

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND
TAIMEÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Triin Kiik

**MÜKORIISSE SÜMBIOOSI TÄHTSUS TAIMEDE
INVASIOONIL**

Magistritöö (30 EAP)

Ökoloogia ning elustiku kaitse

Juhendajad: PhD Mari Moora ja

PhD Carlos Guillermo Bueno

Tartu 2019

Mükoriisse sümbioosi tähtsus taimede invasioonil

Mükoriisatüüp ja -staatus on kirjanduse põhjal enim kasutatud taimi iseloomustavad tunnused mükoriisa ehk seenjuure tähtsuse uurimiseks taimede invasioonil. Seni avaldatud teadustööd on peamiselt keskendnud mükoriisatüübi uurimisele. Vaid vähestes töödes analüüsitakse paralleelselt nii mükoriisset staatust kui tüüpi. Käesoleva uurimuse eesmärgiks oli koostada teoreetiline ülevaade sellest, kuidas mükoriisne sümbioos mõjutab taimeliikide invasiooni. Lisaks võeti eesmärgiks uurida, milline on Eestis esinevate võõrtaimeliikide mükoriisete tunnuste jaotus ning kuidas see erineb Kesk-Euroopa flora võõrliikide näitajatest. Töö tulemusena selgus, et valdav osa analüüsitud Eesti võõrtaimeliikidest on mükoriissed. Domineerivad arbuskulaarmükoriissed taimed. Ektomükoriisseid taimeliike on vähe. Kesk-Euroopaga võrreldes on Eestis märkimisväärselt rohkem segatüüpi (AM+ECM) ja fakultatiivselt mükoriisseid (FM) võõrliike.

Märksõnad: mükoriisatüüp, võõrliik, mükoriisne staatus, segatüüpi mükoriissus (AM+ECM), Kesk-Euroopa flora

CERCS: B270 Taimeökoloogia

The role of mycorrhizal symbiosis in plant invasions

The most widely used plant traits associated with the mycorrhizal symbiosis are plant mycorrhizal type and status. So far, most studies incorporating mycorrhizal traits have focused on mycorrhizal types. Only in few studies, mycorrhizal status and type are analyzed in parallel. The aim of this study was to advance the understanding about how mycorrhizal symbiosis affects plant invasion. In addition, the aim was to investigate the distribution of mycorrhizal traits of alien plant species in Estonia and compare them to same parameters of Central European alien flora. This study indicates that most of the alien species examined are mycorrhizal. The majority of them are involved in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. There are few ectomycorrhizal plant species in Estonian alien flora. Compared to Central Europe, there are significantly more plants with dual mycorrhizal symbiosis (AM + ECM) in Estonian alien flora. Regarding plant mycorrhizal status, there are more facultative mycorrhizal (FM) alien plant species in Estonia compared to Central Europe.

Keywords: mycorrhizal type, alien species, mycorrhizal status, dual mycorrhizal symbiosis (AM + ECM), Central European flora

CERCS: B270 Plant ecology

SISUKORD

Töös kasutatud lühendid.....	4
Teoreetiline sissejuhatus.....	5
Mükoriisatüüp ja taimede invasiivsus	6
Mükoriisne staatus.....	7
Mükoriisne paindlikkus (<i>Mycorrhizal flexibility</i>).....	9
Mükoriisne sõltuvus (<i>Mycorrhizal dependency</i>)	10
Kuidas suhted mükoriisaseentega mõjutavad võõrliikide invasiooni.....	11
1. Vähendatud sümbiondid (<i>Reduced symbionts</i>).....	11
2. Sümbioose alalhoidvad mehhanismid (<i>Mechanisms of maintaining symbioses</i>).....	12
3. Uusi sümbioose loovad mehhanismid (<i>Mechanisms of establishing new symbioses</i>)	13
4. Suurema kompleksusega kolme sõlmelised ja kõrgemad motiivid (<i>Increasing complexity: three-node and higher motifs</i>).....	13
Töö eesmärgid	14
Materjal ja metoodika.....	15
Andmebaaside kirjeldus	15
Töö andmebaasidega ja liikide valik välikatsesse	15
Loodusest korjatud taimeliikide kirjeldus:	16
Eksperimentaalse katse taimeliikide kirjeldus:	17
Välitööde kirjeldus	18
Mõõtmised.....	20
Tulemused	21
Mükoriisatüüpide ja -staatuste jaotumine Eesti võõrliikide flooras	21
Eesti võõrliikide mükoriisete tunnuste (tüüp ja staatus) jaotuse võrdlus Kesk-Euroopa flooraga.....	21
Mükoriisatüüpide ja -staatused eksperimentaalses katses.....	23
Arutelu	25
Mükoriisatüüpide jaotumine Eesti võõrliikide flooras	25

Mükoriisete staatuste jaotumine	26
Eksperimentaalne katse	26
Kokkuvõte	28
SUMMARY	29
Tänuavaldused	31
Kasutatud kirjandus	32

Töös kasutatud lühendid

AM – arbuskulaarne mükoriisa

ECM – ektomükoriisa

AM+ECM – sega tüüpi mükoriisne, moodustab nii arbuskulaarse kui ka ektomükoriisat

ERM – erikoidne mükoriisa

NM – mittemükoriisne

OM – obligatoorne mükoriissus

FM – fakultatiivne mükoriissus

Teoreetiline sissejuhatus

Mükoriisa ehk seenjuur on laialtlevinud sümbioos mullaseente ja taimejuurte vahel, milles seen varustab oma peremeestaime toitainete (põhiliselt fosfori ja lämmastiku) ja veega ning taim omakorda annab seenele orgaanilisi ühendeid. Lisaks kaitsevad mükoriisaseened taime patogeenide ning abiootilise stressi (kuivus, toksilised raskmetallid) eest. Peale selle mõjutavad nad taimekoosluse koosseisu ja funktsioneerimist (Smith ja Read 2008). Ligikaudu 95% maailma taimeliikidest kuuluvad sugukondadesse, mis on mükoriisid (Pringle jt 2009). Morfoloogilis-anatoomilistest erinevustest tulenevalt teatakse mitmeid mükoriisatüüpe, millest levinumad ja olulisemad taimekoosluste seisukohalt on arbuskulaarne, ekto- ja erikoidne mükoriisa (Traveset ja Richardson 2014). Vähemsagedased on orhoidne, monotropoidne, arbutoidne ja ektendomükoriisa (Smith ja Read 2008).

Arbuskulaarset mükoriisat (AM) moodustab üle 80% tuntud taimeliikidest (Shah jt 2009). AM-i moodustavad seened on obligatoorsed sümbiondid monofüleetilisest hõimkonnast *Glomeromycota* (krohmsened) ning sõltuvad oma elutsükli läbimises täielikult peremeestaimest ja tema poolt pakutavatest hüvedest (Smith ja Read 2008). Kõnealuse hõimkonna selts *Glomerales* on levinud valdavas enamikus ökosüsteemidest ning neile on iseloomulik nõrk peremehespetsiifilisus (Dickie jt 2017).

Ektomükoriisa (ECM) on esindatud mitmeaastaste puitunud taimede seas troopilistes, parasvöötme ja boreaalsetes metsades (Pringle jt 2009; Traveset ja Richardson 2014) ning seda moodustavad hõimkonnad *Basidiomycota* (kandseened) ja *Ascomycota* (kottseened) (Finlay 2008). Erikoidset mükoriisat võib näha domineerimas tundras ja boreaalsetes kasvukohtades (Pringle jt 2009, Traveset ja Richardson 2014). Selle sümbioosi seenpartneriteks on kottseened (Finlay 2008).

Mõned taimeliigid võivad moodustada mükoriisatüüpi AM+ECM (*dual mycorrhizal*). See tähendab, et nad on suutelised moodustama nii arbuskulaar- kui ektomükoriisat (Gerz jt 2017).

Taimi on võimalik jagada päritolu järgi natiivseteks ja võõrliikideks. Natiivsed ehk pärismaised (looduslikud, kohalikud) taksonid pärinevad antud alalt. Need on oma kasvukoha asustanud looduslikult, ilma inimese osaluseta. Võõrliigid (eksootilised taimed, sissetoodud taimed, tulnukliigid) on taimed, mille paiknemine antud piirkonnas on seotud inimeste poolse tahtliku või tahtmatu sekkumisega või mis on iseseisvalt edasi levinud (invadeerunud) alalt, kus nad on mittenatiivsed. Naturaliseerunud taimed on võõrliigid, mis on võimelised oma populatsioone taastootma vähemalt 10 aasta jooksul otsese inimeste poolse sekkumiseta (või

hoolimata inimeste sekkumisest). Nad on võimelised iseseisvaks kasvuks, seemnete tootmiseks või rametite (võsu, sibul, mugul, taime fragmendid) moodustamiseks (Pyšek jt 2004).

Invasiivsed taimed on alamhulk naturaliseerunud taimedest, mis produtseerivad (vanempopulatsioonist märkimisväärselt kaugemale) reproduktiivset järelkasvu (sageli väga suurel hulgal). Selletõttu on neil potentsiaal laialdaselt levida (Pyšek jt 2004). Võõrliikide sissetungi edu sõltub nii taimede funktsionaalsetest tunnustest kui ka konkreetse ökosüsteemi vastuvõtlikkusest tulnuktaimede invasioonile. Natiivse koosluse haavatavust mõjutavad nii biotilised faktorid (liigiline mitmekesisus, mullaelustik ja herbivoorid) kui ka abiootilised tegurid näiteks valgus, toitained ja keemilised ühendid keskkonnas. Aina enam tõuseb teadlaste huvi biotiliste interaktsioonide, eriti mutualistlike suhete mõju uurimise vastu taimede invasioonil (Chen jt 2017; Menzel jt 2018).

Taimeliikidel võib tuua välja neli iseloomulikku tunnust, mis on seotud võimega moodustada mükoriisset sümbioosi ja sellele reageerida. Nendeks on mükoriisatüüp, mükoriisne staatus, mükoriisne paindlikkus ja mükoriisne sõltuvus (Moora 2014).

Mükoriisatüüp ja taimede invasiivsus

Invandid võivad olla mükoriissed, kuid moodustada võrreldes pärismaiste taimeliikidega erinevaid mükoriisatüüpe (Grove jt 2017). Näitena võib tuua männilised, mis on üldiselt sõltuvad ektomükoriisa seentest, kuid invadeeruvad globaalselt arbuskulaarmükoriisa domineerimisega kooslustesse. Kuna männid ei ole sobivad peremeestaimed AM seentele, siis võib nende invasioon kaasa tuua arbuskulaarmükoriisete seente hulga languse nagu on näidanud ka Carvalho jt (2010) uurimustöö (Grove jt 2017; Carvalho jt 2010). Seda tüüpi suhteid on veel vähe dokumenteeritud. Hindamaks muutusi sümbiontsete seente kompositsioonis või arvukuses oleks vaja palju põhjalikumalt uurida, kuidas ECM invandid mõjutavad AM seeni või vastupidist situatsiooni (AM tulnukliigid mõjutavad ECM seeni) (Grove jt 2017).

Invandid võivad kohalikke mutualistlikke suhteid häirida ka juhul kui nad moodustavad sama tüüpi mükoriisat. Näiteks nõrgalt mükoriisne invant *Bromus tectorum* (müürluste) vähendab nii AM seente mitmekesisust kui arvukust (Hawkes jt 2006). Kõige rohkem on uuritud invasiivsete arbuskulaarmükoriisete taimede mõju AM seentele. Ektomükoriisete invasiivsete taimeliikide mõju ECM seentele on väheuuritud (Grove jt 2017).

Invandid, kellel on sama mükoriisatüüp nagu natiivsetel taimedel, võivad erinevate mehhanismide kaudu mõjutada mükoriiseid suhteid. Esiteks, invariant võib vähendada seente arvukust oma juurtel. Näiteks, kui tulnukliik on kehv peremeestaim kohalikele seenetaksonitele, pakkudes neile vähe süsinikuühendeid, mille tõttu on seente paljunemine limiteeritud. Teiseks, kui invariant on üldiselt sümbiontidest vähem sõltuv, võib tekkida spetsiifiliste või kohalike liike soodustavate seente kadu kooslusest. Lisaks, taime-seene suhete spetsiifilisuse tase võib paika panna, milline seenekoosluse koosseis moodustub. Kitsamalt spetsialiseerunud seened kipuvad suhet moodustama generalistidest taimeliikidega. Samal ajal kui spetsialiseerunud taimed on sageli interaktsioonis seentega, kes on generalistid, koloniseerides paljude taimeliikide juuri (Grove jt 2017).

Moora jt (2011) näitasid oma katses palmiga *Trachycarpus fortunei* (karuspalm), et osade invariantide edu tugineb suhetele generalistlike AM-seentega (Moora jt 2011).

Invandi ja kohalike taimeliikide fülogeneetiline erinevus võib viia välja mutualismi häirumisele. Kui invariant on fülogeneetiliselt pärismaistest kooslustest väga erinev, siis võib eeldada, et invandid jagavad kohalike liikidega vähem seenpartnereid võrreldes sellega, kui natiivsed liigid jagavad keskmiselt omavahel. Siiski jääb ebaselgeks, kui sageli on invandid fülogeneetiliselt eraldatud või kui tihedalt on omavahel seotud taimede sugulus ja nendega assotsieeruvad mükoriisaseened (Grove jt 2017).

Üldiselt mõistetakse arheofüütide all tulnuktaimeliike, mis on sissetoodud enne 1500. aastat. Neofüüdid on introdutseeritud 16. sajandi algusest alates (Pyšek jt 2004). Valdaval enamikul Saksa floora mükoriisestest neofüütidest, mida käsitlesid Menzeli jt (2017) oma uurimuses, on väljakujunenud arbuskulaarne mükoriisa, mis viitab sellele, et mükoriisatüüp mõjutab neofüütide asustumist (Menzel jt 2017). AM suhted on küllaltki mittespetsiifilised nii taim- kui seenpartnerite valiku poolest (Moora jt 2011) ning AM seente taksonid on globaalselt levinud (Shah jt 2009). Vastupidiselt ektomükoriisetele taimedele, mille puhul sobivate sümbiontide puudus võib mõjuda barjäärina, ei piira seenpartnerite kättesaadavus tõenäoliselt AM taimeliikide püsima jäämist uues kasvukohas (Menzel jt 2017).

Mükoriisne staatus

Mükoriisse staatuse järgi saab taimi laiaslaastus jagada mükoriisseteks ja mittemükoriisseteks (NM). Täpsemaks minnes selgub, et mükoriisne sümbioos varieerub mittemükoriisestest taimeliikidest fakultatiivsete ja obligatoorsete suheteni (Smith ja Read 2008). Üldiselt on nii ekto-, erikoidset kui ka orhidoidset mükoriisat käsitletud kui peremeestaimedele

obligatoorselt vajalikku suhet. Kuid arbuskulaarsed seenjuurt moodustavate taimeliikide seas leidub nii obligatoorselt kui fakultatiivselt mükoriisseid liike (Moora 2014).

Taim on fakultatiivselt mükoriisne (FM), kui ta on võimeline sobivates oludes või sobiva seenpartneri olemasolul mükoriisat moodustama, kuid saab edukalt hakkama ka ilma. Obligatoorselt mükoriissed (OM) taimed on alati mükoriissed ja tõenäoliselt on suhe seenega neile eluliselt vajalik. Mükoriisne staatus näitab, kas taimeliikide juured on looduses mükoriisete seente poolt alati (OM), mõnikord, kuid mitte koguaeg (FM) või mitte kunagi (NM) koloniseeritud (Smith ja Read 2008; Moora 2014; Menzel jt 2018).

Varasematest uurimustöödest on teada, et AM seened võivad suurendada oma peremeestaime kasvu ja konkurentsivõimet nagu võib väita ühe invasiivseima liigi *Centaurea stoebe* kohta USAs (Reinhart jt 2017). Lisaks on teada, et nii *C. stoebe* kui ka *Euphorbia esula* (kibe piimalill) võivad suurendada AM seenetaksonite mitmekesisust ning rohkust (Lekberg jt 2013). On leitud, et enamik eksootilistest liikidest Californias, on mittemükoriissed (Pringle jt 2009). Vastupidiselt California rohumaadele, kuuluvad tulnukliigid Suurbritannias ja Saksamaal sugukondadesse, mille esindajad on võrreldes natiivsete taimeliikidega suuremal määral arbuskulaarsest mükoriisast sõltuvad. Valdav osa invasiividest on obligatoorselt mükoriissed ning veidi vähem on fakultatiivselt mükoriisseid liike (Hempel jt 2013; Pringle jt 2009). Seega võib väita, et tulnuktaimeliikide interaktsioonid AM seentega on väga erinevad ning on tõenäoline, et suhted varieeruvad isegi erinevates regioonides, kuhu nad on levinud (Reinhart jt 2017).

Invandi mükoriisne staatus võib invasioonis ajajooksul muutuda ning samuti on muutuv ka invariantide mõju mükoriisetele suhetele. Mõned mükoriissed invandid on fakultatiivsed või nõrgalt/mittemükoriissed kui sobiv seenpartner puudub, kuid kui seensümbiontid on taas kättesaadavad, astuvad nad taas mükoriisettesse suhetesse (Grove jt 2017).

Zubek koostöös kolleegidega (2016) uuris kolme invasiivse taimeliigi mõju AM seentele. Selgus, et kõik invandid mõjutasid AM seenekooslusi, kuid nende poolt esile kutsutud muutused sõltusid võõrliikide mükoriisest staatusest. Mittemükoriisne *Reynoutria japonica* vähendas AM seente rohkust ja liigirikkust. Mõlemad mükoriissed taimed nii *Rudbeckia laciniata* kui *Solidago gigantea* (sügis-kuldvits) vähendasid AM seente liigirikkust võrdluses natiivse taimestikuga (Zubek jt 2016).

Enamasti erinevad obligatoorselt mükoriissed liigid teistest taimeliikidest oma kasvukoha eelistuste poolest. OM liigid eelistavad soojemaid, kuivemaid kasvukohti ja kõrgema pH-ga

muldi. Kusjuures fakultatiivselt mükoriissed taimed näivad eelistavat mõõdukaid tingimusi. Konkureerivad liigid on tõenäolisemalt OM ja stressitolerantsed liigid mittemükoriissed. Lisaks on leitud, et FM liigid oli kõige laiema geograafilise ja ökoloogilise amplituudiga (Hempel jt 2013).

Hempel jt (2013) näitasid, et neofüüdid Saksamaal on sagedamini obligatoorselt mükoriissed kui arheofüüdid või natiivsed taimeliigid (Hempel jt 2013). Kuid sellele teadmisele tuginedes, ei ole võimalik teha järeldusi mükoriisse staatuse olulisuse kohta tulnukliikide invasioonilises edukuses. OM ja FM neofüüdid ei erinenud okupeeritud geograafiliste alade suuruse poolest (Menzel jt 2017). Lisaks muutub mükoriisa omamise tähtsus erinevate invasiooni etappide jooksul (Shah jt 2009). Mükoriisa omamine on tähtis neofüütide asustumisel ja püsima jäämises uues keskkonnas, andes kokurentsist eelise mittemükoriissete taimede ees. Eriti just varajases invasiooni etapis (Menzel jt 2017).

Menzel jt (2018) uurisid, kas ja kuidas eri päritoluga liigid (natiivsed liigid, arheofüüdid ja neofüüdid) ning mitmesuguse arbuskulaarmükoriisse staatusega taimed erinevad nende poolt okupeeritud ala suuruse poolest Saksamaal (Menzel jt 2018). Selgus, et fakultatiivselt mükoriissed natiivsed taimeliigid ja FM neofüüdid hõivasid kõige suurema ala. Arheofüütide puhul ei joonistunud seos AM staatusega nii selgelt välja. Võimalik, et arheofüüdid on vähendanud oma sõltuvust AM seentest. Üldiselt on arheofüüdid põlluumbrohud ning kuna põldudel hoitakse püsivalt kõrget mullaviljakust, siis ületavad seensümbiondi ülalpidamise kulud mükoriisast saadava tulu (Menzel jt 2018).

Vastastikuseid toimeid AM staatuse ja teiste süsiniku jaotusega seotud taime funktsionaalsete tunnuste vahel on pea eranditult esindatud neofüütidel, kuid puuduvad natiivsetel liikidel. Risoome moodustavad fakultatiivselt mükoriissed neofüüdid okupeerisid ulatuslikke alasid. FM neofüütide hulgas olid Saksamaal kõige laiaulatuslikumalt levinud mitmeaastased ja mitte-puitunud liigid ning lehtrohundid. Eelnevale toetudes võib kokkuvõtvalt väita, et natiivid ja neofüüdid saavad sümbioosist erinevalt kasu ning pärismaised AM seened on natiivsetele liikidele olulisemad kui neofüütidele (Menzel jt 2018).

Mükoriisne paindlikkus (*Mycorrhizal flexibility*)

Mükoriisne paindlikkus on seotud taimeliikide võimega vastavalt kohalikele kasvukoha tingimustele kasvada koos või ilma mükoriisse sümbioosita. Mükoriiselt paindlikud taimeliigid suudavad kasvada olukorras, kus sobivat seensümbionti ei ole saadaval või kui kohalikud kasvukoha tingimused ei ole sobivad mükoriisa moodustamiseks. Obligatoorselt mükoriissed ja mittemükoriissed taimeliigid ei ole paindlikud, kuna nende mükoriisne

staatus ei sõltu keskkonna tingimuste muutumisest. See tähendab, et OM taimed on looduses alati mükoriissed ja NM mitte kunagi (Smith ja Read 2008; Moora 2014; Menzel jt 2017). Mükoriisest paindlikkusest rääkides, võib välja tuua vähemalt kolm eri mehhanismi. Esiteks taimeliikide võime reguleerida oma mükoriisuse taset sõltuvalt kohalikest keskkonnatingimustest. Näiteks, kui taimele ei ole seent vaja tingimustes, kus toitainete kättesaadavus mullast on niigi kõrge, võib taim vähendada ja alla suruda seenekolonisatsiooni juurtel. Teiseks, taimeliikide võime kasvada, kui seensümbiontide arvukus on madal või puudub täielikult. Potikatsetes ja looduses on näidatud, et taimeliikide kasv võib varieeruda muudetud mükoriisse aktiivsuse korral. Lisaks, taimeliikidel tundub olevat madal selektiivsus sobiva seenpartneri suhtes (Moora 2014).

Mükoriisne sõltuvus (*Mycorrhizal dependency*)

Üldiselt on mükoriisne sõltuvus kasutusel iseloomustamiseks, mil määral taimed reageerivad mükoriisete seente kolonisatsioonile. Selle kindlakstegemiseks hinnatakse muutusi taime biomassis, viljakuses, vegetatiivset/klonaalset kasvu iseloomustavatest tunnustest jt. Mükoriisse sõltuvuse all mõistetakse tavaliselt taimeliikide kasvuvastust (negatiivne, positiivne või neutraalne) kindlaks määratud tingimustes. Enamik katseid selle uurimiseks on läbiviidud potiekperimentidena ja vaid vähesed nendest on ülekantavad looduslikes tingimustes toimuvale (Moora 2014).

Mükoriisse sõltuvuse määr võib aja jooksul muutuda. Värskest sissetoodud invariantidel võib olla väiksem mükoriisne sõltuvus võrreldes kaua aega tagasi sissetoodud taimeliikidega. Seda see tõttu, et viimastel on oma seenpartneritega pikaajsem koos invadeerumise suhe. Teisest küljest, kui invasiivsetel mükoriisetaimedel on alal, kuhu nad on sissetoodud mükoriisa järgi väiksem vajadus, võivad nad areneda ajajooksul mükoriisaseentest vähem sõltuvateks (Grove jt 2017).

Bunn koostöös teiste teadlastega (2015) viis läbi meta-analüüsi uurimaks, kas natiivsed ja invasiivsed taimed erinevad oma suhete poolest AM seentega. Nende tööst selgus, et pärismaised taimeliigid ei erine invasiivsetest ei AM staatuse, AM seente kolonisatsiooni taseme ega ka keskmise kasvuvastuse suhtes AM seentele (Bunn jt 2015). Reinhart jt (2017) viisid oma analüüsi läbi ligikaudu sama hulga taimeliikidega kui Bunn koos oma töögrupiga (2015). Täiendavalt uuriti ka taimeliikide fülogeneetilist lähedust (Reinhart jt 2017). Ühisest evolutsioonilisest ajaloost tulenevalt on eeldus, et fülogeneetilises suguluses olevad liigid on funktsionaalselt sarnasemad võrreldes kaugemalt suguluses olevatega (Menzel jt 2018). Selgus, et invasiivid ei reageerinud inokulatsioonile AM seentega kuidagi teistmoodi kui

natiivsed taimeliigid. Invasiivid kuulusid ebaproportsionaalselt kahte taime sugukonda, milleks olid korvõielised ja kõrrelised. Fülogeneetilise seose suhteliselt nõrk mõju ja avastus, et mükoriisale reageerimisvõime on varieeruv, viitab sellele, et taimede tundlikkust mükoriisaseente suhtes erinevates ökosüsteemides suurendavad pigem juurte funktsionaalsed võtmetunnused või mükoriisete suhetega seotud võtmegeenid, kui fülogeneetilised taimede identifitseerimiseks kasutatavad neutraalsed markermolekulid (nt matK, rbcL) (Reinhart jt 2017).

Mõnikord on invasiivseid taimi peetud konkurentsivõimelisemaks kui natiivseid liike, kuna on prognoositud, et kui invant vabaneb oma looduslikest vaenlastest, jaotab see ressursse kaitsest ümber kasvamiselle. Zheng jt (2015) viisid läbi katse invasiivse taimega *Ageratina adenophora* ning leiti, et invandi konkurentne võimekus on erinev selle pärismaises ja invasiivsetes populatsioonides ning sõltub konkureerivatest liikidest. Kui *A. adenophora* taimed konkureerisid invasiivse ala (Hiina) pärismaiste liikidega, siis oli nende konkurentsivõime kõrgem võrreldes *A. adenophora* isenditega selle pärismaises populatsioonis. Kui konkurentideks olid natiivse ala (Mehhiko) looduslikud liigid, siis ei viinud suurem maapealne biomass ja tugevam allelopaatiline mõju kõrgema konkurentsi võimekuseni. Võimalik, et põhjuseks on pikk koos evolutsioneerumise ajalugu ja konkurendid pole enam tundlikud *A. adenophora* poolt eritavatele allelokemikaalidele (Zheng jt 2015).

Kuidas suhted mükoriisaseentega mõjutavad võõrliikide invasiooni

Dickie koostöös kolleegidega (2017) on kokkuvõtvalt kirjeldanud erinevaid võimalikke taimede ja seente vahelisi interaktsioone (Dickie jt 2017).

1. Vähendatud sümbiondid (*Reduced symbionts*)

Termini all mõistatakse seda, et võõrliigil on alal, kuhu ta on sissetoodud vähem sümbionte kui tema päritolumaal. Täheleb, et kui taim on introductseeritud uude kasvukohta, siis mõned seensümbiondid ei pruugi transporti üle elada või siis on sümbiontide eluks uue koha keskkonnatingimused ebasobivad. Selline kaotus taimetele kasutoova sümbioosi korral seenmutualistide mitmekesisuses, võib viia invasiivsust piiravate mehhanismideni, mida teatakse mutualismi limiteerimise (*mutualism limitation*) või puuduvate mutualistidena (*missed mutualists*). Antagonistlike (võõrliigi päritolumaal taimepatogeenid) suhete korral on tegu vaenlasest vabanemise (*enemy release*) või vaenlase nõrgestamisega (*enemy reduction*), mis on invasiivsust soodustavad protsessid (Dickie jt 2017). Vaenlasest vabanemise hüpotees on leidnud kinnitust näiteks *Ambrosia artemisiifolia* (pujulehine ambroosia) (MacKay ja Kotonen 2008) ning *Acer platanoides* (harilik vaher) (Adams jt 2009) puhul.

Taimeliigid võivad olla oma olemuselt mittemükoriissed nagu paljud ristõieliste sugukonna esindajad või siis võivad areneda mükoriisast vähem sõltuvateks oma uues kasvukohas. See mehhanism võib suurendada invasioonilist edu häiringutega keskkondades (Dickie jt 2017).

2. Sümbioose alalhoidvad mehhanismid (*Mechanisms of maintaining symbioses*)

Koos introdutseeritud liikidevahelised assotsiatsioonid (*Co-introduced associations*) – esineb olukorras, kus võõrtaimeliigid on suhetes oma natiivselt alalt pärit seenetaksonitega. Need seened ei ole pärismaised alal, kuhu taimeliigid on sissetoodud (Dickie jt 2017). Koos introdutseeritud liikidevahelisi assotsiatsioone võib ette tulla, kui mujalt sissetoodud sümbiondid on alal, kuhu nad on introdutseeritud, samuti looduslikult esindatud (Dickie jt 2010). Samaaegne introduktatsioon võib esineda ka, kui taimed on transporditud koos mullaga või kui toimetatakse edasi süsteemse infektsiooniga taimi või taime vegetatiivseid osi. Viimane kehtib näiteks endofüütide puhul. Kui võõrtaimeliigid ja nende sümbiontseed on erinevatel aegadel introdutseeritud, siis uues kasvukohas võivad nad taaskohtumisel uuesti mükoriisa moodustada (Dickie jt 2017).

Koos sissetoodud sümbiondid võivad suurendada taimede invasiivsust, siis see võib viia nii tulnuktaime kui võõraste seenetaksonite invasioonini. Dickie koostöös kolleegidega (2010) uuris *Pinus contorta* (keerdmänd ehk keerdokkaline mänd) invasiooni Uus-Meremaal ning seda, millega võiks seletada antud tulnukliigi taastumist mutualistlike seente kadumisest. Varasemalt on teada, et kunagi domineerinud EM liigi *Nothofagus solandri* (must pöök) varieteet *cliffortioides* taasasustumist oma kunagisse kasvukohta piirab sobivate EM seente vähesus. Praegu aga leiab samal rohumaal aset samuti ektomükoriisat moodustava *P. contorta* ulatuslik sissetung. Leiti, et kõnealuse võõrliigiga ektomükoriisat moodustavatest seentest on üle 90% mittenatiivset päritolu. Antud tulemus viitab sellele, et *P. contortaga* koos introdutseeritud seenmutualistid võimaldavad tal edukalt levida uutesse kasvukohtadesse (Dickie jt 2010).

Tuttavad assotsiatsioonid (*Familiar associations*) – kui tulnuktaimeliik või -seenetakson kohtub sümbiontliigiga, mis on natiivne nii pärismaisel kui introdutseeritud alal. Tuttavad patogeenid võivad pärssida taimede invasiooni, kuna taimed ei vabane introdutseerimise käigus oma vaenlastest. Tuttavad mutualistid, mis on juba keskkonnas laialt levinud, annavad veelgi hoogu tulnuktaime levimisele (Dickie jt 2017). See nähtus on paljude invasiivsete taimede, eriti AM taimede puhul tavaline, kuna nad on oma suhteliselt madala peremeesspetsiifilisuse ja endemismi tasemega, tuttavad võõrliikidest peremeestaimedele (Richardson jt 2000, Dickie jt 2017).

3. Uusi sümbioose loovad mehhanismid (*Mechanisms of establishing new symbioses*)

Organismid, mis saavad uuele kasvualale, kohtavad uusi potentsiaalseid partnereid. Uudsed assotsiatsioonid (*Novel associations*) – esinevad, kui võõrtaimeliik või -seenetakson astub suhtesse sümbiontidega, mida natiivsel alal ei leidu. Uudsete suhete ulatus võib olla mõjutatud invasiivtaime ja kohalike liikide fülogeneetilise läheduse poolt introduktsiooni alal, kuna fülogeneetiliselt lähedastel liikidel on sarnased patogeenid ning ka potentsiaalselt kattuvaid mutualiste. Uudsed assotsiatsioonid võõrpatogeenide ja natiivsete taimeliikide vahel on peamiseks põhjuseks, miks tekivad taimehaiguste puhangud. Varasemates teadustöödes on dokumenteeritud seda nii ootamatu tamme surma kui mürdi rooste puhul. Enamik uudseid suhteid tekib kui võõrtaim tuuakse sisse üheskoos taimepatogeenidega (Dickie jt 2017).

Uudsed mutualistide assotsiatsioonid on kõige sagedamini kirjapandud hästi tuntud seentel. Uued mutualistlikud suhted on üsna tavalised ja võivad ära hoida mutualismi limitatsiooni. Lisaks võivad viia välja tugevdava mutualismini (*Enhanced Mutualisms*), juhul kui tulnuktaimeliigid saavad suhtest ebaproportsionaalselt kasu (Dickie jt 2017). Tugevdav mutualism on leidnud kinnitust näiteks *Acer negundo* (saarvaher), *A. platanoides*, *Bidens pilosa* (karvane ruse) ja *Sorgum halepense* puhul (Sun ja He 2010).

Võõrtaimeliikide ja natiivsete patogeenide uudsed assotsiatsioonid võivad olla põhjuseks biootilise resistentsuse tekkimises. Natiivsed patogeenid seened mõjutavad tulnukpuudeliike positiivselt ja edendavad nende invasiivsust (Dickie jt 2017).

Co-xenic novel associations – nii taim kui seensümbiont on mõlemad võõrad introdutseeritud alal, kuid ei esine looduslikult koos nende päritolumaal (Dickie jt 2017).

4. Suurema kompleksusega kolme sõlmelised ja kõrgemad motiivid (*Increasing complexity: three-node and higher motifs*)

Sümbiontide eraldamine (*symbiont disruption*) – mittemükoriisne invariant surub alla pärismaiste taimede sümbioose. Toimemehhanismiks on sel juhul kas aktiivne seeni inhibeerivate ühendite tootmine, nagu ristõieliste puhul, või mutualistide arvukuse langus võõrliigi poolt pakutavate vähemate ressursside tagajärjel (Dickie jt 2017).

Sümbiondi edasikandumine (*Symbiont spillover*) – koos võõrtaimega sissetoodud tulnukseenetaksonid muutuvad oma peremeestaimel rohkearvuliseks ning võivad edasi levida pärismaistele taimeliikidele. Senini on dokumenteeritud vaid mõned näited tõelise sümbiontide edasikandumise kohta, mis on põhjustatud invariantide populatsiooni kasvu poolt (Dickie jt 2017).

Sümbiondi tagasikandumine (*Symbiont spillback*) – uute assotsiatsioonide tulemusena, tõuseb pärismaiste seenetaksonite rohkus oma uutel mittenatiivsetel peremeestaimedel. Tüüpiliselt kaasneb sellega ebasoodne mõju kohalikele liikidele (Dickie jt 2017).

Töö eesmärgid

Käesoleva magistritöö eesmärgid:

1. Anda teoreetiline ülevaade sellest, kuidas mükoriisne sümbioos mõjutab taimeliikide invasiooni.
2. Selgitada välja, millised on Eestis esinevate võõrtaimeliikide mükoriissed tunnused (tüüp ja staatus).
3. Võrrelda Eesti võõrliikide mükoriissete tunnuste jaotust Kesk-Euroopa flooras esinevate võõrliikide mükoriissete tunnuste jaotusega.

Materjal ja meetodika

Andmebaaside kirjeldus

Andmed võõrtaimeliikide kohta Eestis sain Keskkonnaameti kodulehelt, kus on põhjalik nimekiri võõrliikidest. Selle järgi on Eestis 2011. a mai seisuga registreeritud 947 võõrliiki, neist 738 on taimed (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Keskkonnaministeeriumi kodulehel on üleval nimekiri, milles on kirjas tavalisemad, erilist tähelepanu väärivad soontaimedest võõrliigid Eestis (seisuga juuni 2009). See nimekiri sisaldab 81 taimeliiki, mis kõik sisalduvad ka Keskkonnaameti nimekirjas (Eesti Keskkonnaministeerium 2009).

Andmed taimede mükoriisatüübi ja staatuse kohta pärinevad 2013. aastal avaldatud MycoFlori andmebaasist. Sinna on koondatud informatsioon taimede mükoriisatüüpide ja –staatuste kohta ligikaudu pooltel Saksa floora liikidel (1752 taimeliiki), kattes suurema osa Kesk-Euroopa floorast (Hempel jt 2013). Lisaks sain andmeid Harley ja Harley (1987), Wangi ja Qiu (2006) avaldatud taimeliikide mükoriisuste nimekirjadest. Kasutasin ka Akhmetzhanova jt (2012) ning Bueno jt (2017) poolt avaldatud mükoriisuse andmebaase.

Taimeliikide ladinakeelse nime kirjalpilti ning võimalikke sünonüüme kontrollisin The Plant List andmebaasi kodulehelt: <http://www.theplantlist.org>.

Võõrliikide leiukohti otsisin Keskkonnaregistrist ja taimemäärast „Eesti taimede kukeaabits“, kus on nüüdisajastatud levikukaardid Eesti taimede levikuatlasest.

Töö andmebaasidega ja liikide valik välikatsesse

2011. aastal alustasin tööd Keskkonnaministeeriumi nimekirjaga (81 liiki) ning võrdlesin seda tol hetkel avaldatud andmebaasidega. Selle tulemusel leidsin mükoriisuse kohta infot 50 liigi kohta. Lootuses koguda proove looduslikult kasvavatelt isenditelt uurisin leitavust ülejäänud 31 liigi kohta. Selgus, et neist enamik on kas harva leitavad (leiukohti 11–30 ja enamasti Eesti teatavates piirkondades) või hajusalt (levinud üle Eesti, ent hõredalt). Osasid liike kasvatatakse ka koduaedades, looduses kohtab neid harva. Õnnestus koguda 3 liigi (harilik siniliilia, söödagaleega ja lõhnav kummel) juureproove.

2012. aastal leidsin, et Keskkonnaameti on välja andnud võõrliikide nimekirja (738 taimeliiki), millega toimetasin sarnaselt Keskkonnaministeeriumi nimekirjaga. Esialgse võrdluse põhjal leidsin mükoriisatüübi kohta andmed 406 liigi kohta.

Töö käigus selgus, et algses Keskkonnaameti nimekirjas esines vigu ja kirja pildi erinevusi enamlevinud nime kirja piltidest. Ülejäänud 332 liigi puhul proovisin leida andmeid ka taimeliikide sünonüümide kaudu. Otsisin infot nii uuesti andmebaasidest kui ka Google'i otsingutega. Selle töö tulemusena leidsin tõendid mükoriisse staatuse kohta 98 taimeliigil 332-st. Selle nimekirja käsitsi läbitöötamine osutus oodatust töömahukamaks protsessiks, sest suurel hulgal taimedel oli palju sünonüüme (mõnel ulatus see 20-ni) ja googeldades leitud tulemuste analüüs oli ka aeganõudev, kuna tuli veenduda, kas leitud allikas sisaldab adekvaatne info.

2013. aastal läbiviidud külvikatse jaoks valisin 13 liiki, mille kohta polnud leidnud andmeid mükoriisatüübi kohta ning mille seemneid oli võimalik hankida. Katseks vajalikul hulgal isendeid õnnestus kasvatada 10 liigi puhul.

Hiljem täienenud andmebaaside ja automaatotsingute abil on lisandunud veel infot, mille tulemusena olen kogunud andmed 554 Eesti võõrtaimeliigi mükoriisete tunnuste kohta.

Loodusest korjatud taimeliikide kirjeldus:

Galega orientalis – ida-kitsehernes ehk söödagaleega kuulub liblikõieliste sugukonda. Taim võib kasvada 0,6–1,5 m kõrguseks. Varred on tugevad, püstised ja paljad. Lehekesi on palju ning õisikuks on pikk kobar, õisi on 30–60. *G. orientalis* kaunad on pikalt teritunud otstega ning paljad (Leht 2010). Levinud söödataimena põldudel, metsistunult tee- ja põlluservadel (Kukk 2009). Liigi kodupiirkonnaks on Aasia (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Scilla siberica – harilik siniliilia kuulub liilialiste sugukonda. See võib kasvada 10–25 cm kõrguseks. *S. siberica* on iseloomulikud lineaalsed, tipus tanujad lehed, mis on 5–15 mm laiad. Õisik on 1–4-õieline kobar. Eresinine õis on noorelt kellukjas, hiljem tähtjalt laiuv. Sibul on 1–3 cm läbimõõduga, kaetud pruunide kattesoomustega. See on tavaline ilutaim (Leht 2010). Liigi päritolumaad Aasia ja Euroopa (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Chamomilla suaveolens – lõhnav kummel kuulub korvõieliste sugukonda. Ta võib kasvada 10–35 cm kõrguseks. Liigile *C. suaveolens* on iseloomulikud keelõiteta õisikud ning neljahambalise kollase krooniga putkõied. Õisikud asuvad lühikestel raagudel. Liik on tavaline õuedel, laoplatidel, jalgteedel, tihedaks tallatud kohtades ning mererannal (Leht 2010; Kukk 2009).

Eksperimentaalse katse taimeliikide kirjeldus:

Nigella damascena – türgi mustköömen kuulub tulikaliste sugukonda. Kasvab 20–50 cm kõrguseks. Nõeljalt hargnenud, traatjad lehed paiknevad varrel vahelduvalt. Kuni 4 cm läbimõõduga õied koosnevad 5–25 tuppelhest, mis on tavaliselt sinist tooni, kuid esineb ka valget, roosat ning kahvatu lillat variatsiooni. Tolmukate vahel paiknevad tillukesed küünisetaolised kroonlehed. Emakas koosneb 4–5 liitunud viljalehest. *N. damascena* viljaks on dekoratiivse välimusega kumar. Üheaastane ilutaim, mis paljuneb edukalt isekülviga (Brickell 2008; Missouri Botanical Garden 2019a). Pärineb Euroopast (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Xerochrysum bracteatum – harilik õlelill ehk kattedehine käokuld kuulub korvõeliste sugukonda. Ta võib kasvada 40–80 (100) cm kõrguseks. Taim on paljas kuni hõrekarvane, mitte kunagi viltjas. Tema õisikud on 2–5 cm läbimõõduga, varrel üksikult või vähearvuliselt. Liigile *X. bracteatum* on iseloomulikud kollased putkõied. Üldkatise lehed on krõbisevalt kilejad, mitmesugustes värvitoonides ning meenutavad keelõisi (Leht 2010). Päritolupiirkonnaks on Okeania (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Monarda didyma – aedmonarda kuulub huulõieliste sugukonda. Taime kõrgus on 50–100 cm. Liigile on iseloomulikud piklikmunajad teritunud tipuga lehed. *M. didyma* huulõied on 3,5–6 cm pikad, valged, enamasti roosakaspunased, kuid ka lillad või valged. Õied asetsevad männastena varte tipus. Taimi iseloomustab tugev ja omapärane vürtsikas lõhn (Seidelberg 1995). Pärineb Põhja-Ameerikast (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Lavatera trimestris – aed-rõngaslill kuulub kassinaeriliste sugukonda. Võib kasvada kuni 1,2 meetri kõrguseks ja puhma läbimõõduks võib olla ligi pool meetrit. Kuni 8 sentimeetri pikkused lehed on ümarad 3–7 madala sopiga. Lehtrikujulised õied on 5–8 cm suurusel, värvus varieerub valgest roosani ning keskosa on tumepunane. Õied paiknevad üksikult kõrgemate varte tippudes. Kasvatatakse ilutaimena (Brickell 2008; Missouri Botanical Garden 2019b). Liigi on pärit Euroopast (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Iberis umbellata – sarikibeeris kuulub ristiõieliste sugukonda. Kasvab kuni 40 cm kõrguseks. Lehed on pikad ja kitsad. Õied paiknevad lameda kobarana ja aiasortidel võib nende värvus olla roosa, violetne, valge, lilla või punane. Õitseb hilissuvel. Kasvatatakse aedades dekoratiivtaimena (Encyclopaedia Britannica 2019).

Phalaris canariensis – kanaari paelrohi kuulub kõrreliste sugukonda. Võib kasvada kuni 1,2 meetri kõrguseks. Saledad kuni keskmiselt täidlad varred on püstised või alaosast paindega

püstuvad. Õisikud on iseloomuliku ovaalse kujuga ja tihedad. Teri kasutatakse linnutoiduks, kuid kasvatatakse ka lihtsalt ilutaimena (PlantNET 2019). Pärineb piirkonnast Vaikse ookeani põhjaosas (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Physalis peruviana – peruu füüsal kuulub maavitsaliste sugukonda. Troopilises kliimas kasvab mitmeaastasena 1–1,6 meetriseks; vahelduvas kliimas üheaastasena on kasv tagasihoidlikum. Lehed paiknevad vartel peaaegu vastakult. 15 cm pikkused ja 10 cm laiused südamekujulised lehed on sametised. Kellukate õite läbimõõt jääb 15–20 mm ringi. Kollaste õite neeluosas paikneb 5 tumedat lillakas-pruuni täppi. Viljaks 1,25–2 cm suurune kollakas-oranž mari. Kasvatatakse nii dekoratiivselt kui ka söödavate viljade pärast (The Invasive Species Compendium 2019).

Erigeron speciosus – eriline õnnehein kuulub korvõieliste sugukonda (Seidelberg 1995). Mitmeaastane taim, mis moodustab tiheda puhma. Lehed on süstjad, karvatud ja tumerohelised. Õievarred on lehistunud ning keelõied on koondunud kohevatesse tipmistesse õisikutesse (Haberer 2013). Päritolumaaks on Põhja-Ameerika (Eesti Keskkonnaamet 2011).

Helenium autumnale – sügischeleenium ehk sügis-särälill kuulub korvõieliste sugukonda. Mitmeaastane taim, püstised varred moodustavad 100–180 cm kõrguse põõsa. Korvõisikud on 3–7 cm läbimõõduga ning ereda meekollase värvusega, paiknevad varre tipus suures liitõisikus. Lehed on vahelduvad, pikalt laskuvad, süstjad ning neil on hõredalt hambuline või saagjas serv. Kodumaaks on Põhja-Ameerika (Seidelberg 1995).

Leucanthemum maximum – suur härjasilm kuulub korvõieliste sugukonda. Mitmeaastane taim. Taime kasvukõrgus on 20 cm, õievarte kõrgus jääb 60–100 cm vahele. Puhmikulise haabitusega. Juurmisest lehekodarikust tõusvad varred on harunemata ja reeglina siledad. Tumerohelised lehed on süstjad, hambuliste servadega ja kuni 12 cm pikkused. Reeglina peetakse härjasilmi umbrohtudeks. Liik on pärit Euroopast Pürenee mäestikust (Haberer 2013; Eesti Keskkonnaamet 2011).

Välitööde kirjeldus

Välitööd toimusid 2011. ja 2013. aasta suvel Põhja- ja Lõuna-Eestis.

Aastal 2011 otsisin nimekirjas olevate võõrliikide kasvukohti ja mul õnnestus suvel koguda juureproove liikidelt *Scilla siberica* (harilik siniliilia), *Chamomilla suaveolens* (lõhnav kummel) ja *Galega orientalis* (söödagaleega). Juured said kogutud looduslikest kasvukohtadest Läänistest, Põdruselt, Emajõe äärest ja Kvissentali piirkonnast.

2013. aasta maist kuni septembrini viisin läbi eksperimentaalse välikatse, kasvatades seemnetest kümmet taimeliiki. Eesmärgiks oli saada juurde informatsiooni mükoriisuse (mükoriisatüüp, mükoriisne staatus) kohta nendel taimeliikidel, mille kohta andmebaasidest ja Google'i otsingutega ei õnnestunud teavet leida. Võimalikud vaatlusalused taimeliigid valisin kasvukohtade info baasil nende hulgast, mille seemneid on aiapoodides saadaval või mis aedades leiduvad. Kasvueksperimenti alustasin võimalikult paljude liikidega, kuna kõik ei pruugi õnnestunult idaneda/kasvada. Katsetingimused olid looduslikud. Ei kasutanud lisakastmist.

Eksperimentaalse katse alad said valitud selle järgi, et paikneksid erinevates Eesti piirkondades ja isiklikult oli võimalik sinna külvata ja katset jälgida. Lõuna-Eestis valisin külvikateks Tartu maakonnas Kastre vallas asuva Lääniste küla. Koordinaadid: 58° 16' N, 27° 8' E. Mulla lähtekivimiks on liivakivi. Läänistes asub katsealaks valitud põllumaa lähedal nõmmemets. Sealne muld on liivarikas ja suvel põuakartlik, sest mulla veevarud on vähesed.

Põhja-Eestis sai valituks põld Lääne-Virumaal Haljala vallas paiknevas Põdruse külas. Koordinaadid: 59° 25' N, 26° 21' E. Mulla lähtekivimiks on paas. Sealne karbonaatne muld on küllaltki huumuserikas.

Lõuna-Eestis olid kõik kasvama läinud taimedest üheaastased. Nendeks olid: *Iberis umbellata*, *Lavatera trimestris*, *Nigella damascena* ja *Xerochrysum bracteatum*.

Põhja-Eestis õnnestus katse paremini, ilmselt on Lääne-Virumaal palju niiskem ja viljakam muld. Ka mitmeaastased taimed kasvasid hästi. Lisaks eelnevalt nimetatutele kasvasid seal mitmeaastased taimeliigid: *Monarda didyma*, *Physalis peruviana*, *Leucanthemum maximum*, *Helenium autumnale* ja *Erigeron speciosus*. Üheaastastest liikidest lisandus veel *Phalaris canariensis*.

Igalt proovialalt korjasin kõikide kasvama läinud taimeliikide juureproove. Juureproov sisaldas endas ühe taimeindiviidi kõiki mullast eraldada õnnestunud juuri. Proovid korjasin 2013. aasta septembri kuus. Juureproovid kuivatasin silikageeliga ning säilitasin õhukindlates kottides toatemperatuuril kuni edasiste analüüsideni. Analüüsidesse oli eesmärk kaasata eksperimentaalse katse iga taimeliigi 5 isendi juureproovid. Kahjuks liigi *Lavatera trimestris* Lõuna-Eesti kasvukohast sain vaid 2 isendi juureproove kasutada, sest rohkem isendeid kasvama ei läinud. *Monarda didyma* taimi ei õnnestunud Lõuna-Eestis samuti külvikatsel kasvatada, kuid sain korjata juureproovid katsepõllu lähedalt aiast varem rajatud ilupeenrast.

Loodusest korjatud taimeliikide juureproovid kaasasin kõik analüüsi. Liiki *Chamomilla suaveolens* korjasin kolmest kasvukohast: Emajõe äärest 5 isendi proovid, Kvissentalist 3 isendi ja Lõuna-Eestist 8 isendi juureproovid. *Galega orientalist* leidsin Põhja-Eestis kahest erinevast kasvukohast ning liiki *Scilla siberica* korjasin Põhja-Eestist 11 juureproovi.

Mõõtmised

Taimejuurtes oleva AM kolonisatsiooni hindamiseks kasutasin eelnevalt kuivatatud juuri. Esmalt panin juured eraldi märgistatud kassetitesse. Kassetid asetasin keeduklaasisse, kuhu lisasin 2,5% kaaliumhüdroksiidi lahust ning kuumutasin vesivannis 90 °C juures 20-40 minutit. Selitamine eemaldab juurerakkude tsütoplasma, kuid jätab juure struktuuri ja seenerakud terveks. Selitamiseks kuluv aeg sõltub taimeliigist. Heledad juured vajavad lühemat selitamist, kuid tumedate, jämedamate juurte puhul võis vajalik olla ka täiendav pleegitamine 30% vesinikperoksiidiga toatemperatuuril. Pärast selitamist loputasin juurekassetid hoolikalt voolava veega. Järgmiseks etapiks oli juurte hapestamine, tagamaks värvi kinnitumist. Lisasin keeduklaasis olevatele kassetidele 4% HCl ning lasin seista 1 kuni 1,5 tundi toatemperatuuril. Seejärel valasin happelahuse pealt ära. Hapestatud juuri värvisin 0,05% trüpaansinise lahusega (0,05 g trüpaansinist + 100 ml happelise glütseriini lahust) ja kuumutasin vesivannis 90 °C juures 15 minutit. Pärast värvilahuse kanistrisse valamist, viisin läbi juurte värvitustamine. Selleks valasin juurtele happelise glütseriini lahust ning kuumutasin 90 kraadi juures 15 minutit (Koske and Gemma 1989).

Vaatlesin 400x suurendusega mikroskoobi all värvitud juurtest tehtud preparaate. Iga preparaadi kohta tegin 150 vaatevälja vaatlust. AM kolonisatsiooni hindamiseks tuvastasin preparaadis ühtlaselt kaadrisse jääva ja keskjoont läbiva arbuskulaarsele mükoriisale omase tunnuse. Kui juurega ristuv okulaari mõõtskaala püsttelg läbis mükoriisa hüüfi, hüüfikeerdu, arbuskulit või vesiikulit, märkisin vastavalt protokollis tabelisse tunnuse olemasolu (McGonigle jt 1990). Lisaks arvutasin AM seente struktuuride (hüüfid, hüüfikeerud, arbuskulid, vesiikulid) kolonisatsiooniprotsendi.

Andmete analüüs

Andmeanalüüsil kasutati kõigi testide läbiviimiseks statistikaprogrammi R (The R foundation, Austria). Eksperimetaalse katse kasvukohtade erinevuste analüüsimiseks kasutasin iga taimeliigi kohta ühemõõtmelist dispersioonanalüüsi (*one-way ANOVA*). Analüüsi kaasasin vaid need taimeliigid, millel oli rohkem kui üks kasvukoht. Eesti ja Kesk-Euroopa floorade mükoriissustunnuste jaotuse võrdlemiseks kasutasin hii-ruut testi (χ^2 -test).

Tulemused

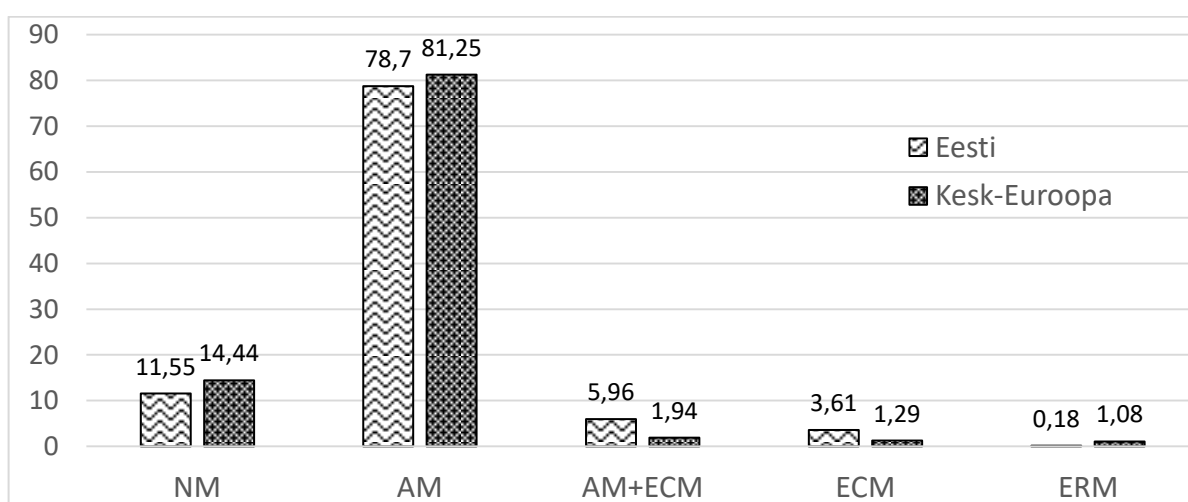
Mükoriisatüüpide ja -staatuste jaotumine Eesti võõrliikide flooras

Keskonnaameti võõrtaimeliikide nimekirjas olevast 738-st liigist 554 puhul õnnestus leida infot mükoriisete tunnuste kohta. Looduslike proovide ja eksperimendi baasil määrasin 13 taimeliigi mükoriissed tunnused, kuid pikale veninud tööperioodist tulenevalt olid analüüside läbiviimise hetkeks andmebaasid sedavõrd täienenud, et katselisest tööst pärinesid täitsa uued andmed ainult kahe liigi (*Scilla siberica* ja *Phalaris canariensis*) kohta. Hinnanguliselt 75% Eesti võõrliikidest oli kaasatud lõplikesse analüüsidesse. Analüüsitud Eesti võõrtaimeliikidest 88% on mükoriissed. Arbuskulaarmükoriisseid taimi on kokku 436 liiki, moodustades 78,7% uuritud taimeliikidest. Ektomükoriisseid taimeliike on vaid 20 (3,6%). 33 taimeliiki (6%) on võimelised moodustama nii arbuskulaar- kui ka ektomükoriisat ning kuuluvad tüüpi AM+ECM. Erikoidne mükoriisa on väga harv Eesti võõrliikide flooras, seda moodustab vaid kanarbikuliste sugukonda kuuluv *Erica herbacea* (punane eerika). Mittemükoriisseid taimi on kokku 64 (11,6%) (Joonis 1).

Vaadates mükoriisete staatuste jaotumist (Joonis 2), on näha, et Eesti võõrtaimeliikidest 312 (56,3%) on obligatoorselt mükoriissed. 178 liiki (32,1%) on fakultatiivselt mükoriissed. Mükoriisete seente poolt pole kunagi koloniseeritud (NM) 64 taimeliiki.

Eesti võõrliikide mükoriisete tunnuste (tüüp ja staatus) jaotuse võrdlus Kesk-Euroopa flooraga.

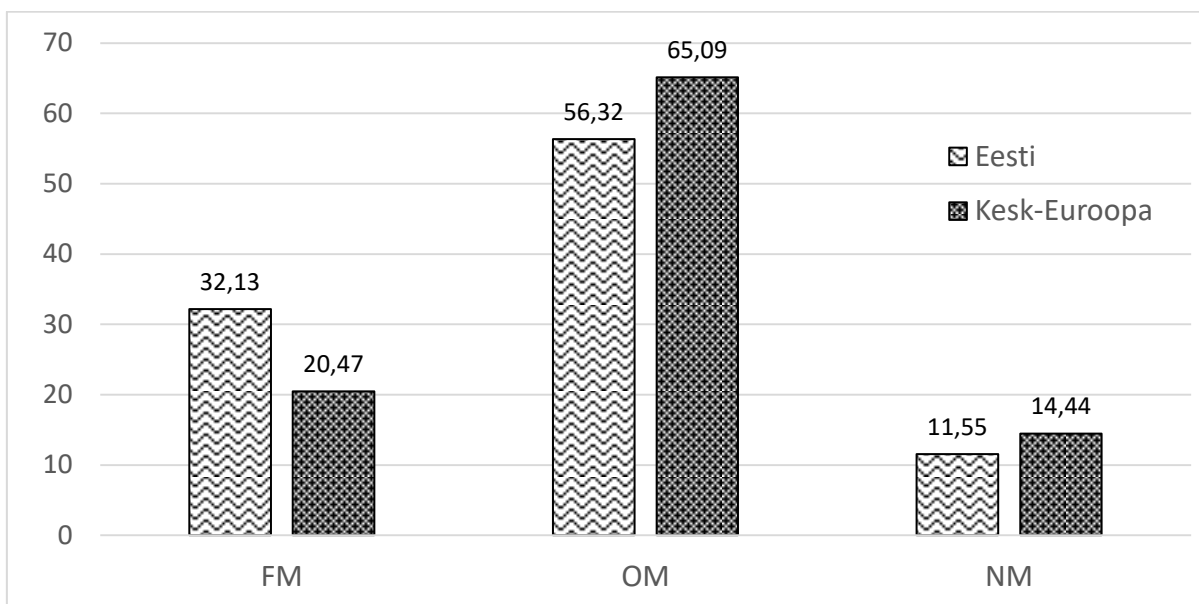
Mükoriisatüüpide jaotumine Eesti ja Kesk-Euroopa flooras



Joonis 1. Erinevate mükoriisatüüpide jaotumine. NM – mittemükoriisus; AM – arbuskulaarne mükoriisa; AM+ECM – arbuskulaarne ja ektomükoriisa; ECM – ektomükoriisa; ERM – erikoidne mükoriisa. Kesk-Euroopa andmed pärinevad Hempel jt (2013) tööst.

Eesti ja Kesk-Euroopa võõrliikide mükoriisatüüpide jaotuste võrdlemise tulemuste põhjal võib väita, et Eesti ja Kesk-Euroopa võõrliigid erinevad statistiliselt oluliselt mükoriisatüüpide jaotuste poolest ($\chi^2 = 20,473$, $df = 4$, $p = 0,0004$). AM+NM võõrliikide osakaal võõrtaimede flooras on Eestis suurem kui Kesk-Euroopas.

Mükoriisete staatuste jaotumine Eesti ja Kesk-Euroopa flooras



Joonis 2. Mükoriisete staatuste jaotumine. FM – fakultatiivne mükoriissus; OM – obligatoorne mükoriissus; NM – mittemükoriissus. Kesk-Euroopa andmed pärinevad Hempel jt (2013) tööst.

Eesti võõrliikide mükoriisete staatuste jaotus erineb statistiliselt oluliselt Kesk-Euroopa võõrliikide mükoriisete staatuste jaotusest ($\chi^2 = 17,647$, $df = 2$, $p = 0,0001472$). FM võõrliikide osakaal võõrtaimede flooras on Eestis suurem kui Kesk-Euroopas, samas on OM liikide osakaal väiksem kui Kesk-Euroopas.

Mükoriisatüübid ja -staatused eksperimentaalses katses

Eksperimentaalses katses oli enamik taimeliike arbuskulaarmükoriissed (Tabel 1). Keskmise üldkolonisatsiooni protsent oli kõige kõrgem liigil *Nigella damascena* (türgi mustköömen). Põhja-Eesti kasvukohas oli keskmine üldkolonisatsioon 76% ja Lõuna-Eestis 60%. Teisel kohal oli 63%-ga *Monarda didyma* (aedmonarda) Lõuna-Eesti asurkond. Põhja-Eestis ulatus *M. didyma* keskmine üldkolonisatsioon vaid 21%-ni. Veel paistis silma liikide *Chamomilla suaveolens* (lõhnav kummel) Lõuna-Eestis 52% ja *Helenium autumnale* Põhja-Eestis 49% üldkolonisatsioonitase.

Kõige vähem oli AM seente poolt koloniseeritud *Phalaris canariensis*. See liik kasvas vaid Põhja-Eestis ning keskmine üldkolonisatsioon oli 2,27%. Alla 10% oli keskmine üldkolonisatsioon ka liikidel *Erigeron speciosus* (õnnestus kasvatada vaid Põhja-Eestis), *Scilla siberica* (korjatud Põhja-Eestist) ja *Chamomilla suaveolens* (Kvissentalist). Eksperimentaalses katses leidis ainult üks mittemükoriisne taimeliik. Selleks oli *Iberis umbellata* (sarikibeeris).

Chamomilla suaveolens ja *Monarda didyma* olid ainsad liigid, mille mükoriisne kolonisatsioon erines oluliselt erinevate kasvukohtade vahel (Tabel 1). Mõlema taimeliigi üldkolonisatsioon oli oluliselt erinev erinevates kasvukohtades.

Liigi *Chamomilla suaveolens* hüüfikeerdude, vesiikulite ja hüüfide kolonisatsioon ning liigi *Monarda didyma* hüüfide kolonisatsioon oli erinevate kasvukohtade vahel statistiliselt oluline (Tabel 1). Teiste analüüsitud taimeliikide mükoriisne kolonisatsioon erinevate kasvukohtade vahel statistiliselt ei erinenud.

Tabel 1. Eksperimentaalse katse statistilise analüüsi tulemused

Liik	Popul.	Kasvukoht	N	Arbuskulid (%)			Hüüfikeerud (%)			Vesiikulid (%)			Hüüfid (%)			Üldkolonisatsioon (%)		
				Keskmine	±SE	F väärtus	Keskmine	±SE	F väärtus	Keskmine	±SE	F väärtus	Keskmine	±SE	F väärtus	Keskmine	±SE	F väärtus
<i>Chamomilla suaveolens</i>	L	E	5	0	0	1,975	8,13	2,25	4,076 *	7,73	1,89	6,816 **	12	3,28	5,716 *	27,07	5,85	5,477 *
<i>Chamomilla suaveolens</i>	L	K	3	0	0		0,67	0,67		2	1,68		7,56	0,59		9,56	1,24	
<i>Chamomilla suaveolens</i>	L	L	8	3,25	1,58		4,75	1,07		15,75	2,55		38,67	7,88		52,17	9,21	
<i>Erigeron speciosus</i>	E	P	5	1,87	1	-	0	0	-	0,4	0,27	-	9,74	1,85	-	9,74	1,85	-
<i>Galega Orientalis</i>	L	P(rohumaa)	5	0,67	0,3	1,836	1,2	0,65	2,686	3,73	1,09	0,372	32,13	8,82	0,016	36,27	9,63	0,067
<i>Galega Orientalis</i>	L	P(teeäär)	4	0,17	0,17		0	0		2,84	0,92		30,16	13,11		32,16	13,04	
<i>Helenium autumnale</i>	E	P	5	12,66	3,73	-	0,53	0,53	-	3,2	1,72	-	48,53	9,59	-	48,93	9,7	-
<i>Iberis umbellata</i>	E	L	5	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Iberis umbellata</i>	E	P	5	0	0		0	0		0	0		0	0		0	0	
<i>Lavatera trimestris</i>	E	L	2	4,34	1,66	4,554 P	0	0	-	5,34	5,34	1,495	41,33	30	2,661	41,33	30	2,636
<i>Lavatera trimestris</i>	E	P	5	1,07	0,75		0	0		1,47	0,85		14,8	2,11		14,93	2,09	
<i>Leucanthemum maximum</i>	E	P	5	6,53	3,93	-	1,47	0,49	-	0,4	0,4	-	26,67	7,33	-	26,93	7,38	-
<i>Monarda didyma</i>	E	L	5	20,4	8,27	3,822 P	3,87	1,71	3,629 P	5,07	1,2	4,093 P	63,07	10,2	13,631 **	63,33	10,33	13,534 **
<i>Monarda didyma</i>	E	P	5	4	1,38		0,53	0,39		2	0,92		20,93	5,12		20,93	5,12	
<i>Nigella Damascena</i>	E	L	5	46,4	6,77	0,201	0,27	0,27	1	11,07	2,98	0,223	60	7,29	2,295	60,13	7,28	2,338
<i>Nigella Damascena</i>	E	P	5	53,87	15,21		0	0		9,2	2,59		75,73	7,4		76	7,39	
<i>Phalaris canariensis</i>	E	P	5	0	0	-	0	0	-	0,53	0,33	-	2,13	1,37	-	2,27	1,48	-
<i>Physalis peruviana</i>	E	P	5	16,93	1,53	-	0	0	-	1,33	0,56	-	22,4	1,26	-	22,4	1,26	-
<i>Scilla siberica</i>	L	P	11	0	0	-	1,39	0,86	-	2,85	1,27	-	5,03	2,14	-	8,91	3,75	-
<i>Xerochrysum bracteatum</i>	E	L	5	4,93	2,74	2,01	0,13	0,13	1	0,13	0,13	0,196	12,93	5,25	0,709	12,93	5,25	0,735
<i>Xerochrysum bracteatum</i>	E	P	5	0,93	0,65		0	0		0,27	0,27		18,4	3,81		18,53	3,88	

L' - looduslik

'p' - p < 0,1

'*' - p < 0,5

'***' - p < 0,01

'E' - eksperimentaalne

Kasvukoht: 'E' - Emajõe ääreme (Tartu); 'K' - Kvissental (Tartu); 'L' - Lääniste (Lõuna-Eesti); 'P' - Põdruse (Põhja-Eesti)

Arutelu

Mükoriisatüüpide jaotumine Eesti võõrliikide flooras

Eesti võõrliikide mükoriisatüüpide jaotumine vastas üldiselt oodatule. Nii Eesti kui Kesk-Euroopa võõrliikide flooras on AM levinuim mükoriisatüüp, esinedes ligikaudu 80% taimeliikidest (joonis 1). Varasemalt on teada, et seda tüüpi taimeliigid on ülekaalus (Smith ja Read 2008; Shah jt 2009). Veel on Bueno jt (2017) Euroopa taimestikku kohta käivas metaanalüüsis leidnud, et 66% protsenti liike moodustavad arbuskulaarmükoriisat. AM seened on globaalselt levinud (Dickie jt 2017) ja nad on nõrga peremehepetsiifilisusega (Moora jt 2011), millest järeldub, et sümbiontsete seente puudumine keskkonnas on väikese tõenäosusega AM taimeliikide levimist pärssiv tegur (Hempel jt 2013). Lisaks on leitud tõendeid, et invasiivsed taimed võivad oma uues kasvukohas aja jooksul geneetiliselt AM seentest vähem sõltuvateks evolutsioneeruda (Seifert jt 2009).

Ektomükoriisa osakaal Eesti võõrliikide flooras on veidi suurem võrreldes Kesk-Euroopaga (1,3%), kuid mõlemad jäävad siiski alla 4% (Joonis 1). Sellest järeldub, et kõnealused liigid saavad ainult siis muutuda invasiivseteks, kui keskkonnas leidub sobivaid seenpartnereid (Hempel jt 2013; Dickie jt 2010). Võrdlusena Bueno jt (2017) uuringus moodustasid ECM liigid 4% kõigist analüüsitud Euroopa taimeliikidest. Ka käesolevas uuringus oli ligikaudu 4% liikidest ektomükoriissed.

Võrreldes Kesk-Euroopa võõrliikide flooraga, kus NM liikide osakaal on 14,4%, on Eestis veidi vähem mükoriisat mittemoodustavaid taimi (11,6%). Bueno koostöös kolleegidega (2017) leidis, et 25% analüüsitud taimeliikidest olid mittemükoriissed. NM tüüp esineb neil taimeliikidel, mis on evolutsiooni kestel arenenud vältima mükoriisete seente kolonisatsiooni (Smith ja Read 2008; Bueno jt 2019). Kuigi mükoriissed taimeliigid on invasiivsete liikide seas silmapaistvad, tundub mõnikord kasulik olevat hoopiski mükoriisse sõltuvuse puudumine. Näitena võib tuua Aafrika, kus edukamad invadeerijad on just mittemükoriissed võõrliigid. Sealne ekstreemne keskkond ei ole sobiv enamiku sissetoodud liikide jaoks, mis moodustavad suhteid AM seentega (Allsopp ja Holmes 2001). Siiski on teada, et vaid vähesed mittemükoriissed invasiivsed liigid (*Alliaria petiolata*) on võimelised asustumiseks hilisemates taimkatte suksessioonilistes etappides (Štajerova jt 2009). Mükoriissed seened on obligatoorselt sõltuvuses peremeestaimest ning selletõttu ei ole tõenäoliselt võimelised asustama saari (eriti isoleeritud ookeani saari) ilma oma peremeestaimeta (Delavaux jt 2019).

Mükoriisatüüpi AM+ECM esineb ligikaudu 6% Eesti võõrliikidest. Kesk-Euroopa võõrliikide flooras on 1,3% liikidest seda tüüpi mükoriisaga (Hempel jt 2013). Seega Eestis on AM+ECM tüübiga taimi oluliselt rohkem. Bueno jt (2017) leidsid, et 4% liikidest Euroopas moodustab kõnealust mükoriisatüüpi. Segatüüpi mükoriissus võib võõrliikide levikut pärssida, kuna kooslusesse tungimiseks ning seal püsima jäämiseks võivad need vajada AM ja ECM seensümbiontide samaaegset olemasolu (Gerz jt 2017).

Erikoidse mükoriisa esinemine jääb nii Kesk-Euroopas kui Eestis ligikaudu 1% lähedale. Sama leiti ka 2017. aastal läbiviidud Euroopa taimeliikide uuringus (Bueno jt 2017). 1% nendest kuuluvad sugukonda *Ericaceae* (kanarbikulised) (Brundrett jt 2009).

Mükoriisete staatuste jaotumine

Eesti võõrtaimeliikide mükoriisete staatuste jaotumine on samuti ootuspärane. Enamik Eesti mükoriisetest võõrtaimeliikidest on obligatoorselt mükoriissed (56,3%). Ka Kesk-Euroopas domineerivad OM taimeliigid, kuid seal on nende osakaal (65,1%) veidi kõrgem (Joonis 2). Spetsiifilisest seenest obligatoorselt sõltuva invasiivse taime levik võib olla piiratud seensümbiontide leidumise poolt kasvukohas (Pringle jt 2009).

32,1% Eesti võõrliikidest on fakultatiivselt mükoriissed (Joonis 2). See tähendab, et need on tõenäoliselt võimelised moodustama mükoriisat kohalike seenekooslustega (Pringle jt 2009), kuid tulevad edukalt toime ka ilma (Smith ja Read 2008). Kesk-Euroopa flooras on FM võõrtaimeliike vähem. Hempel jt (2013) leidsid, et seal on 20,5% võõrliikidest fakultatiivselt mükoriissed. Hiljutises põhjalikus uurimuses Euroopa taimeliikide kohta selgus samuti, et FM taimeliikide osakaal tõusis laiuskraadi suurenedes, samal ajal aga OM liikide arv vähenes (Bueno jt 2017). Selline tulemus on kooskõlas ka varasemate uurimustega Kesk-Euroopa taimeliikide kohta, milles on näidatud, et OM taimeliigid eelistavad soojemaid kasvukohti (Hempel jt 2013; Menzel jt 2016).

Mükoriisse staatuse poolest on Eestis NM liike 64 (11,6%), mis on võrreldes Kesk-Euroopaga (14,4%) ligilähedane tulemus. Bueno koostöös kolleegidega (2017) leidis, et NM liikide osakaal tõusis laiuskraadi suurenedes. Minu töös selline seos ei esinenud, kuid see võib olla mõjutatud ka sellest, et kõigi liikide kohta ei leidunud mükoriisseid andmeid. Kindlasti väärib see edasist uurimist.

Eksperimentaalne katse

Enamik eksperimentaalse katse taimedest oli rohkemal või vähemalt määral koloniseeritud AM seente poolt. Kõige kõrgem oli üldkolonisatsiooni tase liigil *Nigella damascena* ning

madalaim taimel *Phalaris canariensis*. *N. damascena* kuulub sugukonda *Ranunculaceae* (tulikalised). Druva-Lūsīte ja Ievinsh (2010) on antud taimesugukonda kirjeldanud peamiselt mükoriisena, vaid 11% liikidest ei ole sümbioosis mükoriisaseentega. Ka sugukonda *Poaceae* (kõrrelised), kuhu kuulub *P. canariensis* peetakse üldjuhul mükoriisseks (Druva-Lūsīte ja Ievinsh 2010).

Loodusest korjatud liik *Galega orientalis* oli arbuskulaarmükoriisne. Andmebaasides on *G. orientalis* kirjeldatud nii AM kui ka mittemükoriisena (Bueno jt 2017).

Ainus mittemükoriisne taim oli *Iberis umbellata*, mis kuulub sugukonda *Brassicaceae* (ristõielised). Enamik sellesse sugukonda kuuluvatest taimedest ei ela mükoriisettes suhetes seentega, vaid 8% liikidest on mükoriisid (Druva- Lūsīte ja Ievinsh 2010). Teadustöodes on leitud, et kõnealuse sugukonna mitmetel liikidel on võime eritada toksilisi keemilisi aineid. Sellist mehhanismi, mille kaudu invasiivsed taimeliigid saavad mõjutada natiivseid mükoriisa seeni, nimetatakse allelopaatiaks. Kõige rohkem on uuritud seda liikidel *Alliaria petiolata* (salukõdrük) ja *Brassica nigra* (must kapsasrohi ehk must sinep) (Grove jt 2017).

Võrreldes taimeliikide üldkolonisatsiooni erinevates kasvukohtades, leiti statistiliselt oluline erinevus liikidel *Chamomilla suaveolens* ja *Monarda didyma*. Varasemates teadustöodes on leitud, et taimede koloniseerituse ulatus sõltub paljudest faktoritest: peremeestaime fenoloogiast, AM seente mitmekesisusest ja taksonite koosseisust erinevates kooslustes ja kasvukohtades, sessoonsetest ning ontogeneetilistest variatsioonidest. Sellest tulenevalt võib AM kolonisatsiooni intensiivsus olla mõjutatud spetsiifiliste kasvukoha tingimuste poolt (Soudzilovskaia jt 2017; Štajerova jt 2009).

M. didyma Lõuna-Eesti kasvukoht oli katsepõllu lähedal asuvas ilupeenas kasvanud pikemat aega ühel kohal. Põhja-Eestis oli kasvanud vaid katseperioodil. Võib oletada, et üldkolonisatsiooni protsendi erinevus tuleneski taimede erinevast kasvuajast.

C. suaveolens kasvukohad paiknesid kõik Lõuna-Eesti: Emajõe ääres, Kvissentalis, Läänistes. Kõigi paikade puhul võib rolli mängida tallumisest põhjustatud mulla tihenemine ning üldkolonisatsiooni protsent olla seotud tallamise intensiivsusega (Miransari jt 2008).

Kokkuvõte

Mükoriisatüüp ja -staatus on kirjanduse põhjal enim kasutatud taimi iseloomustavad tunnused mükoriisa ehk seenjuure tähtsuse uurimiseks taimede invasioonil. Enamik mükoriisseid tunnuseid käsitlevaid teatustöid on seni olnud fokuseeritud mükoriisatüübi uurimisele. Vaid vähestes uurimustes analüüsitakse paralleelselt nii mükoriisset staatust kui tüüpi. Mükoriisete staatuste jaotust on seni uuritud vaid Suurbritannias arbuskulaarmükoriissetel taimeliikidel ja Saksamaal ning Euroopa flooras esinevatel liikidel. Kuigi taimede mükoriisne staatus võib olla oluliselt seotud kasvukoha eelistuste ja funktsionaalsete rollidega ökosüsteemis, napib suuremal skaalal infot taimede jaotumise kohta erinevatesse mükoriisatüüpidesse. On teada, et bioloogiliste interaktsioonide mõju sõltub keskkonnatingimustest ning sellest lähtuvalt võivad erinevates maailma piirkondades valitseda erinevad suhted mükoriisse staatuse ja invasiivsuse vahel.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli koostada teoreetiline ülevaade sellest, kuidas mükoriisne sümbioos mõjutab taimeliikide invasiooni. Lisaks võeti eesmärgiks uurida, millised on Eestis esinevate võõrtaimeliikide mükoriisid tunnused (tüüp ja staatus). Võrrelda Eesti võõrliikide mükoriisete tunnuste jaotust Kesk-Euroopa flooras esinevate võõrliikide mükoriisete tunnuste jaotusega.

Töö tulemusena selgus, et valdav osa analüüsitud Eesti võõrtaimeliikidest on mükoriisid. Niisugune tulemus viitab sellele, et mükoriisal on oluline roll võõrliikide asustumisel ja püsima jäämisel uues kasvukohas. Domineerivad arbuskulaarmükoriisid taimed. Ektomükoriisseid taimeliike on vähe. Ka kirjanduse põhjal on EM seenetaksonid peremehepetsiifilisemad kui AM seened ning seetõttu on ilmselt EM-i moodustavate taimede hulgas vähem edukaid invante. Kesk-Euroopaga võrreldes on Eestis märkimisväärselt rohkem segatüüpi (AM+ECM) ja fakultatiivselt mükoriisseid (FM) võõrliike. Fakultatiivselt mükoriissetel liikidel on paremad eeldused invasiooni õnnestumiseks, kuna neil on tõenäoliselt parem kohanemisvõime erinevate keskkonnatingimustega.

Antud magistritöös koostatud Eesti võõrliikide flora mükoriisete tunnuste andmebaas võib edaspidi kasulik olla probleemsete taimede leviku piiramiseks ning aitab mõista nende mõju kohalikule taimestikule.

The role of mycorrhizal symbiosis in plant invasions

Triin Kiik

SUMMARY

The most widely used plant traits associated with the mycorrhizal symbiosis are plant mycorrhizal type and status. Plant mycorrhizal types are defined by the plant and fungal taxonomy and characteristic mycorrhizal structures in plant roots. Major mycorrhizal types are arbuscular, ecto-, ericoid and orchid mycorrhiza. Mycorrhizal status indicates whether the roots of a plant species are consistently (OM); sometimes, but not always (FM) or never (NM) colonized by mycorrhizal fungi in nature. So far, most studies incorporating mycorrhizal traits have focused on mycorrhizal types. Only in few studies, mycorrhizal status and type are analyzed in parallel. The distribution of mycorrhizal status has been addressed in the regional floras of the UK for arbuscular mycorrhizal plants and of Germany (a major part of the Central European flora). The most complete dataset yet of plant mycorrhizal information for Europe (north of 43° latitude and excluding Russia, Belarus and Moldova) has been compiled in 2017. Although plant mycorrhizal status can be importantly related to habitat preferences and functional roles in ecosystems, there is a lack of information about the distribution of plants with different mycorrhizal statuses on a large scale. It is known that the effects of biological interactions depend on environmental conditions, and therefore different relationships between mycorrhizal status and invasiveness may exist in different regions of the world.

The aim of this master's thesis was to advance the understanding about how mycorrhizal symbiosis affects plant invasion. In addition, the aim was to investigate the mycorrhizal traits (type and status) of alien plant species in Estonia. Also I had to compare distribution of mycorrhizal traits of alien species in flora of Estonia to Central European flora.

This study indicates that being mycorrhizal is important for the establishment and persistence of alien plant species in a new environment. 88% of the alien species examined are mycorrhizal. The majority of them are involved in an arbuscular mycorrhizal symbiosis (79%). There are few ectomycorrhizal plant species in Estonian alien flora. Based on researched literature EM species of fungi seem to be more host-specific than AM fungi and therefore ectomycorrhizal plant species are under-represented in nature. Compared to Central Europe, there are significantly more plants with dual mycorrhizal symbiosis (AM + ECM) in Estonian alien flora. Regarding plant mycorrhizal status, there are more facultative

mycorrhizal (FM) alien plant species in Estonia compared to Central Europe. FM species are more successful in terms of geographic spread compared to obligate mycorrhizal (OM) species, because they are able to regulate their mycorrhizal association with changing abiotic or biotic conditions.

Understanding the role of mycorrhizal symbiosis in plant invasions and the database of mycorrhizal traits of Estonian alien flora compiled in this master's thesis, helps us to limit the spread of problematic plants and also to understand their impact on local flora.

Tänuavaldused

Suur tänu ja sügav kummardus kannatlikkuse ning igakülgse abi eest minu juhendajatele Mari Moorale ja Carlos Guillermo Buenole. Lisaks olid juureproovide värvimisel ning mikroskopeerimisel abiks Ülle Saks, Jane Oja ja Tanel Vahter.

Kasutatud kirjandus

1. Adams, J.M., Fang, W., Callaway, R.M., Cipollini, D. & Newell, E. 2009. A cross-continental test of the Enemy Release Hypothesis: leaf herbivory on *Acer platanoides* (L.) is three times lower in North America than in its native Europe. *Biological Invasions* 11: 1005–1016.
2. Akhmetzhanova, A.A., Soudzilovskaja, N., Onipchenko, V.G., Cornwell, W., Agofonov, V., Selivanov, I.A. & Cornelissen, J.H.C. 2012. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. *Ecology* 93: 689.
3. Allsopp, N. & Holmes, P.M. 2001. The impact of alien plant invasion on mycorrhizas in mountain fynbos vegetation. *South African Journal of Botany* 67: 150–156.
4. Brickell, C. (ed.) 2008. *The Royal Horticultural Society A-Z Encyclopedia of Garden Plants*. Dorling Kindersley, London, UK.
5. Brundrett, M.C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320: 37–77.
6. Bueno, C.G., Gerz, M., Zobel, M. & Moora, M. 2019. Conceptual differences lead to divergent trait estimates in empirical and taxonomic approaches to plant mycorrhizal trait assignment. *Mycorrhiza* 29: 1–11.
7. Bueno, C.G., Moora, M., Gerz, M., Davison, J., Öpik, M., Pärtel, M., Helm, A., Ronk, A., Kühn, I. & Zobel, Z. 2017. Plant mycorrhizal status, but not type, shifts with latitude and elevation in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 26: 690–699.
8. Bunn, R.A., Ramsey, P.W. & Lekberg Y. 2015. Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis. *Journal of Ecology* 103: 1547–1556.
9. Carvalho, L.M., Antunes, P.M., Martins-Loução, M.A. & Klironomos, J.N. 2010. Disturbance influences the outcome of plant–soil biota interactions in the invasive *Acacia longifolia* and in native species. *Oikos* 119: 1172–1180.
10. Chen, B-M. Liao, H-X., Chen, W-B., Wei, H-J. & Peng, S-L. 2017. Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants. *Allelopathy Journal* 41: 155–166.
11. Delavaux, C.S., Weigelt, P., Dawson, W., Duchicela, J., Essl, F., van Kleunen, M., König, C., Pergl, J., Pyšek, P., Stein, A., Winter, M., Schultz, P., Kreft, H. & Bever, J.D. 2019. Mycorrhizal fungi influence global plant biogeography. *Nature Ecology & Evolution* 3: 424–429.

12. Dickie, I.A., Bolstridge, N., Cooper, J.A. & Peltzer, D.A. 2010. Co-invasion by *Pinus* and its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187: 475–484.
13. Dickie, I.A., Bufford, J.L., Cobb, R.C., Desprez-Loustau, M-L., Grelet, G., Hulme, P.E., Klironomos, J., Makiola, A., Nunez, M.A., Pringle, A., Thrall, P.H., Tourtellot, S.G., Waller, L. & Williams, N.M. 2017. The emerging science of linked plant–fungal invasions. *New Phytologist* 215: 1314–1332.
14. Druva-Lūsīte, I. & Ievinsh, G. 2010. Diversity of arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. *Environmental and Experimental Biology* 8: 17–34.
15. Eesti Keskkonnaamet. 2011. Eesti võõrliigid.
[\[https://www.keskkonnaamet.ee/sites/default/public/putke_dokumendid/Eike/Eesti_vooreliigid_2011mai.xls\]](https://www.keskkonnaamet.ee/sites/default/public/putke_dokumendid/Eike/Eesti_vooreliigid_2011mai.xls) 20. veebruar 2012.
16. Eesti Keskkonnaministeerium. 2009. Tavalisemad soontaimedest võõrliigid Eestis
[\[https://www.envir.ee/sites/default/files/common_alien_vasculars.pdf\]](https://www.envir.ee/sites/default/files/common_alien_vasculars.pdf) 9. juuni 2011.
17. Encyclopaedia Britannica. Candytuft.
[\[https://www.britannica.com/plant/candytuft#ref6980\]](https://www.britannica.com/plant/candytuft#ref6980) 4. aprill 2019.
18. Finlay, R.D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany* 59: 1115–1126.
19. Gerz, M., Bueno, C.G., Ozinga, W.A., Zobel, M. & Moora, M. 2018. Niche differentiation and expansion of plant species are associated with mycorrhizal symbiosis. *Journal of Ecology* 106: 254–264.
20. Grove, S., Haubensak, K.A., Gehring, C. & Parker, I.M. 2017. Mycorrhizae, invasions, and the temporal dynamics of mutualism disruption. *Journal of Ecology* 105: 1496–1508.
21. Haberer, M. 2013. *300 kaunist aiataime*. Varrak, Tallinn, EE.
22. Harley, J.L. & Harley, E.L. 1987. A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytologist* 105: 1–102.
23. Hawkes, C.V., Belnap, J., D'Antonio, C. & Firestone, M.K. 2006. Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses. *Plant and Soil* 281: 369–380.
24. Hempel, S., Götzenberger, L., Kühn, I., Michalski, S.G., Rillig, M.C., Zobel, M. & Moora, M. 2013. Mycorrhizas in the Central European flora: relationships with plant life history traits and ecology. *Ecology* 94: 1389–1399.
25. Koske, R.E. & Gemma, J.N. 1989. A modified procedure for staining roots to detect VA-mycorrhizas. *Mycological Research* 92: 415–425.
26. Kuk, T. 2009. *Eesti taimede kukeaabits*. 3. tr. Varrak, Tallinn, EE.

27. Leht, M. (toim.) 2010. *Eesti Taimede Määraja*. Eesti Loodusfoto, Tartu, EE.
28. Lekberg, Y., Gibbons, S.M., Rosendahl, S. & Ramsey, P.W. 2013. Severe plant invasions can increase mycorrhizal fungal abundance and diversity. *The ISME Journal* 7: 1424–1433.
29. MacKay, J. & Kotanen, P.M. 2008. Local escape of an invasive plant, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), from above-ground and below-ground enemies in its native area. *Journal of Ecology* 96: 1152–1161.
30. Menzel, A., Hempel, S., Davison, J., Moora, M., Pyšek, P., Rillig, M.C., Zobel M. & Kühn, I. 2018. Widely distributed native and alien plant species differ in arbuscular mycorrhizal associations and related functional trait interactions. *Ecography* 41: 1–11.
31. Menzel, A., Hempel, S., Klotz, S., Moora, M., Pyšek, P., Rillig, M.C., Zobel, M. & Kühn, I. 2017. Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species. *Ecology* 98: 92–102.
32. Menzel, A., Hempel, S., Manceur, A.M., Götzenberger, L., Moora, M., Rillig, M.C., Zobel, M. & Kühn, I. 2016. Distribution patterns of arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plant species in Germany. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 21: 78–88.
33. Miransari, M., Bahrami, H.A., Rejali, F. & Malakouti, M.J. 2008. Using arbuscular mycorrhiza to alleviate the stress of soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 1197–1206.
34. Missouri Botanical Garden. 2019a. *Nigella damascena*. [<http://www.missouribotanicalgarden.org/PlantFinder/PlantFinderDetails.aspx?kempercode=b744>] 3. aprill 2019.
35. Missouri Botanical Garden. 2019b. *Lavatera trimestris*. [<http://www.missouribotanicalgarden.org/PlantFinder/PlantFinderDetails.aspx?taxonid=282600&isprofile=0&>] 3. aprill 2019.
36. Moora, M. 2014. Mycorrhizal traits and plant communities: Perspectives for integration. *Journal of Vegetation Science* 25: 1126–1132.
37. Moora, M., Berger, S., Davison, J., Öpik, M., Bommarco, R., Bruelheide, H., Kühn, I., Kunin, W.E., Metsis, M., Rortais, A., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Stout, J.C., Truusa, M., Westphal, C., Zobel, M. & Walther, G-R. 2011. Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing. *Journal of Biogeography* 38: 1365–2699.

38. PlantNET. *Phalaris canariensis* L. [http://plantnet.rbgsyd.nsw.gov.au/cgi-bin/NSWfl.pl?page=nswfl&lvl=sp&name=Phalaris~canariensis&fbclid=IwAR3w6OV2ctq2YZrQZ0UK13A74UGFKcjsUpZiP29-71RdOioN-K6cjYo_IH8] 4. aprill 2019.
39. Pringle, A., Bever, J.D., Gardes, M., Parrent, J.L., Rillig, M.C. & Klironomos, J.N. 2009. Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 699–715.
40. Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M. & Kirschner, J. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53: 131–143.
41. Reinhart, K.O., Lekberg Y., Klironomos J. & Maherali H. 2017. Does responsiveness to arbuscular mycorrhizal fungi depend on plant invasive status? *Ecology and Evolution* 7: 6482–6492.
42. Richardson, D.M., Allsopp, N., D'Antonio, C.M., Milton, S.J. & Rejmanek, M. 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65–93.
43. Seidelberg, M. 1995. *Väike püsilleraamat*. Valgus, Tallinn, EE.
44. Seifert, E.K., Bever, J.D. & Maron, J.L. 2009. Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology* 90: 1055–1062.
45. Shah, M.A., Reshi, Z.A. & Khasa, D.P. 2009. Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion. *Botanical Review* 75: 397–417.
46. Smith, S.E. & Read, D.J. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, Amsterdam, NL.
47. Soudzilovskaia, N.A., Vaessen, S., van't Zelfde, M. & Raes, N. 2017. Global Patterns of Mycorrhizal Distribution and Their Environmental Drivers. – In: Tedersoo, L. (ed.) *Biogeography of mycorrhizal symbiosis*. Springer International, Cham, CH, pp. 223–235.
48. Sun, Z.K. & He, W.M. 2010. Evidence for Enhanced Mutualism Hypothesis: *Solidago canadensis* Plants from Regular Soils Perform Better. *PLoS One* 5: e15418.
49. Štajerova, K., Šmilauerová, M. & Šmilauer, P. 2009. Arbuscular mycorrhizal symbiosis of herbaceous invasive neophytes in the Czech Republic. *Preslia* 81: 341–355.
50. Zheng, Y., Feng, Y., Valiente-Banuet, A., Li, Y., Liao, Z., Zhang, J. & Chen, Y. 2015. Are invasive plants more competitive than native conspecifics? Patterns vary with competitors. *Scientific Reports* 5: art15622.
51. Zubek, S., Majewska, M.L., Błaszczowski, J., Stefanowicz, A.M., Nobis, M. & Kapusta, P. 2016. Invasive plants affect arbuscular mycorrhizal fungi abundance and species richness as well as the performance of native plants grown in invaded soils. *Biology and Fertility of Soils* 52: 879.

52. The Invasive Species Compendium. *Physalis peruviana*.
[<https://www.cabi.org/isc/datasheet/40713>] 3. april 2019.
53. Traveset, A. & Richardson, D.M. 2014. Mutualistic Interactions and Biological Invasions
The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 45: 89–113.
54. Wang, B. & Qiu, Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in
land plants. *Mycorrhiza* 16: 299–363.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Triin Kiik,

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

„Mükoriisse sümbioosi tähtsus taimede invasioonil“
mille juhendajad on Mari Moora ja Carlos Guillermo Bueno,

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus 23.05.2019