

MÜKORIISA

SISSEJUHATUS

Terminid

Sümbioos (De Bary 1887) - erinevate organismide regulaarne kooselu hõlmates suhteid parasitismist mutualismini. Enamus mükoriisasad jäävad selle skaala mutualistlikku otsa.

Mükoriisa – taimejuurte (või maa-aluste organite) ja seente kooselu, mille käigus toimub toitainete imamine mullast. Maa-alused organid: sammal- ja sõnajalgtaimede gametofüütidel; juured: õistaimedel ja sõnajalgtaimede sporofüütidel. Mükoriisad, mitte juured, on maismaataimede peamised mullast toitaineid imavad organid. Mükoriisus on 'normaalne seisund' enamuse taimede jaoks enamuse ökoloogiliste tingimuste puhul.

Mükoriisade klassifikatsioon

Vesikulaar-arbuskulaarne (VA) mükoriisa (ka AM)

Seened hõimkonnast *Glomeromycota* (varem selts *Glomales* hõimkonnas *Zygomycota*). Seened moodustavad sobilike taimpartnerite rakkudes arbuskuleid, lisaks võivad esineda vesikulid. Hüüfid on vaheseinteta. Peremeestaimed: sammaltaimed, enamus sõnajalgtaimede rühmi, kõik paljasseemnetaimede rühmad, enamus katteseemnetaimede rühmi.

Ektomükoriisa

Seen moodustab juure ümber tihedalt põiminud hüüfide kihi – mantli, millest lähtuvad hüüfid mulda. Juurerakkude vahele tungivad hüüfid moodustavad keeruka võrgustiku – Hartigi võrgustiku (ingl. k. *Hartig net*). Üldjuhul ei sisene hüüfid taimerakku. Seened kuuluvad kand- ja kottseente erinevatesse rühmadesse. Peremeestaimed: paljas- ja katteseemnetaimed.

Ektendomükoriisa

Sarnane eelnevale, kuid mantel on redutseerunud või puudub, Hartigi võrgustik on tavaliselt hästi arenenud, samal ajal sisenevad hüüfid ka taimerakkude sisse. Üks ja sama seeneliik võib moodustada ektendomükoriisat ühe taimeliigiga, ektomükoriisat teisega. Seened: kand- ja kottseente erinevad rühmad. Taimed: paljas- ja katteseemnetaimed.

Arbutoidne mükoriisa

Selle mükoriisa tüüpi puhul moodustavad seenehüüfid samuti mantli, tavaliselt on ka Hartigi võrgustik. Juure pindmiste rakkude kolonisatsioon on ulatuslik. Seened: kandseened. Taimed: selts kanarbikulaadsed (*Ericales*). maasikapuu (*Arbutus*), harilik leesikas (*Arctostaphylos uva-ursi*, samad seened moodustavad teiste taimedega ektomükoriisat), uibuleht (*Pyrola*).

Monotropoidne mükoriisa

Taimejuurte ümber on hästi arenenud mantel ja juure sees Hartigi võrgustik. Seen on samaaegselt ektomükoriisates sümbioosis naabruses kasvavate autotroofsete taimedega. Arvatakse, et neilt saab seen süsinikku, mille transpordib klorofüllita taimetele. Seened: kandseened. Taimed: klorofüllita, harilik seenlill (*Monotropa hypopitys*), *Sarcodes*, *Pterospora* (Põhja-Ameerika perekonnad).

Erikoidne mükoriisa

Juurte ümber mullas ulatuslik mütseel, samas juure tippudel mantlit pole ja puudub Hartigi võrgustik. Hüüfid sisenevad ka juurerakkudesse. Paljud taimed kasvavad muldadel, kus toitained on valdavalt orgaaniliste ühenditena, mille lagundamisel ja taimetele kättesaadavaks tegemisel on seened taimetele vajalikud. Seened: kottseened. Taimed: kanarbikulaadsed, autotroofid.

Orhidoide mükoriisa

Seenmantlit ja Hartigi võrgustikku ei esine. Taimed on vähemalt osa elust klorofüllita, moodustavad mükoriisat erinevate kandseentega. Osa seeni on saprotroofid, osa spetsialiseerunud parasiidid. Nii seened kui orhideed kasutavad fotosünteesivatel mükoriisest taimedelt saadavat orgaanilist süsinikku. Enamasti sõltub taim idanemise faasis seenelt saadavast süsinikust energiaallikana. Seened: kandseened. Taimed: kápalised (*Orchidaceae*).

Sama taim võib moodustada erinevaid mükoriisatüüpe kas erinevatel eluetappidel või samaaegselt. Nt. vesikulaar-arbuskulaarne mükoriisa + ektomükoriisa. Seen võib moodustada erinevate taimedega erinevat tüüpi mükoriisat: nt. arbutoidset ja ektomükoriisat, ekto- ja orhidoide mükoriisat, ekto- ja ektendomükoriisat.

ARBUSKULAARNE MÜKORIISA (AM)

Arbuskulaarne mükoriisa (ka vesikulaar-arbuskulaarne m.) on sümbioos, mida moodustavad obligaatselt sümbiontsed seened hõimkonnast *Glomeromycota* enamuse maismaataimede juurtega, lisaks mõnede sammaltaimede jm. maa-aluste organitega. Nimetus tuleneb neile seentele iseloomulikest organitest: **vesiikulid** juurerakkude sees/vahel ja **arbuskulid** juurerakkude sees. Sümbioos on eeldatavasti mutualistlik ja põhineb kahepoolisel toitainetevahetusel: seen varustab taime mineraalainetega (peamiselt fosfor), mida ta mullast imab, ning taim varustab seent energiaga fotosünteesil fikseeritud süsiniku kujul.

AM on kõige vanem mükoriisatüüp - kõige varasemad AM seened fossiilid pärinevad ordoviitsiumist 460 miljonit aastat tagasi. Arvatakse, et muld, mis oli kasvukeskkonnaks esimestele maismaataimedele, oli väga vaene taimele kättesaadavate mineraalainete poolest, mistõttu seene osalus toitainete imamisel võis olla taimele väga oluline. Seega oli seente osa oluline taimede asumisel maismaale.

AM on kõige levinum maa-alune sümbioos - see esineb enamuses maismaataimede seltsides.

AM Seened

Kirjeldataud on üle 160 AM seeneliigi. Kõik *Glomeromycota* liigid moodustavad arbuskulaarset mükoriisat, v.a. *Geosiphon pyriforme* (moodustab sümbioosi tsüanobakteriga *Nostoc punctiforme*). Seened on obligatoorselt mükoriissed – neil puudub võime pikemaajaliseks saprotroofseks kasvuks ja nad sõltuvad täielikult taimelt saadavast süsinikust. Paljunevad aseksuaalselt. Seenehüüfid sisaldavad geneetiliselt erinevate tuumade populatsiooni.

Sugukond **Glomeraceae**

Glomus (sh. *Sclerocystis*)

Sugukond **Acaulosporaceae**

Acaulospora

Entrophospora

Sugukond **Archaeosporaceae**

Archaeospora

Sugukond **Geosiphonaceae**

Geosiphon

Sugukond **Paraglomaceae**

Paraglomus

Sugukond **Gigasporaceae**

Gigaspora,

Scutellospora

Diversisporaceae fam. ined.

Glomus group C

AM taimed

95 % taimeliikidest kuuluvad sugukondadesse, mis on iseloomulikult mükoriissed. Hinnanguliselt on välja pakutud, et umbes 80 % taimeliike võiks olla arbuskulaar-mükoriissed.

Peremeestaimed:

1. sammaltaimed – osa rühmi, nt. helvikulaadsed (*Marchantiales*), maksasamblad (*Metzgeriales*)
2. sõnajalgtaimed (sh. kollad) – Eesti sõnajalad väga mükoriissed
3. paljasseemnetaimed – enamuse, v.a. männilised (*Pinaceae*), mis on ektomükoriisne rühm; kadakas (*Juniperus*), elupuu (*Thuja*), jugapuu (*Taxus*)
4. katteseemnetaimed
 - enamuse rohttaimi – v.a. tatralised (*Polygonaceae*), loalised (*Juncaceae*), ristõielised (*Cruciferae*), nelgilised (*Caryophyllaceae*), mis on mittemükoriissed.
 - enamuse troopilisi puid - v.a. *Dipterocarpaceae* - on ektomükoriissed
 - klorofüllita taimed, nt. harilik seenlill
 - mõned veetaimed: vesilobeelia (*Lobelia dortmanna*), harjakas turdhave (*Cyanotis cristata*), silmjärvikas (*Littorella uniflora*) võivad olla tugevalt koloniseeritud. Harilik pilliroog (*Phragmites communis*), soolass (*Eleocharis palustris*), salvinia (*Salvinia cucullata*) on vähesel määral koloniseeritud.

Valdav osa uurimistöid tehakse majanduslikult oluliste rohttaimedega nagu tomat (*Lycopersicon*), kurk (*Cucumis*), hernes (*Pisum*), oder (*Hordeum*), soja (*Glycine*), kartul (*Solanum*), aga ka puudega: õunapuu (*Malus*), tsitrus (*Citrus*), paju (*Salix*), pappel (*Populus*), pirnloorber (*Persea*), kohvipuu (*Coffea*), araukaaria (*Araucaria*), ambrapuu (*Liquidambar*).

Mõnedes taimesugukondades on iseloomulik mitme mükoriisatüübi üheaegne esinemine samal taimel – roosdielised ja pajulised (AM +ektomükoriisa). Mõnede tüüpiliste ektomükoriisete taimede idandid võivad olla arbuskulaarmükoriisid, nt eukalüpt, ebatsuuga. Liblikdielisi võivad samaaegselt koloniseerida AM ja mügarbakterid, pableid ja leppasid AM ja aktinomütseedid.

Peremehespetsiifilisus

AM sümbioosi puhul absoluutset liigispetsiifilisust AM seene ja peremeestaimel vahel pole, on 'eelistatud suhted'. Seda näitab:

- sama seene kolonisatsiooni ulatus varieerub taimeliigiti ja taimeliigi erinevate genotüüpidega isendites,
- erinevad seened koloniseerivad sama taimeliiki erineva ulatusega,
- seene peremeestaimede ring võib olla piiratud.

Kolonisatsiooni ulatust mõjutavad lisaks keskkonnatingimused.

Looduslikes tingimustes on sama taim sageli sümbioosis mitme erineva seenega. Sama kehtib seente kohta, st ühe seene mütseel ühendab omavahel mitmeid taimi, nii samast kui erinevast liigist.

Erandid:

- mükoheterotroofne taim *Arachnitis uniflora* – ei fotosünteesi. Liigi kolmes uuritud kasvukohas taimejuurtes ainult üks *Glomus* sp.
- mõnedes kooslustes võivad seeneliigid eelistada teatud peremeestaimi.

AM seente kasvukohad (ökoloogiline spetsiifilisus)

Üldiselt on AM sagedasem mineraalsetel muldadel kasvavatel taimedel.

Vähe või puudub:

- väga niiskes või kuivas kasvukohas, erandiks mõned veetaimed,
- väga häiritud kasvukohas – suktessiooni varased staadiumid ja intensiivselt majandatavad ökosüsteemid. Nt küntavatel põldudel (mütseeli lõhutakse aeg-ajalt) kasvavad vähesed, nn 'agressiivsed' AM seeneliigid,
- väga toitainerikkal mullal. Nt tugevalt väetatud põllumajanduslikud süsteemid.
- tundras, kõrgmägedes – seda isegi taimedel, mis muudes tingimustes on AM. Ilmselt mõjuvad temperatuur, niiskus ja vegetatsiooniperioodi lühidus.

AM morfoloogia

Arbuskulaarse mükoriisa põhistruktuurid:

1. taimejuur
2. seeneniidistik (mütseel) mullas koos eoste ja auksiliaarrakkudega
3. seene struktuurid taimejuures:
 - rakkudevahelised hüüfid (Arum, vt. allpool)
 - rakusisesed arbuskulid (Arum)
 - rakusisesed hüüfikeerud (Paris, vt. allpool)
 - vesiikulid rakkude vahel ja/või sees

AM seente elutsüklid ja sümbioosi moodustumine

- Eose idanemine. Taimejuure läheduses hüüfid harunevad intensiivselt moodustades iseloomulikke lehvikutaolisi struktuure.
- Sisenemine taimejuurde. **Apressooriumi** moodustumine. Juuresiseste struktuuride morfoloogia alusel eristatakse Arum- ja Paris-tüüpi arbuskulaarset mükoriisat.

Arum-tüüp - hüüfid kasvavad juurerakkude vahel (intertsellulaarselt) piki juurt. Hüüfide külgharud moodustavad **arbuskuleid** rakkude sees (intratsellulaarselt). Arbuskulit moodustav hüüfiharud läbib taimeraku kesta, kuid mitte rakumembraani. Seega **kontaktpinna** moodustavad seene rakumembraan ja arbuskulit ümbritsev taime plasmamembraan ehk **periarbuskulaarne membraan**. Arbuskulid pakuvad suurt kontaktpinda seene ja taime vahel ning see on ilmselt peamiseks toitainete vahetamise kohaks. Arbuskulid on lühiealised struktuurid – eluiga umbes 1-2 nädalat.

Paris-tüüp - hüüfid kasvavad rakust rakku (intratsellulaarselt ja samuti läbimata rakumembraane). Igas rakus kasvab hüüf keerudena, osadel neist võivad tekkida arbuskulitaolised harunenud struktuurid. Juure koloniseerimine toimub aeglasemalt kui Arum-tüübi puhul.

Sümbioosi hilisemas faasis tekivad juurerakkude sees või vahel **vesiikulid** – ümarad või piklikud moodustised, mis sisaldavad hulgaliselt varuaineid. Puuduvad sugukonnas *Gigasporaceae*.

- Ekstraradikaalse mütseeli moodustumine. Niipea kui seen on end juures 'sisse seadnud', kasvab osa hüüfe juurest välja. Hüüfid võivad koloniseerida uusi juuri ja nendel tekivad eosed. Ekstraradikaalne mütseel imab mullast fosforit ja teisi toitaineid ning transpordib need seenestruktuuridesse taimerakus. Arbuskulite kaudu toimub fosfori ülekanne taimerakkudesse. Süsiniku liikumise kohaks taimest seende võivad olla kas arbuskulid või intertsellulaarsed hüüfid.

- **Eosed** e. spoorid – on paljunemis-, levimis-, säilimisorganid. Eosed tekivad **aseksuaalselt** ja mullas otse mütseelil, valdavalt ühekaupa. Eosed võivad püsida mullas elusatena aastaid.
- Levimine toimub eoste, mütseeli ja koloniseeritud juurte osadega. Levitajateks on tuul (kuivades piirkondades, nt. kõrbes), vesi, loomad (pisiinärlised, rohutirtsud, vihmaussid).

Võrreldes kott- ja kandseentega läbivad need levised suhteliselt lühikesi vahemaid.

AM funktsioonid

1. toitainete imamine mullast (peamiselt fosfori, ka lämmastiku, mikroelementide imamine)
2. kaitse patogeenide eest (nt. juurepatogeensete seente ja nematoodide eest)
3. taimede suurem põuataluvus (ei ole otseselt seotud vee, vaid pigem toitainete kätte saamisega kuivas)
4. parandab mullastruktuuri (füüsiliselt – mütseel kobestab mulda, keemiliselt – seente eritatav glomaliin seob mullaosakesi kokku)
5. parem raskemetallide taluvus (seen kogub raskemetallid mütseeli, kuid edasi taime ei vii, sellest tulenevad bioremediatsioonil kasutamise huvid)

Mükoriisne sõltuvus

AM seentel pole saprotroofse kasvu võimet. Eose idanemisel kasvab mütseel eose varuainete arvel, ülejäänud elu vältel sõltuvad AM seened energeetiliselt täielikult taimelt saadavast süsinikust. Taimed saavad osa toitainetest, mida seened mullast imavad. Taimed erinevad selle osas, kui palju nad mükoriisast sõltuvad. Mükoriisest sõltuvust väljendatakse mükoriisete ja mittemükoriisete taimede kasvu erinevusena.

Mükoriisa efekt taimekasvule on suurem väheviljakatel muldadel, eriti fosforivaestel muldadel. Mükoriisete taimede suuremat kasvu on näidatud paljudel kultuurtaimedel ja viljapuudel (võsu ja juurte suurem kasv, väiksem juur:võsu suhe (=allokatsioon eelistatult võsusse), kudede suurem fosfori sisaldus, mõnedel liikidel rohkem õisi ja suurem saak). Enamus efekte tuleneb paranenud mineraaltoitumisest.

Taime mükoriisne reaktiivsus väljendub aga ainult mükoriisete taimede kasvu erinevusena. See sõltub:

- taimeliigist – taimerühmad reageerivad erinevalt,
- genotüübist – nt odra sortidel on näidatud erinevat kolonisatsiooni ulatust ja taime kasvuparameetrite erinevusi,
- juurestiku tüübist (nt juured kas jämedad, väheharunenud, väheste juurekarvadega või peenikesed, tihedalt harunenud, paljude juurekarvadega),
- kolonisatsiooni ulatusest,
- seeneliigist/isolaadist: osa liike on efektiivsemad toitainete imamisel mullast ja transportimisel taimejuurtesse, teised vähem,
- taime kasvuperioodist: idandite, kiirekasvuliste taimede ja efemeeride fosfori vajadus võib olla suur enne juurestiku täielikku väljaarenemist; viljumise ajal võib olla suur fosfori vajadus,
- toitainete kättesaadavusest.

Sümbioosi hind

Mükoriisete taimede fotosünteesi intensiivsus võib olla suurem kui mittemükoriisetal taimedel, mis kompenseerib seene ülalpidamiseks kulutatud süsinikku. Nt madalama fosfori kontsentratsiooni korral mullas on odavam ülal pidada hüüfe kui juuri. Kõrge fosfori kontsentratsiooni korral aga saab taime oma juurte abil seda piisavalt kätte, mükoriisa pole vajalik. vastupidi. Toimub balansseerimine kasude ja kulude vahel.

AM rakendused

- Põllumajanduses (AM kui bioväetis, patogeenikaitse, taimede põuataluvuse suurendamine).
- Taimkatte ja koosluste taastamisel (mükoriisid taimed vastupidavamad ja elujõulisemad).
- Bioremediatsioon: raskemetallide, radioaktiivne tseesium, polüfenoolsete ühendite akumulatsioon seenehüüfidesse.