

Eesti Looduseuurijate Selts
Tartu Ülikooli botaanika ja ökoloogia instituut
Tartu Ülikooli geoloogia instituut

VALE TEOORIA
SCHOLA BIOTHEORETICA XXXI

Tartu 2005

Toimetajad: Maarja Öpik, Ingmar Tulva, Ivar Puura
Kaanekujundus: Triinu Mänd ja Pille Mänd
Toimetuse kolleegium: Pille Mänd, Aveliina Helm, Tsipe Aavik, Virve Sõber

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 Järvelja – SEADISTUMINE
- VIII 1982 Puhtu – KÄITUMISE TEOORIA
- IX 1983 Haeska – RAKU TEOORIA
- X 1984 Rõuge – ORGAANILISE VORMI TEOORIA
- XI 1985 Aakre – STOHASTILISED 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
- XXXI 2005 Kaisma – VALE TEOORIA

© Eesti Looduseuurijate Selts 2005 ISBN 9985-9591-1-6
Kogumik ilmus Keskkonnainvesteeringute Keskuse toetusel.

Sisukord

- Kalevi Kull*. Eksimine on elulik, ehk elusad on need, kes eksida saavad, 5
- Ivar Puura*. Vale evolutsioonilisi aspekte, 8
- Peeter Lorents*. Vale olemuse matemaatilised aspektid, 16
- Talis Bachmann*. Valetema domeene teaduslikus psühholoogias ja kognitiivses neuroteaduses, 41
- Renata Sõukand*. Platseebo – kelle jaoks vale? 56
- Vello Reeben, Mati Reeben*. Homöopaatia – vale või kõrgkoherentse kiirguse spetsiifika? 62
- Mart Viikmaa*. Tõde ja vale pseudogeenidest, 68
- Raik-Hiio Mikelsaar*. Õiged ja valed nukleotiidipaarid, 73
- Maarja Õpik*. Pettus kooselus – näiteid mükoriisestest suhetest, 77
- Kurmo Konsa*. Valed loomad ehk olendid, keda pole, 86
- Thomas Sebeok*. Kas loomad oskavad valetada? 93
- Timo Maran*. Mimikri ja petturi aktiivsus, 99
- Kristjan Piirimäe, Juhan Javoiš*. Ühe sõnaga kaks valet: "topeltmimikri" nõmmevaksiku (*Calamagropteryx arundinata* Weis.) munemisel, 106
- Ave Lind, Ants-Johannes Martin*. Mürmekofiilid – sipelgate sõbrad, vaenlased või targad manipuleerijad, 110
- Reet Karise*. Ausus ja valetamine taime-putuka suhetes, 115
- Aveliina Helm*. Tõsi tõuseb, vale vajub. Pettusest ja sohist teaduses, 121
- Juhan Javoiš*. Korrektne vale teaduses, 128
- Kalevi Kull*. Vale teooria: falsifitseeritavuse iseärasustest bioloogias, 130
- Linda Kongo*. Carl Friedrich Schmidt – Kaismalt pärit looduseuurija, 134

Pettus kooselus – näiteid mükoriissetest suhetest

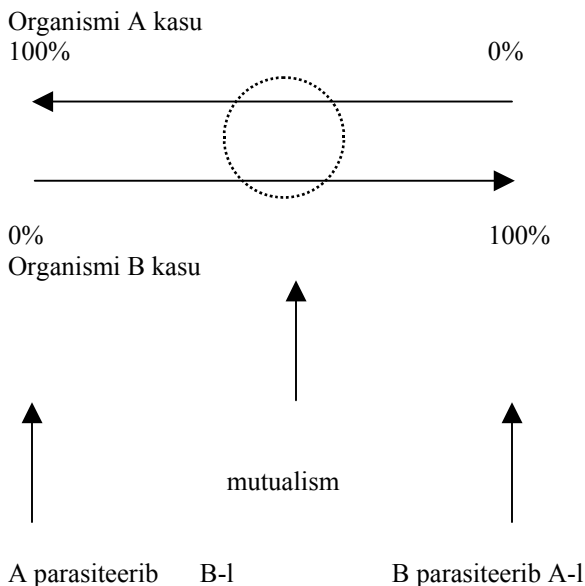
Maarja Öpik

Mutualism

Vastastikku kasulikku kooselu – mutualistlikku sümbioosi – võib majandusteoorias lähtuvalt käsitleda kui tasakaalustatud vastastikust parasitismi ehk elukorraldust partnerite vahel ressursside või kaupade vahetamiseks. Bioloogilise turu (*biological market*) kontseptsioon eeldab, et liigi indiviididele võib olla kasulikum spetsialiseeruda ühe ressursi omandamisele (nt olla efektiivne süsiniku siduja) ning teiste saamiseks tegelda kaubavahetusega (nt mullast vee ja mineraalainete saamiseks). Seega partnerile pakutakse suhteliselt odavalt toodetavat ressursi vahetuseks sellis(t)e vastu, mida on ise suhteliselt kallim või võimatu toota. Selline mudel ennustab, et mutualistlikud suhted on levinumad olukordades, kus ressursside vahetamise hind on suhteliselt madal ning võimalus tagada õiglast kauplemist on suhteliselt suur, st petturite hind süsteemis on väike (Schwartz & Hoeksema 1998; Bronstein 2001). On väidetud, et mutualistliku suhte püsimiseks peaksid olemas olema mehhanismid, mis võimalikke pettureid eemal hoiaksid ning sunniksid partnereid püsima mõlemale poolele kasulikul teel (vt Bronstein 2001).

Mutualismi võib käsitleda ka kui keskteed kahe äärmuse vahel, kus organism A on täielikult parasiitne organismil B; ning organism B on täielikult parasiitne organismil A (Joonis 1; Bidartondo & Bruns 2005; vt ka Egger & Hibbett 2004).

Kui ühe partneri efektiivsus sümbiondina tahtlikult või tahtmatult langeb, siis kooselu kulukus tõuseb teise partneri jaoks. Sellist seisundit võib nimetada parasitismiks, petmiseks, ärakasutamiseks jne. Erinevusi ärakasutamise (*exploitation*) viiside vahel käsitleb Bronstein (2001). On küllalt ilmne, et samm mutualismist ühele partnerile ebasoodsa suhteni on väike ja tasakaal nende seisundite vahel õrn. Samuti ei pruugi tegelikes looduslikes olukordades pettuse kindlakstegemine olla lihtne, kuna eeldab teadmist kummagi poole kasudest ja kuludest. Lisaks toitainetele aga võib saadavaks kasuks (ressursiks) olla ka sümbiondile



Joonis 1. Mutualism kui kesktee kahe võimaliku parasitismiseisundi vahel kooselavate organismide A ja B puhul.

kaitse pakkumine patogeenide eest, kasvuruum (nišš) vm, mida on hoopiski keerukam mõõta.

Mükoriisa

Mükoriisse sümbioosi – taimejuure ja mullaseene kooselu – peamiseks toimimise aluseks on toitainete vahetus sümbioosipartnerite vahel. Enamuse mükoriisatüüpide puhul varustab taim seen fotosünteesil fikseeritud süsinikuga ning seen taime mullast imatud vee ja mineraalainetega (Smith & Read 1997). Seejuures võib seenpartner täielikult sõltuda taime poolt pakutavast süsinikust energiaallikana, st seen on võimetu keskkonnast süsinikku omastama – nii on see arbuskulaarset mükoriisat moodustavate seente puhul hõimkonnast *Glomeromycota*. Teisi mükoriisatüüpe moodustavatel seentel (valdavalt kott- ja kandseened) võib olla teatav võime iseseisvaks saprotroofseks kasvuks. Seega on seenpartnerite suutlikkus ise omastada ressursi, mida sümbioosis vahetuskaubaks soovitakse saada, erinev.

Enamus mükoriiseseid taimpartnereid on samuti suutelised mullast vett ja mineraalaineid omastama, kuid looduslikes tingimustes eelistavad nad seda teha mükoriisaseente vahendusel. Taimede efektiivsus mineraalaineid mullast imada on samuti erinev, sõltudes juurestiku ehitusest (peened hästi harunevad juured kõrrelistel vs jämedamad vähe harunenud, nn. magnolioidsed juured, juurekarvade hulk). Mükoriisse kolonisatsiooni tulemusena võib taim välja lülitada fosfori transpordi läbi juurekarvade ja epidermi, jättes kogu või suure osa tööst seene teha (Smith jt 2004).

Eranditeks kahepoolse ressursivahetusega mükoriisasuhetele on sümbioosid klorofüllita taimedega ning paljude orhideede idanemisjärgud, kus oletatavasti nii süsinik kui mineraalained liiguvad vaid ühes suunas – seenelt mittefotosünteesivale taimele. Selliseid seoseid võib käsitleda parasitismina või epiparasitismina, kui seen on samal ajal sümbioosis rohelise taimega, millelt süsinik tegelikult pärineb. Kuna pole päris üheselt selge, et seen teda näiliselt ärakasutavalt mittefotosünteesivalt taimelt mitte mingit vastutasu ei saa, kasutatakse neutraalsemat terminit ‘mükoheterotroof’ taimede kohta, mis ise ei fotosünteesi ja saavad oma energia sümbiontselt seenelt. Kui mükoheterotroofne taim on tõeline pettur, siis petetuteks süsteemis on rohelised taimed, mis on ühenduses mükoheterotroofiga läbi seenemütseeli, kuna nende poolt seenele antud C liigub osaliselt kolmandale osapoolele (Sanders 2003). Siinkohal võib aga küsida, kas mükoheterotroofne taim pakub oma kooselupartnerile mingeid teisi väärtusi peale C. Roheliste orhideede seas on lisaks veel ‘miksotroofe’, mis energiaallikana kasutavad nii fotosünteesil fikseeritavat kui sümbiontselt seenelt saadavat süsinikku (Bidartondo jt 2004; Julou jt 2005).

Sümbioosi bilanss AM sümbioosis

Arbuskulaar-mükoriisne partnerlussuhe on ideaalis mõlemale poolele kasulik. Tegelikusest on näiteid, kus see ilmselt nii ei ole. Tubaka kangumistõve põhjustajat otsides selgus, et selleks on arbuskulaarset mükoriisat moodustav seen *Glomus macrocarpum* (Modjo & Hendrix 1986). Katsetest on teada, et AM seeneliigid ja isolaadid erinevad oma võimekuselt varustada taimi toitainetega (Jakobsen jt 1992). Ka võib

seente ülalpidamiskulu (taimelt seenele eksporditud süsiniku hulk) olla erinev (Pearson & Jakobsen 1993). Nii on taimede ja seente funktsionaalsetest omadustest sõltuvalt mõned taim-seen suhted taimele kasulikumad kui teised (van der Heijden jt 1998; Moora jt 2004). Taime biomassina mõõdetav arbuskulaar-mükoriisse sümbioosi efekt varieerub ulatuslikult samal taimeliigil kooseluse erinevate seentega ning sama seeneliigi kooselu puhul erinevate taimeliikidega (Hart & Klironomos 2002). Varieeruvust biomassi teljel kirjeldatakse kui taimeliigi mükoriisset sõltuvust (*mycorrhizal dependency*), mis iseloomustab mükoriisse taime kasvu võrreldes sama liigi mittemükoriisete taimedega. Mükoriisne sõltuvus varieerus 25 lubjarikka niidu taimeliigil, ulatudes -60 % vesihaljal tarnal (*Carex flacca*) kuni +100% aasristikul (*Trifolium pratense*; van der Heijden 2002).

Arbuskulaar-mükoriisne sümbioos on vähemalt teatud määral tingimuslik, st seen kolonisatsiooni ulatus juures sõltub ressurside kättesaadavusest keskkonnas taimpartneri jaoks ehk siis sellest, kui võrd on taimele kasulikum ülal pidada seent hea mineraaltoitumuse hoidmiseks või on toitained piisavalt ning sümbiondile maksmine oleks lisakulu.

On teada, et kõrge fosforisisaldusega (st heas mineraaltoitumuses) taimedel on AM kolonisatsioon väiksem või puudub, madalama fosfori tasemega kaasneb ulatuslikum kolonisatsioon seene poolt (Smith & Read 1997). Sellest seaduspärast on ka kõrvalekaldeid, nt ülalmainitud *Glomus macrocarpum* (Modjo & Hendrix 1986) säilitab ulatusliku juurte kolonisatsiooni ka hästi väetatud põllul, mis võib olla ka selle seene taimekasvu pidurdava mõju seletuseks.

Kõrge P sisaldusega taimede juureeritised stimuleerivad vähem hüüfide kasvu mullas ja ei stimuleeri kolonisatsiooni arengut; madala P sisaldusega taimede juureeritised stimuleerivad hüüfide harunemist, kasvu ja juurte kolonisatsiooni (Vierheilig 2004). Siin tunduvad flavonoidid suurt rolli mängivat. Kõrge P tingimustes akumuleerub medikarpiin, mis inhibeerib eoste idanemist ja hüüfide kasvu; madala P sisalduse juures seene olemasolul akumuleeruvad kumestool ja daidseiin (stimuleerivad hüüfide kasvu ja juure kolonisatsiooni), formononetiin ja medikarpiin vähenevad (Vierheilig 2004). Seega seene

olemasolul juure läheduses muutub juures flavonoidide muster, et soodustada kolonisatsiooni ning sõltuvalt P-staatusest reguleerib taim flavonoidide produktsiooni, et kontrollida kolonisatsiooni ulatust.

Ka valgustingimused, ehk taime võime fotosünteesida, mõjutavad mükoriisse kolonisatsiooni ulatust. Pimedas kasvanud oa (*Phaseolus vulgaris*) taimede juurtes olid vaid moondunud seenehüüfid välimistes rakukihtides, kusjuures valges kasvanud taimede juured olid ulatuslikult koloniseeritud (Vierheilig jt 2002).

Toitainetevood partnerite vahel muutuvad partnerite elukäigu vältel, kuna ressursivajadus ja eksporditava ressursi pakkumise võime võivad tunduvalt erineda. Süsiniku-fosfori bilanssi on põhjalikumalt kirjeldatud kevadisel geofüüdil *Hyacinthoides non-scripta*, millel on fotosünteesivad lehed vaid paari kuu vältel aastas, uute juurte kasvamise aeg aga langeb sügisele ja talvele, mil taim ei fotosünteesi. Taime aastane fosforibilanss saab tasakaalu ainult tänu mükoriisesele fosforitranspordile, mis toimub ka siis, kui taimel lehti ei ole ja kasutatakse vaid varuainetena sibulas säilitatud energiat (Merryweather & Fitter 1995a, 1995b). Nii võib pikema ajaperioodi vältel sümbioosi bilanss olla tasakaalus, kuigi konkreetset hetket võib tunduda, et üks partneritest parasiteerib teisel.

AM kolonisatsiooni geneetiline regulatsioon

Arbuskulaar-mükoriisses (AM) sümbioosis kontrollib taim seene kolonisatsiooni ulatust oma juurtes, võides seda nii 'lubada' kui takistada. Taimejuure koloniseerimiseks seene poolt on vajalik mitmete taimegeenide aktivatsioon (vt Parniske 2004 ülevaade): nõiahamba *Lotus japonicus* sümbioosigeenide *LjSYM4* ja *LjSYM15* mutantidel on takistatud seenehüüfide sisenemine juure koorkihi sisemise osa rakkudesse; herne *Pisum sativum* *PsSYM36* mutantidel moodustuvad tavapäraste tihedalt harunenud arbuskulite (seene taimerakku sisenev organ, mis on peamiseks sümbioosipartnerite vahel toitainete vahetamise kohaks) asemel ainult tõnksid harud ning arbuskuleid ümbritsev taimerakumembraan ei näita ATPaasset aktiivsust, mis viitab sellele, et transpordi üle selle membraani ei toimu. Samuti on taimel geene, mis kontrollivad seene kolonisatsiooni ulatust: *har1* mutantidel (HAR1 – *hypernodulation and aberrant root formation receptor kinase*,

kontrollib juuremügarate arvu sümbioosis mügarbakteritega) on suurem mükoriisse kolonisatsiooni ulatus; varase nodulatsiooni geeni *ENOD40* üleekspressioon viib suurema arvu arbuskulite tekkele. Ülaltoodu jätab mulje, et peamiselt kontrollib kooselu taimpartner ja peltusele vähemalt seene poolt justkui ruumi ei jää.

Mükoheterotroofia

Klorofüllita taimed võivad moodustada arbuskulaarset (taimed: *Burmanniaceae*, *Gentianaceae*, *Corsiaceae*, *Polygalaceae*; seened: *Glomeromycota*), monotropoidset (taimed: *Monotropaceae*; seened: *Basidiomycota*) või orhidoidset mükoriisat (taimed: *Orchidales*; seened: *Basidiomycota*; Leake 1994; Smith & Read 1997; Bidartondo 2005).

Arbuskulaar-mükoriisse sümbioosi esinemist on mõnedel mittefotosünteesivatel taimedel kaua oletatud, toetudes kolonisatsiooni morfoloogiale (Leake 1994). Esmakordselt määrati arbuskulaar-mükoriissed seened troopiliste epiparasiitsete taimede juurtes perekondadest *Voyria*, *Voyriella* ja *Arachnitis* kasutades tuuma ribosoomi geenide järjestusi (Bidartondo jt 2002). Kui roheliste taimede ühe isendi juuri koloniseerib sageli hulk AM seeneliike samaaegselt ning taimeliiki võivad koloniseerida paljud seeneliigid (nt Öpik jt 2003), siis antud taimeliigid olid koloniseeritud vaid ühe seeneliigi poolt, kuigi ümbritsevas koosluses oli AM seeni rohkem (Bidartondo jt 2002). Seega võib siin oletada spetsiifilise funktsionaalse interaktsiooni olemasolu, mis võib põhineda nende seeneliikide erilisel võimel süsinikku seenest taime 'tagasi' transportida – see aga on praegu puhas spekulatsioon. Klorofüllita AM taimed tõenäoliselt arenesid fotosünteesivatest AM taimedest, kuigi olemasolevate mükoheterotroofsete liikide fotosünteesivaid lähisugulasi pole teada (Bidartondo 2005).

Monotropoidset mükoriisat on tunduvalt põhjalikumalt uuritud kui klorofüllita AM taimi, kuid ka siin pole palju selgust. Küllalt kindlalt võib väita, et kõik monotropoidset mükoriisat moodustavad mittefotosünteesivad taimed evolutsioneerusid fotosünteesivatest taimedest, mis olid sümbioosis ektomükoriisette seentega, mis erinevalt tavapärasest sisenesid ka juure epidermi rakkudesse (nagu tänapäevased arbustoidne ja püroloidne mükoriisa; Bidartondo 2005). Seega

ektomükoriisse sümbioosi edukad ärakasutajad arenesid mutualistidest, kusjuures kolme partneriga kooselu – kaks fotosünteesivat taime (arbutoidne/püroloidne ning ektomükoriisne) ja ektomükoriisne seen – nihkus epiparasitismi suunas (Bidartondo 2005). Analoogne evolutsioonistsenaarium esineb orhidoidse mükoriisa puhul: rohelised orhideed on koloniseeritud ektomükoriisete seente poolt ja on kõige tõenäolisemalt eellasteks mittefotosünteesivatele orhideerühmadele. Huvitav aspekt selliste sümbiooside juures on, et ekspluateeriv organism ei koloniseeri ekspluateeritavat, vaid on ise selle poolt koloniseeritud, mis viitab manipuleerimisele (Bidartondo 2005).

Ka enamus rohelisi orhideesid on idanemise faasis mükoheterotroofsed, kuid seenpartneriteks on sellisel juhul saprotroofsed/nekrotroofsed seened (*Ceratobasidium*, *Thanatephorus*; Smith & Read 1997), mis ei koloniseeri mittefotosünteesivate orhideede juuri. Seega on alust arvata, et mükoheterotroofne kooselu nende saprotroofsete seentega ei võimalda taimedel elutsükli täielikku läbimist (Bidartondo 2005).

Kõigi mükoriisete klorofüllita taimede puhul võib oletada, et süsiniku liikumise suund on vastupidine tavapärasel mükoriisis suhtes toimivale, st seenelt taimele, kusjuures süsinik eeldatavasti pärineb teiselt, roheliselt (fotosünteesivalt) taimelt. Katsetes on näidatud süsiniku liikumist autotroofsest taimest seenemütseeli vahendusel heterotroofsesse taime. Kase võsude märgistamisel $^{14}\text{CO}_2$ -ga ilmus märgis klorofüllita sambla *Cryptothallus* neisse tallustesse, mis olid koloniseeritud seene *Tulasnella* hüüfidega (see seen moodustas kasega ektomükoriisat), kuid mitte värskest katsesüsteemi asetatud või läbilõigatud hüüfidega tallustesse (Bidartondo jt 2003). Samuti looduslike seentega mükoriisse kõdu-koralljuure (*Corallorhiza trifida*) ning samade seentega ektomükoriisat moodustava kase (*Betula pendula*) või pajuga (*Salix repens*) katsetes ilmus ^{14}C märgis orhideetaimes. Vahetult enne süsinikuga märgistamist süsteemi lisatud orhideetaimesse, millel ilmselt ei olnud jõudnud areneda neid rohelise taimega ühendavat seenemütseeli, märgist ei ilmunud (McKendrick jt 2000).

Süsiniku seenest taime liikumise füsioloogiline mehhanism on seni teadmata. See võib toimuda seene kudede lagunemisel, membraanide

lekkimisel (massivoolu abil) või mõnel muul moel (Bidartondo 2005). C omandamine taime poolt võib sõltuda taime võimest sünteesida ühendeid, mis ei ole seenele ruumiliselt ja/või keemiliselt kättesaadavad.

Süsiniku liikumine seene kaudu rohelistesse taimedesse on vaieldav, kuigi vastavaid katseid on tehtud mitmeid. Arbuskulaar-mükoriisete taimede puhul on küllalt selgelt näidatud, et süsinik jääb seeneorganitesse ega liigu märkimisväärtes kogustes seenest taime. Isegi kui märgis ilmub teise taime juurtes, viitab see vaid sellele, et seen kasutab taimelt saadud süsinikku vastavalt vajadusele oma mütseeli erinevates osades, sh teist taime koloniseerivates organites (Fitter jt 1998).

- Bidartondo M.I. & Bruns T.D. 2005. On the origins of extreme mycorrhizal specificity in the Monotropeoideae (Ericaceae): performance trade-offs during seed germination and seedling development. *Molecular Ecology* 14: 1549-1560.
- Bidartondo M.I., Bruns T.D., Weiß M., Sergio C. & Read D.J. 2003. Specialized cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort. *Proceedings of the Royal Society of London - Biological Sciences* 270: 835-842.
- Bidartondo M.I., Burghardt B., Gebauer G., Bruns T.D. & Read D.J. 2004. Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liasions between the forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London - Biological Sciences* 271: 1799-1806.
- Bidartondo M.I., Redecker D., Hijri I., Wiemken A., Bruns T.D., Dominguez L., Sérscic A., Leake J.R. & Read D.J. 2002. Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 419, 389-39.
- Bronstein J.L. 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters* 4: 277-287.
- Egger K.N. & Hibbett D.S. 2004. The evolutionary implications of exploitation in mycorrhizas. *Canadian Journal of Botany* 82: 110-1121.
- Fitter A.H., Graves J.D., Watkins N.K., Robinson D. & Scrimgeour C. 1998. Carbon transfer between plants and its control in networks of arbuscular mycorrhizas. *Functional Ecology* 12: 406-412.
- Hart M.M. & Klironomos J.N. 2002. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. Rmt: *Mycorrhizal Ecology* (toim. van der Heijden M.G.A.). Berlin: Springer, 225-242.
- Jakobsen I., Abbott L.K. & Robson A.D. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1: Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist* 120: 370-380.
- Julou T., Burghardt B., Gebauer G., Berveiller D., Damesin C. & Selosse M.A. 2005. Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green

- individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium*. *New Phytologist* 166: 639-653.
- Leake J.R. 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist* 127: 171-216.
- McKendrick S.L., Leake J.R. & Read D.J. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytologist* 145: 539-548.
- Merryweather J. & Fitter A. 1995a. Arbuscular mycorrhiza and phosphorus as controlling factors in the life history of *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. *New Phytologist* 129: 629-636.
- Merryweather J. & Fitter A. 1995b. Phosphorus and carbon budgets: mycorrhizal contribution in *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. under natural conditions. *New Phytologist* 129: 619-627.
- Modjo H.S. & Hendrix J.W. 1986. The mycorrhizal fungus *Glomus macrocarpum* as a cause of tobacco stunt disease. *Phytopathology* 76: 688-691.
- Moora M., Öpik M., Sen R. & Zobel M. 2004. Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology* 18: 554-562.
- 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 Phytologist* 160: 581-593.
- Parniske M. 2004. Molecular genetics of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology* 7: 414-421.
- Pearson J.N. & Jakobsen I. 1993. Symbiotic exchange of carbon and phosphorus between cucumber and three arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 124: 481-488.
- Sanders I.R. 2003. Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Trends in Plant Science* 8: 143-145.
- Schwartz M.W. & Hoeksema J.D. 1998. Specialization and resource trade: biological markets as a model of mutualisms. *Ecology* 79: 1029-1038.
- Smith S.E. & Read D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. London: Academic Press.
- 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 Phytologist* 162: 511-524.
- 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: *Mycorrhizal Ecology* (toim. van der Heijden M.G.A. & Sanders I.R.). Berlin: Springer, 243-265.
- van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A. & Sanders I.R. 1998. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.

- Vierheilig H. 2004. Regulatory mechanisms during the plant – arbuscular mycorrhizal fungus interaction. *Canadian Journal of Botany* 82: 1166-1176.
- Vierheilig H., Bago B., Lerat S. & Piché 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. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165: 21-25.

Valed loomad ehk olendid, keda pole

Kurmo Konsa

Looduses realselt eksisteerivate loomade kõrval on alati olemas olnud ka inimese kujutlusvõime poolt loodud olendid (*imaginary beings, fantasy beings*).

Selliste olendite tähistamiseks on alates 17. sajandist kasutatud termineid: *imepärased, muinasjutulised, müütilised, väljamõeldud, fantastilised, imaginaarsed, kujuteldavad*. Mõistet *koletised* kasutatakse rohkem grotesksete ja hübriidsete olendite kohta, näiteks heraldikas. Alates esimestest koopaseintele maalitud kujutistest ja lõpetades tänapäevaste Godzilla filmide elukatega on erinevad väljamõeldud loomad olnud inimkultuuri lahutamatuks koostisosaks. Nad leiavad kujutamist kirjanduses, kunstis, folklooris, müütides, religioonis. Tänapäeval leiame kujuteldavaid organisme nii arvutimängudes, teaduslikes töödes, kunstiprojektides kui ka mujal meie ümber.

Fantaasiaolendid mängivad olulist osa kõikide rahvaste folklooris, sellistena võib neid käsitleda lausa üldnimliku universaalina. Kunstiteadlased väidavad, et selliste väljamõeldud olendite teke on samastatav esimeste tsivilisatsioonide tekkega (Mode 1973). Kui jätta kõrvale mõneti problemaatilised koopajoonistused, millede tõlgendused on kaugel ühetimõistetavusest, siis pärinevad esimesed kindlad tõendid fantastilistest olenditest tõepoolest esimestest tsivilisatsioonidest Egiptusest, Mesopotaamiast ja Induse jõe kultuurist. Tundub, et sellised olendid on arenenud tõesti koos inimese eneseteadvuse ja tsivilisatsiooniga.