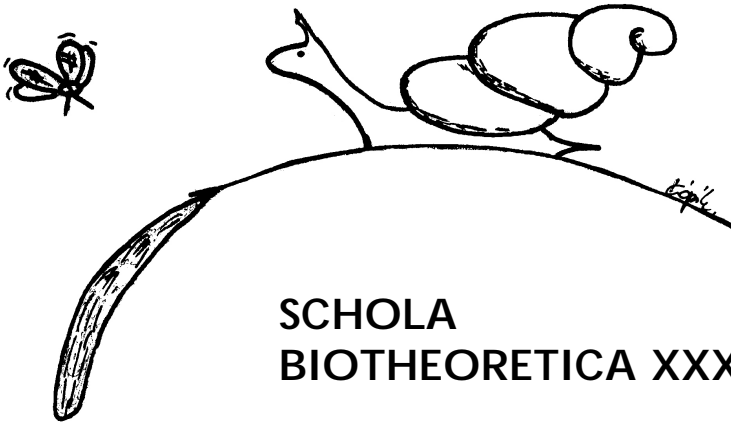


TASAKAALU TEOORIA



SCHOLA
BIOTHEORETICA XXX

Eesti Looduseurijate Selts
Tartu Ülikooli botaanika ja ökoloogia instituut
Tartu Ülikooli geoloogia instituut
EPMÜ Zooloogia ja Botaanika Instituut

TASAKAALU TEOORIA
SCHOLA BIOTHEORETICA XXX

Kirjastanud OÜ Sulemees
Tartu 2004

Toimetajad: Ingmar Tulva, Maarja Öpik, Ivar Puura
Kaanepilt: Kristiina Öpik; kujundus: Pille Mänd

SCHOLAE BIOTHEORETICAE

- I 1975 Rutja
- II 1976 Rutja - BIOSÜSTEEMIDE EVOLUTSIOONI TEOORIA
- III 1977 Puhtu - ORGANISMI TEOORIA
- IV 1978 Tipu - TEOORIA JA SPEKULATSIOONID
MOLEKULAARBIOLOOGIAS
- V 1979 Simisalu - KASVU TEOORIA
- VI 1980 Muuksi - ELU RÜTMID
- VII 1981 Järvselja - SEADISTUMINE
- VIII 1982 Puhtu - KÄITUMISE TEOORIA
- IX 1983 Haeska - RAKU TEOORIA
- X 1984 Rõuge - ORGAANILISE VORMI TEOORIA
- XI 1985 Aakre - STOHHASTILISED MUDELID BIOLOOGIAS
- XII 1986 Hobulaid - BIOSÜSTEEMIDE KOOSEKSISTEERIMISE
TEOORIA
- XIII 1987 Krabi -SÜSTEMAATIKA JA EVOLUTSIOONITEOORIA
- XIV 1988 Kastna - BIOLOOGIA FILOSOOFIA JA
METODOLOOGIA
- XV 1989 Vihula - ÖKOLOOGIA TEOORIA
- XVI 1990 Öngu -SURMA TEOORIA
- XVII 1991 Aru - SOO TEOORIA
- XVIII 1992 Valgemetsa - HAIGUSE TEOORIA
- XIX 1993 Valgemetsa - MITMEKESISUSE TEOORIA
- XX 1994 Vana-Otepää - ELUTEADUSE METODOLOOGIA
- XXI 1995 Vana-Otepää - ÄRATUNDMISE TEOORIA
- XXII 1996 Terikeste - ELU KEELED
- XXIII 1997 Ähijärve - METAPOPULATSIOONIDE TEOORIA
- XXIV 1998 Värskä - ONTOGENEES JA FÜLOGENEES
- XXV 1999 Särghaua - BIOSÜSTEEMIDE MÄLU TEOORIA
- XXVI 2000 Särghaua - ADAPTATSIOONI TEOORIA
- XXVII 2001 Tipu – MATEMAATIKA JA BIOLOOGIA
- XXVIII 2002 Nina – VÖRKUDE TEOORIA
- XXIX 2003 Kiidi – PUHKUSE TEOORIA
- XXX 2004 Kirikumäe – TASAKAALU TEOORIA**

© Eesti Looduseuurijate Selts 2004

ISBN 9985-9537-0-3

Kogumik ilmus Keskkonnaministeeriumi toetusel.

Sisukord

- Ivar Puura.* Tasakaal me ümber ja me sees, 6
- Kalevi Kull.* Bioloogiline tasakaal, 15
- Peeter Lorents.* Tasakaal, muutumatus, võrdvärsus, 18
- Oive Tinn.* Elu pärast surma ehk elustiku taastumisest pärast väljasuremisi, 40
- Juhan Javois.* Miks loomi on nii palju, kui neid on? 48
- Jaak Jaagus.* Tasakaal ja muutused kliimasüsteemis, 52
- Aleks Lotman, Silvia Lotman.* Looduskaitse tasakaalu otsinguil, 58
- Robert Aps, Hans Lassen, Ksenia Andrejeva.* Otsides tasakaalu: nullsummiline maatriksmäng kalapüügiõiguste jaotamisel riikide vahel, 62
- Tsipe Aavik.* Liigirikkus - tasakaalu või tasakaalutuse tulemus? 63
- Vallo Tilgar.* Tasakaaluline sugude suhe loomariigis, 69
- Elise Sonn.* Maskuliinsus ja feminiinsus: sotsiaalse tasakaalu dünaamika, 78
- Mart Viikmaa.* Geenidoosid tasakaalukausil, 83
- Pärt Peterson.* Autoimmuunsus: rikutud tasakaal, 86
- Reet Kuuse.* Immuunsüsteemi tasakaalutus - näiteid kliinilisest praktikast, 89
- Vello Reeben, Mati Reeben.* Tasakaalustatud toitumisest, 90
- Ants-Johannes Martin, Ave Lind.* Sotsiaalne homeostaas ja stabiilsus sipelgate ja kimalaste peredes, 96
- Dmitri Teperik.* Tasakaalust mikroobide maailmas (seedetrakti mikrofloora näitel), 104
- Ivika Ostonen, Krista Lõhmus.* Kui kaua elavad puude peened juured ehk demograafiline tasakaal puude peente juurte populatsioonis, 109
- Maarja Öpik.* Kasud ja kulud arbuskulaar-mükoriisises sümbioosis, 116
- Pille Mänd, Ingmar Tulva.* Globaalset süsinikuringet rihti ajamas, 126
- Priit Kupper.* Mõnda puude veevahetusest - mõeldes tasakaalule, 128
- Margus Pihlak, Rein Tamsalu.* Lõhustamise meetod kui kiskja-saaklooma dünaamilise süsteemi lahendi stabiliseerija, 133
- Kurmo Konsa.* Tasakaal süsteemis: loodus-kultuur-tehiskultuur, 138
- Helen Sooväli, Anu Printsman.* Tasakaal maastikus - maastik tasakaalus? 143
- Randel Kreitsberg.* Emake Maa versus *Homo sapiens sapiens*, 146

- Ostonen, I. 2003.** *Fine root structure, dynamics and production in net primary production of Norway spruce forest ecosystem in relation to site conditions.* Dissertationes Biologicae Universitatis Tartuensis 84.
- Stevens, G.N., Jones, R.H., Mitchell, R.J. 2002.** Rapid fine root disappearance in a pine woodland: a substantial carbon flux. *Can. J. For. Res.* 32: 2225-2230.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Palmiotto, P.A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H. 1996.** Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil* 187: 159-219.
- Wells, C.E., Eissenstat, D.M. 2001.** Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology* 82: 882-892.

Kasud ja kulud arbuskulaar-mükoriisses sümbioosis

Maarja Öpik

Sümbioos arbuskulaar-mükoriisete (AM) seente ning taimejuurte vahel on kooselu, mis põhineb kahepoolisel toitainete vahetusel: taim varustab seent fotosünteesil fikseeritud süsinikuga, seen transpordib mullast taimejuurtesse mineraalaineid - põhiliselt fosforit, aga ka lämmastikku jm. (Smith & Read 1997). Kooselu taimega on arbuskulaar-mükoriisetele seentele obligatoorne - need seened (hõimkond *Glomeromycota*; Schüßler et al., 2001) ei ole võimelised iseseisvalt oma elutsükli lõpuni viima. Selle põhjuseks võib olla asümbiootilise mütseeli võimetus sünteesida varuaineid, kuigi lihtsuhkruid teatud määral omastatakse keskkonnast ning kasutatakse (Bago & Bécard, 2002).

Taimeliigid varieeruvad mittemükoriisestest, nn. fakultatiivselt mükoriisestest kuni mükoriisast väga sõltuvate taimedeni, mille kohasus mükoriisaseente puudumisel on tugevalt pärssitud (Francis & Read, 1995). Nn. mükoriisest sõltuvust (*mycorrhizal dependency*) väljendatakse tavaliselt biomassi protsentuaalse erinevusena mükoriisete ja mittemükoriisete taimede vahel (vt. van der Heijden, 2002). See sõltub nii taime- kui seeneliigist ning väga

‘mükoriisasõltuvad’ taimed võivad erinevatele seeneliikidele ja – isolaatidele reageerida väga erineva kasvuga (Klironomos, 2003); seda nimetatakse mükoriiseseks tundlikkuseks (*mycorrhizal species sensitivity*) (van der Heijden, 2002). Samuti sõltub taimede kasvureaktsioon mükoriisesele kolonisatsioonile abiootilistest tingimustest, eelkõige mulla toitainetesisaldusest – mida viljakam on muld, seda vähem reageerivad taimed mükoriisesele kolonisatsioonile, olgu parema kasvuga või mõnel muul moel (Smith & Read, 1997).

Kirjusus AM kooselu tagajärgedes, kuivõrd see väljendub taimede biomassis ja üldises kohasuses, tõstatab mitmeid küsimusi. Kas taime poolt seene ülalpidamiseks kulutatav süsinik ja vastu saadav kasu (parem mineraaltoitumine, kaitse patogeenide ja abiootilise stressi, nt. põua eest; Smith & Read, 1997) on tasakaalus? Kas ja kuidas seenele kulutatava süsiniku hulka kontrollitakse? Kas ka seenel on äraantav ja saadav tasakaalus või võetakse nii palju kui saab ja antakse ikka ühtmoodi? Ja kuidas need protsessid väljenduvad taime- ja seenekoosluses?

Et nendele küsimustele vastust saada, tuleb teada, millised mõjurid määravad AM seente kasvu taimejuurtes ja mullas, ning milline on toitainete liikumise dünaamika erinevates seeneosades – nende vahel ning mullast seende ja seenest taime.

Morfoloogiliselt ja funktsionaalselt koosneb AM seente mütseel kahest osast: juuresisene (intraradikaalne) ning juureväline (ekstraradikaalne) mütseel. Juurevälises mütseelis toimub toitainete imamine mullast ning nende transport taimejuurteni; vastupidises suunas toimub taimelt saadud süsiniku (talletatud varuainetena) transport aktiivselt kasvavatesse mütseeli osadesse, sh. eostesse. Juuresiseses mütseelis liiguvad toitained kontaktpindadele taimega (nt. arbuskulid), kus need transporditakse läbi mõlema sümbiondi membraanide taimerakku; vastassuunas liigub süsinik (lihtsuhkrutena) taimerakust läbi membraanide seenerakku, kus seejärel sünteesitakse seenele omased varuained (triatsüülglytseriidid, glükogeen) (Bago, 2000; Bago & Bécard, 2002; Bago et al., 2003).

Mis mõjutab AM seene mütseeli kasvu mullas, olukorras, kus sümbioos seene ja taime vahel on juba olemas? On teada, et hüüfid reageerivad intensiivsema harunemisega taimejuurte (potentsiaalne peremees) ning orgaanilise aine, aga mitte mineraalse fosfori olemasolule (Olsson et al., 2002a). Kõrge fosfori kontsentratsioon

mullas või toitekeskkonnas takistab kolonisatsiooni teket ning võib vähendada mütseeli kasvu (Olsson et al., 2002b).

Erinevate seeneliikide mütseeli kasv on väga erineva kiiruse ja ulatusega (Olsson et al., 2002; Smith et al., 2004). Mõned perekonna *Glomus* liigid koloniseerivad ulatuslikult juure, kuid kasvatavad vähe mütseeli mullas; *Scutellospora* liikidel areneb ulatuslik juureväline mütseel piiratud kolonisatsioonilaikudega taimejuures (Abbott et al., 1992; Dodd et al., 2000; Hart & Reader, 2002).

Nagu ülal mainitud, fosfori lisamine ei stimuleeri AM seente juurevälise mütseeli kasvu (Olsson & Wilhelmsson, 2000) ning suur mulla fosforisisaldus võib seda ka maha suruda (Miranda & Harris 1994). St. AM seened tunduvad mitte otsivat fosfori allikat mullas, kuid AM seente poolt koloniseeritud mullas väheneb fosfori sisaldus, järelikult seened imavad seda (Olsson et al., 2002a). Ammooniumlämmastiku lisamine seevastu indutseerib mütseeli harunemist (Johansen et al., 1994); samuti toimub mulla N sisalduse vähenemine AM kolonisatsiooni tulemusena.

Fosfori imamine mullast seenerakkudesse toimub seene fosforitransporterite vahendusel. Seene *Glomus versiforme* fosforitransporteri geen *GvPT* ekspresseerub juurevälistes hüüfides (Harrison & van Buuren, 1995), st. mütseeli osas, mis imab mullast fosforit. Seene *G. intraradices* transporteri geeni *GiPT* ekspressiooni reguleerib fosfori kontsentratsioon nii mullas kui mükoriisettes juurtes (Maldonado-Mendoza et al., 2001). Järelikult tajub seen nii hüüfe ümbritseva mulla kui mükoriisse juure fosforikontsentratsiooni.

Taimedel on madala ja kõrge afiinsusega fosforitransporterid, mis kannavad fosforit üle taimeraku membraanide (Schachtman et al., 1998). Madala afiinsusega transporterid on ekspresseeritud konstitutiivselt (st. kogu aeg) ning toimivad, kui fosforit on keskkonnas millimolaarsetes kontsentratsioonides; kõrge afiinsusega transporterite ekspressiooni reguleeritakse vastavalt P kättesaadavusele, need toimivad mikromolaarsete P kontsentratsioonide korral (Schachtman et al., 1998).

Mõned taimede kõrge afiinsusega transporterite geenidest on spetsiifiliselt aktiveeritud mükoriisse sümbioosi korral, näiteks tomati *LePTI*, mis on mõõdukalt ekspresseeritud arbuskuleid sisaldavates rakkudes, aga ka fosforivaeguses taimede juurekarvades, juhtkimbus jm. (Rosewarne et al., 1999). Ilmselt osaleb see transporter üldisemalt

fosfori imamises mullast ja translokatsioonis. Kartuli fosforitransporteri geeni *StPT3* ekspressioon puudub täielikult mittemükoriissetel taimedel, kuid on tugevasti indutseeritud mükoriisses sümbioosis (Rausch et al., 2001). Samuti riisi fosforitransporteri geen *OzPT11* on spetsiifiliselt indutseeritud AM sümbioosis, selle ekspressioon piirdub vaid juurtega (st. valk osaleb fosfori ülekandel seenest taime, mitte fosfori imamisel mullast), suureneb mükoriisse kolonisatsiooni edenedes, kuid ei sõltu taime toitumusest ega fosfori kättesaadavusest risosfääris (Paszkowski et al., 2002). Riisi ülejäänud kuue kõrge afiinsusega P transporteri ekspressioon väheneb kolonisatsiooni suurenedes, need geenid osalevad ilmselt fosfori imamisel mullast (mittemükoriisest taimel). 'Mükoriisne' fosforitransporter on kirjeldatud veel lutsernil (*MtPT4*), see geen ekspresseerub juurtes, vastav valk esineb arbuskuleid ümbritsevas taimeraku membraanis (Harrison et al., 2002). Lisaks on teada, et AM seened mõjutavad erinevalt nende taimegeenide ekspressiooni, mis aktiveeritakse fosforivaeguse korral. Nt. lutserni (*Medicago truncatula*) kolonisatsioonil seenega *Glomus mosseae* (võrreldes kuue teise AM seenega) ilmses parim kasv ja kudede P-sisaldus koos madalaima fosforivaeguse geenide ekspressiooniga, teises äärmuses oli *Gigaspora rosea* madalaima P-sisalduse, taimekasvu ja kõrgeima P-vaeguse geenide ekspressiooniga (Burleigh et al., 2002).

AM seeneliigid ja perekonnad on väga erineva efektiivsusega mullast fosfori imamise ja taimejuurtesse transportimise osas (Jakobsen et al., 1992b; Jakobsen et al., 1992a). Mõnedel juhtudel ammutavad seened fosforit erinevaist paigust: nt. *Scutellospora calospora* ainult juure lähedalt, *Glomus caledonium* aga nii juure vahetust lähedusest kui kaugemalt (Smith et al., 2000). Samuti panustavad seeneliigid erinevalt taime poolt mullast imatavasse ja võsusse jõudvasse fosfori kogusesse, ning see panus võib olla suurem kui taime enda oma (Pearson & Jakobsen, 1993b). Seega taime fosforitransporterite ekspressioon ja osalus protsessis väheneb (Chiou et al., 2001; Paszkowski et al., 2002). Seejuures taime kasvureaktsioon seenele võib ka puududa: mükoriisest tomatitaimed ei erinenud kasvult samades mullatingimustes kasvanud mittemükoriisestest taimedest, kuid mükoriisest taimede poolt mullast imatud fosforist ligi 100 % jõudis taime AM seente vahendusel (Smith et al., 2004).

Krüoanalüütiline skaneeriv elektronmikroskoopia kombineerituna kvantifitseeriva röntgenmikroanalüüsiga on hiljuti

võimaldanud täpselt mõõta fosfori (ja muude ainete) koguseid mükoriisses juures, mille põhjal saab järeldada, et fosfori seenest taime liikumise kohtadeks on rakkudevahelised hüüfid (selle üle on kaua vaieldud) ning noored arbuskulid (kinnitab valdavat seisukohta; Ryan et al., 2003). Mis eriti huvitav, see tehnoloogia võimaldab mõõta transporditava fosfori koguseid erinevate seen-taim kombinatsioonide ning abiootiliste tingimuste korral, aga see teema ootab korralikke eksperimente.

Kas fosfori ülekanne juurevälisest juuresisesesse mütseeli toimub kogu aeg kolonisatsiooni vältel? Juuresiseses mütseelis konstitutiivselt ekspresseeruvad aluselised fosfataasid kahel AM seenel lubavad nii arvata (Aono et al., 2004).

Taimed kontrollivad teataval määral mükoriisse kolonisatsiooni ulatust (potentsiaalsetel peremeestaimedel). See sõltub muu hulgas keskkonna abiootilistest tingimustest, eriti mulla viljakusest (Smith & Read, 1997), kuigi ka väetatud põldudel on taimed mükoriissed (Daniell et al., 2001). Valguse puudumisel samuti kolonisatsiooni ei teki (Vierheilig et al., 2002). Juuresiseses AM kolonisatsiooni ulatus ei ole üheses seoses taime kasvureaktsiooniga – madal kolonisatsioon ei tähenda tingimata väikest kasvureaktsiooni (Boddington & Dodd, 1998; Smith et al., 2004).

AM kolonisatsioon suurendab taimede fotosünteesilist aktiivsust (Smith & Read, 1997). Kas seda kontrollib suurenenud 'äravoolu tugevus' (*sink strength*) või paranenud toitainete kättesaadavus? Ilmselt kujutavad erinevad seened taimede jaoks endast erinevat C-kulu allikat, samuti sama seen eri taimeliikide jaoks (Lerat et al., 2003), seda tõenäoliselt ka sõltuvalt taime ja seene kasvufaasist. Mükoriissesse juurtesse allokeeritakse 4-20% rohkem fotosünteesiprodukti kui mittemükoriissesse juurtesse (Smith & Read, 1997). Eelnevalt järelduvalt on kasu taime jaoks erinev: nt. sümbioosis kurgiga oli *Scutellospora calospora* kõige vähem efektiivne (P transport taime kulutatud C kohta; 26.2 % C respiratsioonist maa all), *Glomus caledonium* kõige enam (16.3% C respiratsioonist maa all) (Pearson & Jakobsen, 1993a).

Looduslik taimekooslus on enamasti seotud valiku erinevate seentega, nagu näitavad molekulaarsete meetoditega läbiviidud AM seenekoosluste uuringud, samuti on taimeisendid sageli asustatud erinevate seenekogumite poolt (nt. Helgason et al., 1999; Daniell et al.,

2001; Husband et al., 2002; Öpik et al., 2003). Seened omalt poolt on arvatavasti seotud üheaegselt mitme taimega, sh. erinevatest liikidest taimedega.

Looduse toimimise seisukohalt on huvitav see, kuidas erinevate omadustega seened ja taimed dünaamiliselt koos elavad. Erinevad AM seenekooslused mullas võivad anda tulemuseks väga erineva taimekasvu (Moora et al., 2004). Ka kasvureaktsiooni puudumisel võib mükoriisete taimede konkurentsivõime olla parem kui mittemükoriisetal sama liigi taimedel, mida on näidatud katsetes tomati mükoriisat mittemoodustavate mutantidega (Cavagnaro et al., 2004). Toitumisega mitte seotud mükoriiseseks efekteks on patogeenide mahasurumine, mis oli oluline kõrrelise *Vulpia ciliata* looduslike populatsioonide kasvule ja viljakusele (Newsham et al., 1995).

Kokkuvõttes, kuigi palju on teada, on mükoriisse sümbioosi kasude ja kulude dünaamika suuresti ebaselge, seda eriti ökoloogiliselt huvitavate küsimuste osas, mis said jutu alguses püstitatud. Mis muud, kui tuleb paremaid küsimusi esitada ja nutikamaid uuringuid läbi viia.

Kirjandus

- Abbott, L. K., Robson, A. D., Jasper, D. A., Gazey, C. 1992.** What is the Role of Mycorrhizal Hyphae in Soil? Rmt. Read, D. J. (toim.) *Mycorrhizas in Ecosystems*, lk. 37-41. University Press, Cambridge.
- Aono, T., Maldonado-Mendoza, I. E., Dewbre, G. R., Harrison, M. J., Saito, M. 2004.** Expression of alkaline phosphatase genes in arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* 162: 525-534.
- Bago, B. 2000.** Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226: 263-274.
- Bago, B. & Bécard, G. 2002.** Bases of the obligate biotrophy of arbuscular mycorrhizal fungi. Rmt.: Gianinazzi, S., Schüepp, H., Barea, J. M. & Haselwandter, K. (toim.) *Mycorrhizal Technology in Agriculture*, lk. 33-48. Birkhäuser, Basel.
- Bago, B., Pfeffer, P. E., Abubaker, J., Jun, J., Allen, J. W., Brouillette, J., Douds, D. D., Lammers, P. J., Shachar-Hill, Y. 2003.** Carbon export from arbuscular mycorrhizal roots

- involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. *Plant Physiol.* 131: 1496-1507.
- Boddington, C. L., Dodd, J. C. 1998.** A comparison of the development and metabolic activity of mycorrhizas formed by arbuscular mycorrhizal fungi from different genera on two tropical forage legumes. *Mycorrhiza* 8: 149-157.
- Burleigh, S. H., Cavagnaro, T., Jakobsen, I. 2002.** Functional diversity of arbuscular mycorrhizas extends to the expression of plant genes involved in P nutrition. *J. Exp. Bot.* 53: 1593-1601.
- Cavagnaro, T. R., Smith, F. A., Hay, G., Carne-Cavagnaro, V. L., Smith, S. E. 2004.** Inoculum type does not affect overall resistance of an arbuscular mycorrhiza-defective tomato mutant to colonisation but inoculation does change competitive interactions with wild-type tomato. *New Phytol.* 161: 485-494.
- Chiou, T. J., Liu, H., Harrison, M. J. 2001.** The spatial expression patterns of a phosphate transporter (MtPT1) from *Medicago truncatula* indicate a role in phosphate transport at the root/soil interface. *Plant J.* 25: 281-293.
- Daniell, T. J., Husband, R., Fitter, A. H., Young, J. P. W. 2001.** Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops. *FEMS Microbiol. Ecol.* 36: 203-209.
- Dodd, J. C., Boddington, C. L., Rodriguez, A., Gonzales-Chavez, C., Manzur, I. 2000.** Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant Soil* 226: 131-151.
- Francis, R., Read, D. J. 1995.** Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Can. J. Bot.* 73: 1301-1309.
- Harrison, M. J., Dewbre, G. R., Liu, J. 2002.** A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell* 14: 2413-2429.
- Harrison, M. J., van Buuren, M. L. 1995.** A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* 378: 626-629.
- Hart, M. M., Reader, R. J. 2002.** Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 153: 335-344.

- van der Heijden, M. G. A. 2002.** Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search for underlying mechanisms and general principles. Rmt.: van der Heijden, M. G. A. & Sanders, I. R. (toim.) *Mycorrhizal Ecology*, lk. 243-265. Springer-Verlag, Berlin.
- Helgason, T., Fitter, A. H., Young, J. P. W. 1999.** Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising *Hyacinthoides non-scripta* (bluebell) in a seminatural woodland. *Mol. Ecol.* 8: 659-666.
- Husband, R., Herre, E. A., Turner, S. L., Gallery, R., Young, J. P. W. 2002.** Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Mol. Ecol.* 11: 2669-2678.
- Jakobsen, I., Abbott, L. K., Robson, A. D. 1992a.** External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1: Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytol.* 120: 370-380.
- Jakobsen, I., Abbott, L. K., Robson, A. D. 1992b.** External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 2: Hyphal transport of ³²P over defined distances. *New Phytol.* 120: 509-516.
- Johansen, A., Jakobsen, I., Jensen, E. S. 1994.** Hyphal N transport by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus associated with cucumber grown at three nitrogen levels. *Plant Soil* 159: 1-9.
- Klironomos, J. N. 2003.** Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292-2301.
- Lerat, S., Lapointe, L., Gutjahr, S., Piche, Y., Vierheilig, H. 2003.** Carbon partitioning in a split-root system of arbuscular mycorrhizal plants is fungal and plant species dependent. *New Phytol.* 157: 589-595.
- Maldonado-Mendoza, I. E., Dewbre, G., Harrison, M. 2001.** A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Mol. Pl.-Micr. Int.* 14: 1140-1148.
- Miranda, J. C. C., Harris, P. J. 1994.** Effects of soil phosphorus on spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 128: 103-108.

- Moora, M., Öpik, M., Sen, R., Zobel, M. 2004.** Rare vs. common *Pulsatilla* spp. seedling performance in soils from contrasting native habitats. *Func. Ecol.* trükis.
- Newsham, K. K., Fitter, A. H., Watkinson, A. R. 1995.** Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *J. Ecol.* 83: 991-1000.
- Olsson, P. A., Jakobsen, I., Wallander, H. 2002a.** Foraging and resource allocation strategies of mycorrhizal fungi in a patchy environment. Rmt.: van der Heijden, M. G. A. & Sanders, I. R. (toim.) *Mycorrhizal Ecology*, lk. 93-115. Springer-Verlag, Berlin.
- Olsson, P. A., van Aarle, I. M., Allaway, W. G., Ashford, A. E., Rouhier, H. 2002b.** Phosphorus effects on metabolic processes in monoxenic arbuscular mycorrhiza cultures. *Plant Physiol.* 130: 1162-1171.
- Olsson, P. A., Wilhelmsson, P. 2000.** The growth of external AM fungal mycelium in sand dunes and in experimental systems. *Plant Soil* 226: 161-169.
- Öpik, M., Moora, M., Liira, J., Kõljalg, U., Zobel, M., Sen, R. 2003.** Divergent arbuscular mycorrhizal fungal communities colonize roots of *Pulsatilla* spp. in boreal Scots pine forest and grassland soils. *New Phytol.* 160: 581-593.
- Paszkowski, U., Kroken, S., Roux, C., Briggs, S. P. 2002.** Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 13324-13329.
- Pearson, J. N., Jakobsen, I. 1993a.** Symbiotic exchange of carbon and phosphorus between cucumber and three arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 124: 481-488.
- Pearson, J. N., Jakobsen, I. 1993b.** The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labelling with ³²P and ³³P. *New Phytol.* 124: 489-494.
- Rausch, C., Daram, P., Brunner, S., Jansa, J., Laloi, M., Leggewie, G., Amrhein, N., Bucher, M. 2001.** A phosphate transporter expressed in arbuscule-containing cells in potato. *Nature* 414: 462-466.

- Rosewarne, G. M., Barker, S. J., Smith, S. E., Smith, F. A., Scachtman, D. P. 1999.** A *Lycopersicon esculentum* phosphate transporter (LePT1) involved in phosphorus uptake from a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 144: 507-516.
- Ryan, M. H., McCully, M. E., Huang, C. X. 2003.** Location and quantification of phosphorus and other elements in fully hydrated, soil-grown arbuscular mycorrhizas: a cryo-analytical scanning electron microscopy study. *New Phytol.* 160: 429-441.
- Schachtman, D. P., Reid, R. J., Ayling, S. M. 1998.** Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol.* 116: 447-453.
- Schüßler, A., Schwarzott, D., Walker, C. 2001.** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.
- Smith, F. A., Jakobsen, I., Smith, S. E. 2000.** Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. *New Phytol.* 147: 357-366.
- Smith, S. E., Read, D. J. 1997.** *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London.
- Smith, S. E., Smith, F. A., Jakobsen, I. 2004.** Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol.* 162: 511-524.
- Vierheilig, H., Bago, B., Lerat, S., Piche, Y. 2002.** Shoot-produced, light-dependent factors are partially involved in the expression of the arbuscular mycorrhizal (AM) status of AM host and non-host plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 165: 21-25.