosynthesis. *Frontiers in Plant Science* 10.
- Liu J, Maldonado-Mendoza I, Lopez-Meyer M, Cheung F, Town CD, Harrison MJ. 2007. Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Is Accompanied by Local and Systemic Alterations in Gene Expression and an Increase in Disease Resistance in the Shoots. *The Plant Journal* 50 (3): 529–544.
- Liu ZL, Li YJ, Hou HY, Zhu XC, Rai V, He XY, Tian CJ. 2013. Differences in the Arbuscular Mycorrhizal Fungi-Improved Rice Resistance to Low Temperature at Two N Levels: Aspects of N and C Metabolism on the Plant Side. *Plant Physiology and Biochemistry* 71 (10): 87–95.
- López-Ráez JA, Verhage A, Fernández I, García JM, Azcón-Aguilar C, Flors V, Pozo MJ. 2010. Hormonal and Transcriptional Profiles Highlight Common and Differential Host Responses to Arbuscular Mycorrhizal Fungi and the Regulation of the Oxylipin Pathway. *Journal of Experimental Botany* 61 (10): 2589–2601.

- Ludwig-Müller J. 2010. Hormonal Responses in Host Plants Triggered by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Springer, Netherlands, Dordrecht, 169-190.
- Mardhiah U, Caruso T, Gurnell A, Rillig MC. 2016. Arbuscular Mycorrhizal Fungal Hyphae Reduce Soil Erosion by Surface Water Flow in a Greenhouse Experiment. *Applied Soil Ecology* 99 (3): 137–140.
- Maya MA, Matsubara Y. 2013. Influence of Arbuscular Mycorrhiza on the Growth and Antioxidative Activity in Cyclamen under Heat Stress. *Mycorrhiza* 23 (5): 381–390.
- Moora M, Davison J, Öpik M, Metsis M, Saks Ü, Jairus T, Vasar M, Zobel M. 2014. Anthropogenic Land Use Shapes the Composition and Phylogenetic Structure of Soil Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. *FEMS Microbiology Ecology* 90 (3): 609–621.
- Mummey DL, Antunes PM, Rillig MC. 2009. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Pre-Inoculant Identity Determines Community Composition in Roots. *Soil Biology and Biochemistry* 41 (6): 1173–1179.
- Nannipieri P, Ascher J, Ceccherini MT, Landi L, Pietramellara G, Renella G. 2017. „Microbial Diversity and Soil Functions“. *European Journal of Soil Science* 68 (1): 12–26.
- Nielsen KB, Kjølner R, Bruun HH, Schnoor TK, Rosendahl S. 2016. Colonization of New Land by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Fungal Ecology* 20 (4): 22–29.
- Parniske M. 2008. Arbuscular Mycorrhiza: The Mother of Plant Root Endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6 (10): 763–775.
- Pendergast TH, Burke DJ, Carson WP. 2013. Belowground Biotic Complexity Drives Aboveground Dynamics: A Test of the Soil Community Feedback Model. *New Phytologist* 197 (4): 1300–1310.
- Pieterse CMJ, Leon-Reyes A, van der Ent S, van Wees SCM. 2009. Networking by Small-Molecule Hormones in Plant Immunity. *Nature Chemical Biology* 5 (5): 308–316.
- Pozo MJ, Jung SC, López-Ráez JA, Azcón-Aguilar C. 2010. Impact of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis on Plant Response to Biotic Stress: The Role of Plant Defence Mechanisms. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Springer, Netherlands, Dordrecht, 193-207.
- Pozo MJ, Verhage CA, García-Andrade J, Azcón-Aguilar C, García JM. 2009. Priming Plant Defence Against Pathogens by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Mycorrhizas - Functional Processes and Ecological Impact*. Springer, Berlin, Heidelberg, 123-125.

- Powell JR, Rillig MC. 2018. Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Ecosystem Function. *New Phytologist* 220 (4): 1059–1075.
- Punamiya P, Datta R, Sarkar D, Barber S, Patel M, Das P. 2010. Symbiotic Role of *Glomus Mosseae* in Phytoextraction of Lead in Vetiver Grass *Chrysopogon Zizanioides* (L.). *Journal of Hazardous Materials* 177 (1): 465–474.
- Rapparini F, Peñuelas J. 2014. Mycorrhizal Fungi to Alleviate Drought Stress on Plant Growth. *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*. Springer, New York, 21-42.
- Rillig MC, Mummey DL. 2006. Mycorrhizas and Soil Structure. *New Phytologist* 171 (1): 41–53.
- Ruiz-Sánchez M, Aroca R, Muñoz Y, Polón R, Ruiz-Lozano JM. 2010. The Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Enhances the Photosynthetic Efficiency and the Antioxidative Response of Rice Plants Subjected to Drought Stress. *Journal of Plant Physiology* 167 (11): 862–869.
- Santander C, Sanhueza M, Olave J, Borie F, Valentine A, Cornejo P. 2019. Arbuscular Mycorrhizal Colonization Promotes the Tolerance to Salt Stress in Lettuce Plants through an Efficient Modification of Ionic Balance. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 19 (2): 321–331.
- Saxena SC, Kaur H, Verma P, Petla BP, Andugula VR, Majee M. 2013. Osmoprotectants: Potential for Crop Improvement Under Adverse Conditions. *Plant Acclimation to Environmental Stress*. Springer, New York, 197-232.
- Smith SE, Jakobsen I, Grønlund M ja Smith FA. 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 (3): 1050–1057.
- Smith SE, Read DJ, eds. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd Edn. UK, London: Academic Press, 11–219, 378-433, 523–610.
- Song YY, Zeng RS, Xu JF, Li J, Shen X, Yihdego WG. 2010. Interplant Communication of Tomato Plants through Underground Common Mycorrhizal Networks. *PLoS ONE* 5 (10).

- Stevens BM, Propster JR, Öpik M, Wilson GWT, Alloway SL, Mayemba E, Johnson NC. 2020. Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Roots and Soil Respond Differently to Biotic and Abiotic Factors in the Serengeti. *Mycorrhiza* 30 (1): 79–95.
- Strack D, Fester T, Hause B, Schliemann W, Walter MH. 2003. Review Paper: Arbuscular Mycorrhiza: Biological, Chemical, and Molecular Aspects. *Journal of Chemical Ecology* 29 (9): 1955–1979.
- Zeng X, Ma LQ, Qiu R, Tang Y. 2009. Responses of Non-Protein Thiols to Cd Exposure in Cd Hyperaccumulator *Arabis Paniculata* Franch. *Environmental and Experimental Botany* 66 (2): 242–248.
- Zhang J, Jia W, Yang J, Ismail AM. 2006. Role of ABA in Integrating Plant Responses to Drought and Salt Stresses. *Field Crops Research, Preparing Rice for a Water-Limited Future: from Molecular to Regional Scale*. International Rice Research Congress, 97 (1): 111–119.
- Zhu XC, Song FB, Liu SQ, Liu TD, Zhou X. 2012. Arbuscular Mycorrhizae Improves Photosynthesis and Water Status of *Zea Mays* L. under Drought Stress. *Plant, Soil and Environment* 58 (4): 186–191.
- Zhu XC, Song FB, Xu H. 2010. Influence of Arbuscular Mycorrhiza on Lipid Peroxidation and Antioxidant Enzyme Activity of Maize Plants under Temperature Stress. *Mycorrhiza* 20 (5): 325–332.
- Zobel M, Öpik M. 2014. Plant and Arbuscular Mycorrhizal Fungal (AMF) Communities – Which Drives Which?. *Journal of Vegetation Science* 25 (5): 1133–1140.
- Talaat NB, Shawky BT. 2014. Protective Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Wheat (*Triticum Aestivum* L.) Plants Exposed to Salinity. *Environmental and Experimental Botany* 98 (2): 20–31.
- Thakur P, Nayyar H. 2013. Facing the Cold Stress by Plants in the Changing Environment: Sensing, Signaling, and Defending Mechanisms. *Plant Acclimation to Environmental Stress*. Springer, New York, 29-69.
- Toljander JF, Artursson V, Paul LR, Jansson JK, Finlay RD. 2006. Attachment of Different Soil Bacteria to Arbuscular Mycorrhizal Fungal Extraradical Hyphae Is Determined by Hyphal Vitality and Fungal Species. *FEMS Microbiology Letters* 254 (1): 34–40.
- Verbruggen E, van der Heijden MGA, Rillig MC, Kiers ET. 2013. Mycorrhizal Fungal Establishment in Agricultural Soils: Factors Determining Inoculation Success. *New Phytologist* 197 (4): 1104–1109.

- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA. 2014. Soil Biodiversity and Soil Community Composition Determine Ecosystem Multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (14): 5266–5270.
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR. 2007. Heat Tolerance in Plants: An Overview. *Environmental and Experimental Botany* 61 (3): 199–223.
- Walder F, Niemann H, Natarajan M, Lehmann MF, Boller T, Wiemken A. 2012. Mycorrhizal Networks: Common Goods of Plants Shared under Unequal Terms of Trade. *Plant Physiology* 159 (2): 789–797.
- Wu QS, Xia RX. 2006. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Influence Growth, Osmotic Adjustment and Photosynthesis of Citrus under Well-Watered and Water Stress Conditions. *Journal of Plant Physiology* 163 (4): 417–425.
- 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 (1): 223–241.
- Öpik M, Zobel M, Cantero JJ, Davison J, Facelli JM, Hiiesalu I, Jairus T et al. 2013. Global Sampling of Plant Roots Expands the Described Molecular Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Mycorrhiza* 23 (5): 411–430.
- Xu J, Yin H, Liu X, Li X. 2010. Salt Affects Plant Cd-Stress Responses by Modulating Growth and Cd Accumulation. *Planta* 231 (2): 449–459.
- Yang G, Yang X, Zhang W, Wei Y, Ge G, Lu W, Sun J et al. 2016. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Affect Plant Community Structure under Various Nutrient Conditions and Stabilize the Community Productivity. *Oikos* 125 (4): 576–585.
- Yang H, Dai Y, Wang X, Zhang Q, Zhu L, Bian X. 2014. Review Article: Meta-Analysis of Interactions between Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Biotic Stressors of Plants. *The Scientific World Journal* 1.

Lihtlitsents

Mina, _____ Simone Sui _____,
(*autori nimi*)

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

_____ „Arbuskulaarse mükoriisa roll taimede stressitaluvuses” _____,

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendajad on _____ Siim-Kaarel Sepp ja Maarja Öpik _____,

(*juhendaja nimi*)

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.

Simone Sui

21.05.2020