



Mikorizu simbioze jūras piekrastes augiem un tās iespējamā adaptīvā nozīme

**Promocijas darbs
bioloģijas doktora zinātniskā grāda iegūšanai
augu fizioloģijas apakšnozarē**

Darba autors: Ieva Druva-Lūsīte

Darba vadītājs: *Dr. hab. biol.*, prof. Ģederts Ieviņš

Rīga 2010



Promocijas darbs izstrādāts ar Latvijas Zinātnes padomes, Latvijas Universitātes un Eiropas Savienības struktūrfondu atbalstu

KOPSAVILKUMS

Darba mērķis – analizējot jūras piekrastes augu mikorizu simbiozes kvantitatīvos un kvalitatīvos aspektus saistībā ar vides faktoru izmaiņām un augu fizioloģisko stāvokli, noskaidrot mikorizu simbiozes iespējamo adaptīvo nozīmi. Pētījumi veikti dabiskajās augu augšanas vietās ar 29 jūras piekrastes sugām. Visām pētītajām jūras piekrastes biotopu augu sugām sakņu paraugos novērotas mikorizu simbiozei raksturīgas struktūras. Par nemikorizālām uzskatītu augu sugu sakņu paraugos atklāti arbuskulārās mikorizas sēnēm specifiski DNS fragmenti. Dažādām jūras piekrastes augu sugām novērotas krasi atšķirīgas mikorizu simbiozes intensitātes pakāpes un dažādas anatomiskās struktūras, kas liecina par konkrēto simbiotisko mijiedarbību funkcionālajām īpatnībām. Mitro piejūras biotopu augu sugām raksturīgas salīdzinoši lielākas mikorizu simbiozes intensitātes izmaiņas pa gadiem un starp vietām ar dažādiem mikrovides apstākļiem nekā sauso piejūras biotopu augu sugām. Mikorizu simbiozes kolonizācijas intensitātes un frekvences izmaiņas veģetācijas sezonas laikā ir saistītas gan ar saimniekauga augšanas un attīstības īpatnībām, gan ar vides abiotisko faktoru ietekmi. Vides faktoru ietekme īpaši izpaužas salīdzinoši mitro piejūras biotopu augiem, kur simbiozei daļēji nelabvēlīgi apstākļi ir applūšana ar ūdeni un augsnes sāļuma palielināšanās. Piekrastes augu fotosintēzes parametri būtiski mainās gan veģetācijas sezonas laikā, gan vides apstākļu izmaiņu ietekmē. Nevar konstatēt tiešu mikorizu simbiozes saistību ar augu vitalitāti un fotosintēzes veikspēju. Krasi heterogēnos jūras piekrastes biotopu apstākļos, it īpaši, sāļajā mitrājā, mikorizu simbioze saistīta galvenokārt ar augu izturības veicināšanu.

ABSTRACT

The aim of the study was to search for putative adaptive character of mycorrhizal symbiosis by analyzing both quantitative and qualitative aspects of mycorrhizal symbiosis in coastal plants. The study was performed in natural conditions with 29 coastal plant species. Structures characteristic for mycorrhizal symbiosis were found in roots of all species from different coastal habitats. Even in roots of so called non-mycorrhizal species DNA fragments specific for arbuscular mycorrhiza-forming fungi were found. Highly variable intensity of mycorrhizal symbiosis as well as different anatomical structures were found for various coastal species indicating functional specificity of particular symbiotic relationships. More significant differences in intensity of mycorrhizal symbiosis between years and sites were found for coastal marsh species as compared to species from relatively dry habitats. Changes of both intensity and frequency of mycorrhizal colonization within the vegetation season were related both to developmental features of the host plant as well as to effect of abiotic environmental factors. Influence of environmental factors was especially pronounced for plants from relatively moist coastal habitats, with soil flooding with seawater and increase in soil salinity as the factors most unfavourable for symbiosis. Photosynthesis-related parameters significantly changed within the vegetation season as well as due to local changes in environmental conditions. No direct relationship between plant vitality and photosynthetic performance was found. In highly heterogeneous conditions of coastal habitats, as in the salt marsh, mycorrhizal symbiosis is mostly related to stimulation of plant tolerance.

SATURS

1. Ievads	6
2. Literatūras apskats	8
2.1. Jūras piekrastes ekosistēma	8
2.1.1. Jūras piekrastes biotopi	8
2.1.2. Jūras piekrastes augu daudzveidība	9
2.1.3. Vides apstākļu komplekss jūras piekrastē	10
2.1.3.1. Ūdens režīms: sausums un applūšana	11
2.1.3.2. Temperatūra un apgaismojums	11
2.1.3.3. Paaugstināts sāļums	12
2.1.3.4. Augsnes un minerālās barošanās īpatnības	12
2.1.3.5. Apbēšana ar smiltīm un erozija	13
2.2. Augu adaptācijas eksistencei mainīgos (heterogēnos) vides apstākļos	14
2.2.1. Fenotipiskais plastiskums	14
2.2.2. Klonālie augi	15
2.2.3. Bioķīmiskās aizsargreakcijas	16
2.2.4. Simbiotiskās mijiedarbības	18
2.3. Mikorizu simbioze	19
2.3.1. Mikorizas pētījumu vēsture un tās attīstība	20
2.3.1.1. Mikorizu atklāšanas vēsture	20
2.3.1.2. Galvenie pētījumu virzieni pasaulē	21
2.3.1.3. Pētījumi Baltijā un Latvijā	23
2.3.2. Mikorizu evolūcija un mikorizas definīcija	25
2.3.3. Mikorizu veidi, to struktūras un nozīme	30
2.3.4. Mikorizas dažādos biotopos	38
2.3.5. Arbuskulārās mikorizas nozīme augu augšanā un attīstībā	42
2.3.5.1. Signāli un mehānismi simbiozes izveidošanai	42
2.3.5.2. Augu minerālās barošanās veicināšana	47
2.3.5.3. Augu izturības nodrošināšana	49
2.3.6. Arbuskulārās mikorizas simbiozes sezonālā dinamika	52
2.3.7. Arbuskulārās mikorizas ģenētiskā organizācija un taksonomija	57
2.3.8. Arbuskulārās mikorizas sēņu sugu sabiedrības augsnē	60
2.3.9. Arbuskulārās mikorizas simbiozes pētīšanas metodes	62
2.4. Fotosintēze un tās fotoķīmiskās reakcijas kā augu vitalitātes iespējamais rādītājs	65
2.4.1. Fotosintēzes pigmenti: hlorofils	65

2.4.2. Fotosintēzes fotoķīmiskās reakcijas	66
2.4.3. Hlorofila <i>a</i> fluorescence augu efektivitātes un vitalitātes raksturošanā	67
3. Materiāls un metodes	71
3.1. Pētījumu vietas un augu sugas	71
3.1.1. Ekofizioloģijas pētījumi ar <i>Alyssum gmelinii</i>	73
3.1.2. Ekofizioloģijas pētījumi ar <i>Eryngium maritimum</i>	75
3.1.3. Ekofizioloģijas pētījumi ar <i>Hydrocotyle vulgaris</i>	77
3.1.4. Ekofizioloģijas pētījumi ar <i>Glaux maritima</i>	79
3.1.5. Ekofizioloģijas pētījumi Liepājas ezera mitrājā	80
3.2. Sakņu paraugu ievākšana	83
3.3. Mikorizu simbiozes analīze	84
3.4. Hlorofila satura noteikšana un hlorofila <i>a</i> fluorescences analīze	86
3.5. Mikorizas sēņu sabiedrību ģenētiskās daudzveidības noteikšana	88
4. Rezultāti	90
4.1. Mikorizu simbiozes morfoloģija augiem dažādos jūras piekrastes biotopos	90
4.1.1. Kāpas, sausās piejūras pļavas, kāpu mežs	90
4.1.2. Liedags, sāļie mitrāji, mitrās piejūras pļavas	102
4.2. Mikorizu simbiozes dinamika kāpu augiem saistībā ar augu vitalitāti	114
4.2.1. <i>Alyssum gmelinii</i> baltajās un pelēkajās kāpā	114
4.2.2. <i>Eryngium maritimum</i> priekškāpās atkarībā no klimata faktoriem	117
4.3. Mikorizu simbiozes dinamika sāļo mitrāju augiem saistībā ar augu vitalitāti	122
4.3.1. <i>Hydrocotyle vulgaris</i> atkarībā no augsnes sāļuma	122
4.3.2. <i>Glaux maritima</i> atkarībā no applūšanas ar sālsūdeni	128
4.3.3. Pētījumi sugu kompleksam mitrājā pie Liepājas ezera	130
4.4. Mikorizu veidojošo sēņu sabiedrību ģenētiskā struktūra	136
5. Diskusija	141
6. Secinājumi	148
7. Aizstāvēšanai izvirzītās tēzes	149
8. Literatūras saraksts	150

1. Ievads

Iemesli, kāpēc tieši tāds augu sugu sastāvs sastopams konkrētās, labi atšķiramās vietās (augtenēs jeb biotopos), jau sen interesējuši augu pētniekus dažādu zinātņu nozaru (ģeogrāfija, bioloģija, vides zinātne) ietvaros. Citiem vārdiem sakot, tas ir jautājums „Kāpēc augi aug tur, kur tie aug?“. Atsevišķs ekoloģijas novirziens, t.s. „prediktīvā ekoloģija“, interesējas par to, vai suga ar kādu konkrētu īpašību kopumu izdzīvos noteiktu mainīgu vides apstākļu robežās.

Tātad, no vienas puses, biotopa veģetāciju veido specifisks augu sugu sastāvs. No otras puses, biotopam raksturīgs noteikts vides faktoru komplekss. Ir skaidrs, ka, vispārīgi ņemot, augu daudzveidību nosaka mijiedarbība starp noteicošajiem vides apstākļiem un augu sugu ģenētiski noteiktajām pielāgošanās spējām. Vēsturiski gan veģetācijas pētījumos vairāk uzmanības pievērsts tieši vides faktoriem un sugu sastāvam, nevis savvaļas augu iespējamajai reakcijai uz šo apstākļu izmaiņu. Pārveidojot globālo jautājumu par augu eksistenci zināmā vietā no augu fizioloģijas viedokļa, tas skanētu sekojoši: „Kādas morfoloģiskās un fizioloģiskās īpašības ir nepieciešamas, lai veiksmīgi augtu konkrētajā vietā vai noteikta vides apstākļu kompleksa ietekmē?“ (Ievinsh 2010).

Būtiska nozīme augu sugu daudzveidības izpratnē ir tādai vispārējai biotopu īpašībai kā heterogenitāte. Abiotisko un biotisko faktoru intensitāte mainās ar noteiktu periodiskumu vai arī grūti paredzamā veidā, bet nepieciešamie resursi, piemēram, minerālvielas, un arī nelabvēlīgie faktori telpā nav sadalīti vienmērīgi (Ievinsh 2006). Vides faktoru neviendabība laikā un telpā piemīt pilnīgi visiem biotopiem, taču ir arī vietas ar ļoti izteikti heterogēniem apstākļiem, kā, piemēram, augstkalnes, jūras piekrastes, arktiskie apgabali. Ja vidēja un liela mēroga apstākļu heterogenitāte telpā lielā mērā nosaka sugu sastāvu, tad mikroheterogenitāte biotopu iekšienē izraisa tur augošu augu sugu adaptīvo plastiskumu, kas ļauj pielāgoties telpā mainīgu resursu un nelabvēlīgo faktoru sadalījumam (Ievinsh 2010).

Jūras piekrastes biotopi ir vietas ar īpašu augu sugu sastāvu un specifisku noteicošo vides faktoru kompleksu. Krasi izteikts ūdens pieejamības gradients, kas mainās no sausuma līdz pastāvīgai augsnes applūšanai, jūras sālsūdens ietekme, aktīva smilšu pārvietošanās, minerālelementu deficīts ir raksturīgi apstākļi jūras piekrastē. Šādos apstākļos īpaša nozīme augu fizioloģiskā stāvokļa nodrošināšanā varētu būt dažādām adaptīvām īpašībām, to skaitā, simbiotiskajām mijiedarbībām. Mikorizu simbioze, veidojoties mutuāliskai mijiedarbībai starp sēni un saimniekaugu sakņu zonā ir dabā visizplatītākais

simbiožu veids, un 60 % augu sugu raksturīga tieši arbuskulārā mikoriza. Augs apgādā sēņu simbiontu ar fotosintēzes produktiem, bet sēņu hifas uzlabo auga apgādi ar minerālvielām un ūdeni, kā arī sekmē auga aizsargspējas nelabvēlīgiem vides apstākļiem.

Darba **mērķis** ir, analizējot jūras piekrastes augu mikorizu simbiozes kvantitatīvos un kvalitatīvos aspektus saistībā ar vides faktoru izmaiņām un augu fizioloģisko stāvokli, noskaidrot mikorizu simbiozes iespējamo adaptīvo nozīmi.

Mērķa sasniegšanai izvirzīti sekojoši **uzdevumi**:

1. Novērtēt jūras piekrastes augu sugu mikorizu simbiozes intensitāti un anatomiskās īpatnības, kā arī mikorizu veidojošo sēņu sugu sastāvu dažādos biotopos.
2. Raksturot jūras piekrastes augu sugu mikorizu simbiozes atkarības pakāpi.
3. Noskaidrot simbiozes pakāpes izmaiņas dažādām augu sugām atšķirīgos biotopos sezonas laikā un atkarībā no vides faktoru ietekmes.
4. Analizēt iespējamo saistību starp mikorizu simbiozi un augu fotosintēzes veiktspēju un to vitalitāti, izmantojot hlorofila satura un hlorofila *a* fluorescences rādītāju izmaiņas.
5. Izvērtēt mikorizu simbiozes iespējamo adaptīvo nozīmi jūras piekrastes augiem krasi heterogēnos vides apstākļos.

2. Literatūras apskats

2.1. Jūras piekrastes ekosistēma

Jūras piekrasti definē kā vietu, kur atrodas robeža starp sauszemi un jūru (jebkuru okeānu vai ar okeānu saistītu sālsūdens jūru). Tā kā okeāni un jūras aizņem 71 % no zemeslodes virsmas, bet sauszemes platības ir stipri sadalītas un pēc formas neregulāras, jūras krasta līnija veido pēc izmēriem lielāko lineāro sistēmu pasaulē. No 239 pasaules valstīm, tikai 44 nav tiešas jūras robežas (http://en.wikipedia.org/wiki/List_of_countries_by_length_of_coastline). Latvija ar 531 km jūras krasta ir 102. vietā pasaulē. No Baltijas jūras valstīm, Igaunija ar 3794 km ir 30. vietā, Zviedrija ar 3218 km ir 37. vietā. Pirmajā vietā pasaulē ir Kanāda ar 202 080 km.

Jūras piekraste un tai pieguļošās teritorijas ir nozīmīga dzīvās dabas saglabāšanas vieta, kur evolūcijas procesu gaitā attīstījusies īpatnēja veģetācija un ar to saistītās citu organismu grupu sugas. Jūras piekrastes ekosistēmai ir raksturīga īpaša struktūra un to nosakošo procesu kopums, ko izraisa galvenokārt specifisks ūdens režīms un ģeomorfoloģiskās izmaiņas jūras tiešās darbības rezultātā (Ievinsh 2010). Smilšu substrāta līmeņa izmaiņas krasta kāpu zonā un periodiska applūšana ar sālsūdeni mitrāju zonā nosaka īpašu augu sugu sastāvu un dominējošās dzīvības formas. Laikā un telpā mainīgie vides apstākļi jūras piekrastē radījuši daudzas specifiskas augu īpašības ar adaptīvu nozīmi, kas nodrošina to eksistenci augsti heterogēnā vidē.

2.1.1. Jūras piekrastes biotopi

Par jūras piekrastes biotopiem var saukt tos, kur esošo vides apstākļu kompleksu un, sekojoši, sugu sastāvu tiešā veidā ietekmē jūra. Eksistē dažādas biotopu klasifikācijas sistēmas, arī attiecībā uz jūras piekrastes biotopiem, kuras atšķiras ar sadalījuma precizitāti. Vienkāršākās jūras piekrastes biotopu klasifikācijas sistēmas atspoguļo tikai jūras krasta sadalījumu joslās (piemēram: pludmale, embrionālās kāpas, priekškāpas, pelēkās kāpas, sausa piejūras pļava, piejūras mitrājs), bet sarežģītākās ne vien izdala konkrētās joslas biotopus pēc substrāta un tā īpašībām (piemēram: mitra smilšaina pludmale, sausa oļaina pludmale), bet arī saistībā ar veģetācijas tipiem (piemēram: viengadīgu augu sabiedrības uz sanesuma joslām, daudzgadīgs augājs akmeņainās pludmalēs). Jāņem arī vērā, ka, neraugoties uz

pēc iespējas sīkāku klasifikāciju, dabā starp biotopiem eksistē pārejas zonas ar jauktu apstākļu ietekmi un atšķirīgu sugu sastāvu.

Tā kā dotā darba mērķis ir saistīts ar funkcionālu mijiedarbību starp divām organismu grupām (mikorizu veidojošās sēnes un augi) izpēti, šķita loģiski izmantot pēc iespējas vispārīgu piekrastes biotopu klasifikācijas sistēmu, kas atļautu visai elastīgas un brīvas vispārinājuma pakāpes izmantošanu. Īpaši ņemts vērā tas fakts, ka atsevišķas augu sugas sastopamas vairākos biotopos. Līdz ar to, izmantots sekojošs jūras piekrastes iedalījums biotopos (biotopu grupās), nepieciešamības gadījumā izmantojot arī sīkāku iedalījumu: pludmale jeb liedags, kāpas (embrionālā kāpa, priekškāpa jeb baltā kāpa, pelēkā kāpa), kāpu mežs, sausa pļava, mitra pļava, mitrājs.

Pēc sugu sastāva īpaši biotopi ir mitrās piejūras pļavas un piejūras mitrājs, lai gan Latvijas apstākļos tos bieži vien ietver piejūras pļavu kategorijā. Tipiski sāļie piejūras mitrāji sastopami to jūru krastos, kur novērojama aktīva paisuma/bēguma ietekme. Tomēr arī Baltijas jūras piekrastē Latvijas teritorijā ir vietas, kur galvenais veģētāciju ietekmējošais vides faktors ir periodiska applūšana ar jūras ūdeni.

2.1.2. Jūras piekrastes augu daudzveidība

Tā kā pludmale ir jūrai tuvākā zona un ļoti spēcīgi pakļauta jūras līmeņa svārstību un viļņu ietekmei, šeit pārsvarā veidojas tikai viengadīgu lakstaugu veģētācija. Kā tipiskas sugas var minēt *Salsola kalii*, *Cakile baltica*, *Juncus bufonius*, *Corispermum intermedium*. No daudzgadīgajām sugām šeit sastopamas *Agrostis stolonifera*, *Equisetum arvense*. Atšķirīga augu sabiedrība veidojas pludmales sanesu zonā, kas bagāta ar slāpekļa vielām tur izskaloto augu un dzīvnieku atlieku sadalīšanās rezultātā. Šeit sastopamas tādas tipiskas viengadīgo lakstaugu sugas kā *Atriplex calotheca*, *Atriplex littoralis*. Tomēr, ņemot vērā arī salīdzinoši ilgstoši eksistējošas peļķes un nelielas lagūnas, it īpaši, upju un strautu grīvās, pludmales zonā sastopamas arī vairākas daudzgadīgo lakstaugu sugas. Kā galvenās var minēt *Bolboschoenus maritimus*, *Phragmites australis*, *Ranunculus acris*, *Scirpus tabernaemontani*, *Typha angustifolia*. Tipiskās viengadīgo lakstaugu sugas pastāvīgi mitrajās pludmales vietās ir *Bidens tripartita*, *Juncus bufonius*, *Polygonum hydropiper*, *Polygonum mite*, *Rorippa palustris*.

Uz robežas starp sauso pludmali un embrionālajām kāpām un pašās embrionālajās kāpās sastopamas vairākas daudzgadīgo augu sugas, kas piedalās kāpu veidošanās procesā. Tās ir *Ammophila arenaria*, *Honckenya peploides*, *Leymus arenarius*. Atsevišķās vietās embrionālajās kāpās un uz robežas starp tām un priekškāpām (baltajām kāpām) aug arī *Linaria loeseli* un *Tragopogon heterospermus*, kā arī *Anthyllis maritima*, *Lathyrus maritimus* un *Tussilago farfara*. Baltajām kāpām raksturīga pārsvarā daudzgadīgo lakstaugu veģētācija. Bez jau minētajām sugām šeit sastopamas arī *Calamagrostis epigeios*, *Calammophila baltica*. Gan baltajām, gan daļēji fiksētajām un fiksētajām kāpām (pelēkajām kāpām) raksturīgi augi ir *Alyssum gmelinii*, *Carex arenaria*, *Dianthus arenarius*, *Epipactis atrorubens*, *Eryngium maritimum*, *Festuca arenaria*, *Hieracium umbellatum*, *Pulsatilla pratensis*. Pelēko kāpu vislabāk

raksturo ievērojamais ķērpju un sūnu pārklājums, kā arī tādas tipiskas augu sugas kā *Corynephorus canescens*, *Koeleria glauca*, *Sedum acre*, *Thymus serpyllum*.

Kāpu mežos sastopamas vairākas daudzgadīgo lakstaugu sugas, kas specifiski saistītas tieši ar piejūras biotopiem. Šeit var minēt *Carex reichenbachii*, *Tofieldia calyculata*.

Pārejas zonai no pelēkajām kāpām uz sausu piejūras pļavu raksturīgi gan pelēkās kāpas veģētācijas elementi, gan citu sugu parādīšanās. Nabadzīgās augsnēs raksturīgas sugas ir *Geranium molle*, *Phleum arenarium*, *Ranunculus bulbosus*. Sausai piejūras pļavai raksturīgi *Allium vineale*, *Carex ligerica*, *Centaureum littorale*, *Gypsophila paniculata*, *Silene borysthenica*.

Mitras piejūras pļavas un piejūras mitrāji ir raksturīgs Baltijas jūras piekrastes elements vietās, kur krasta ģeomorfoloģisko un jūras apstākļu ietekmē nenotiek smilšu uzkrāšanās. Dabā robežu starp pļavu un mitrāju novilkt grūti. Bez tam, Baltijas jūras piekrastes mitrājiem nav tik raksturīgs tipiskais veģētācijas zonējums, kāds parādās paisuma/bēguma ietekmētajos sāļajos mitrājos. Gan mitro piejūras pļavu, gan piejūras mitrāju raksturo bagātīga lakstaugu veģētācija. Tā kā ūdens jūras krasta tuvumā ir salīdzinoši sekls, šeit veidojas augsto daudzgadīgo lakstaugu audzes ar *Bolboschoenus maritimus*, *Phragmites australis*, *Schoenus ferrugineus*, *Scirpus tabernaemontani*, *Typha angustifolia*. Daļēji applūstošajā zonā satopami *Alopecurus arundinaceus*, *Blysmus rufus*, *Eleocharis uniglumis*, *Glaux maritima*, *Juncus gerardi*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum*. Raksturīgas augu sugas mitrajām piejūras pļavām ir *Armeria maritima*, *Agrostis stolonifera*, *Aster tripolium*, *Carex nigra*, *Dactylorhiza baltica*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Puccinellia capillaris*, *Spergularia salina*, *Trifolium fragiferum*.

Analizējot dažādās jūras krasta zonās un biotopos sastopamo augu dzīvības formas, var konstatēt, ka katrā biotopā kāda dzīvības forma ir izteikti dominējoša. Tā piemēram, Baltijas jūras salas Rīgenas priekškāpās 85 % augu sugu ir ģeofīti (Hundt 1985). Ģeofīti dominē arī baltajās kāpās (60 %), bet hemikriptofīti ir otrajā vietā pēc sastopamības (30 %). Savukārt, pelēkajās kāpās visvairāk ir hemikriptofītu (65 %), kam seko ģeofīti (26 %).

2.1.3. Vides apstākļu komplekss jūras piekrastē

Ar jūras ietekmi saistītos vides apstākļus jūras piekrastes biotopos nosaka konkrētās vietas krasta ģeomorfoloģiskās īpašības, no vienas puses, un viļņu, piekrastes straumju un vēja iedarbība, no otras. Baltijas jūras piekrastē galvenie krasta attīstības procesi ir smilšu uzkrāšanās un noskalošana, kas nosaka piekrastes joslas dinamisko raksturu un ietekmē arī augu valsts stāvokli. Ar jūras līmeņa periodiskām izmaiņām, atmosfēras nokrišņu režīmu un vēja nesto smilšu tiešo un netiešo ietekmi saistīti galvenie specifiskie vides apstākļi un to periodiskas izmaiņas jūras piekrastes biotopos.

Vides ietekmes dinamiskā rakstura dēļ augu dzīves apstākļi jūras krasta biotopos jāraksturo kā izteikti heterogēni (Ievinsh 2006). Heterogenitāte laikā un telpā ir primārais cēlonis galvenajos jūras krasta biotopos – kāpās un mitrājos – novērotajai izteiktajai veģētācijas zonalitātei. Līdz pat pēdējam

laikam ekofiziologi mēģina skaidrot šo zonalitāti, analizējot nevis apstākļu kopumu un atbilstošas augu adaptīvās īpašības, bet gan konkrētu vides mainīgo ietekmi uz atsevišķu sugu sastopamību (Ievinsh 2006). Tā piemēram, sugu izplatību sāļajos mitrājos nav iespējams izkaidrot tikai ar augsnes sāļuma un paisuma/bēguma izmaiņām. Savukārt, kāpu augu izplatību mēģina pamatot vai nu ar sālsūdens šļakatu, vai smilšu apbēršanas ietekmes uz augiem starpniecību.

2.1.3.1. Ūdens režīms: sausums un applūšana

Augu atkarība no ūdens saistīta ar šūnu turgora saglabāšanu, galveno transporta procesu nodrošināšanu un hidratētu šūnu vides uzturēšanu metabolisko procesu norisei. Piejūras biotopi ir ārkārtīgi heterogēni attiecībā uz augiem nepieciešamā ūdens pieejamību (Ievinsh 2010). Pludmales un kāpu zonā izteiktā substrāta porozitāte un zemā ūdens uzturēšanas spēja kopā ar zemu organisko vielu saturu izsauc ātru ūdens iztvaikošanu no substrāta virsējiem slāņiem, it īpaši, saulainās dienās paaugstinoties virsmas temperatūrai. Tā rezultātā, augsnes virskārtā kāpās vērojams gandrīz pastāvīgs ūdens trūkums. Tāpēc arī lietus daudzums ir kritiskais pozitīvais faktors augu izplatībai kāpu zonā.

Zināmā mērā pretēja situācija ir piekrastes sāļajos mitrājos un mitrajās pļavās, kur periodiski notiek augsnes applūšana ar jūras ūdeni (Ievinsh 2010). Pretstatā paisuma/bēguma ietekmētajiem sāļajiem mitrājiem, Baltijas jūras piekrastē applūšanai ar jūras ūdeni ir sezonāls raksturs – tā notiek pārsvarā rudens-ziemas periodā, bet vasarā mitruma palielināšanās saistīta ar nokrišņu ietekmi. Līdz ar to, sāļo piekrastes mitrāju augsne ir vai nu pārmērīgi piesātināta ar ūdeni, vai applūdusi. Abas situācijas ievērojami samazina vai pat bloķē gaisa apmaiņu starp augsni un atmosfēru. Tā rezultātā, dažu stundu līdz dienu laikā augsnes skābekļa saturs būtiski samazinās un augsnē rodas anaerobi apstākļi. Bezskābekļa vidē notiek būtiskas izmaiņas augsnes mikrobioloģiskajos un ķīmiskajos procesos, izraisot augsnes redokspotenciāla samazināšanos un minerālvielu pieejamības maiņu augiem. Tātad, paaugstināts augsnes mitrums vai pilnīga applūšana saistīta gan ar skābekļa trūkumu augu saknēm, gan ar minerālās barošanās izmaiņām. Bez tam, ja notiek applūšana ar jūras ūdeni, augsnes sāls saturs paaugstinās (apskatīts sadaļā 2.1.3.3.). Minerālās barošanās īpatnības piekrastes biotopu augsnēs apskatītas sadaļā 2.1.3.4.

2.1.3.2. Temperatūra un apgaismojums

Fotosintēzei nepieciešamās gaismas pieejamība nav starp galvenajiem vides faktoriem, kas ierobežo augu izplatību jūras krasta biotopos (Ievinsh 2010). Pludmale un kāpas ir labi apgaismoti biotopi, galvenokārt tāpēc, ka augu segums ir salīdzinoši mazs. Piekrastes mitrājs tomēr ir salīdzinoši biezi aizaudzis biotops, tāpēc augu savstarpējā konkurence par gaismu ir būtisks faktors.

Savukārt, substrāta temperatūras palielināšanās tiešas saules gaismas ietekmē kāpu zonā ir

sekundāra problēma, kas saistīta ar izkliedēto augāju (Ievinsh 2010). Tā rezultātā, mērenās joslas kāpās uz dienvidu nogāzēm smilšu temperatūrā saulainās vasaras dienās var sasniegt 50 °C. Tomēr substrāta temperatūra ievērojami samazinās zemākos augsnes slāņos. Tātad, saulainās vasaras dienās kāpu augus apdraudošā gaismas stresa iedarbību pastiprina karstuma šoks virsmai tuvu novietotajās augu daļās. Šāda ietekme varētu apdraudēt galvenokārt augus ar ložņājošu augšanas formu, kuru lapas izvietotas uz augsnes virsmas vai tuvu tai.

2.1.3.3. Paaugstināts sāļums

Jūras tiešais tuvums piekrastes biotopos liek domāt, ka šajās augtenēs vārētu būt ievērojama sāļā ūdens ietekme uz tur augošajiem augiem. Vairāki atšķirīgi mehānismi var izraisīt sāls koncentrācijas palielināšanos augu audos (Ievinsh 2010). Pirmkārt, tiešā jūras krasta tuvumā – pludmalē un tuvākajās kāpās – sāls nogulsņējas uz augu virsmas un augsnes vēja nestu sālsūdens šļakatu veidā. Otrkārt, mitrajos piejūras biotopos (pludmale, mitrāji) epizodiska jūras ūdens ieplūšana paaugstina augsnes sāļumu. Treškārt, sāļajos mitrājos jūras līmeņa svārstības izraisa periodisku applūšanu ar jūras ūdeni, kas nonāk augos tiešā veidā caur saknēm un dzinumiem.

Tā kā NaCl un citu sāļumu izraisošo sāļu uzņemšana ir pārsvarā pasīva, visos šajos gadījumos auga audos paaugstinās jonu koncentrācija, samazinās audu osmotiskais potenciāls un pasliktinās ūdens uzņemšana, kā arī, rodas atsevišķu jonu disbalanss.

2.1.3.4. Augsnes un minerālās barošanās īpatnības

Lai arī jūras piekrastes biotopi ekoloģiskajā literatūrā bieži tiek minēti kā salīdzinoši mazproduktīvi, augsnes īpašībām ir būtiska nozīme augu augšanā piekrastes ekosistēmā. Augsnes īpašības būtiski mainās dažādās jūras piekrastes kāpu zonās. Pretstatā pludmales sanesu zonai, kas ir salīdzinoši bagāta ar slāpekli un fosforu, kāpu augi ir salīdzinoši nepietiekami apgādāti ar galvenajiem minerālelementiem (Ievinsh 2010). Arī augsnes pH samazinās no 8.8 priekškāpās līdz 6.5 baltajās kāpās, ar kritumu līdz 4.5 pelēkajās kāpās (Hundt 1985), kas ievērojami maina minerālelementu biopieejamības raksturu.

Vairāki elementi piekrastes mitrājos ir ar augstāku biopieejamību. Mitrājos augsnes applūšana izsauc augsnes redokspotenciāla samazināšanos ar sekojošu Mn un Fe reducēto formu uzkrāšanos, kas palielina šo elementu pieejamību augiem. Tas rada iespēju atbilstošu toksikožu attīstībai, jo augsts audu Mn²⁺ līmenis inhibē enzīmu aktivitāti un bremzē citu minerālelementu uzņemšanu, bet Fe²⁺ līmenis inhibē hlorofila biosintēzi, samazinot fotosintēzes aktivitāti (Ievinsh 2010). Sāļo mitrāju augsnē jūras ūdens ietekmē uzkrājas palielināts sēra daudzums, kas pazemināta redokspotenciāla apstākļos sulfātu reducējošo baktēriju darbības rezultātā pārvēršas par sulfīdu. Tā kā sulfīda uzņemšana, pretstatā sulfāta uzņemšanai, netiek metaboliski kontrolēta, mitrāju augi uzkrāj palielinātas sulfīda koncentrācijas, kas

var izraisīt toksiskus efektus, inhibējot fotosintēzes enzīmus un sakņu aerobo elpošanu (Ievinsh 2010).

Applūdušās vai pārmitrās augsnēs mikroorganismu darbības rezultātā nitrāts pārveidojas par nitrītu, N_2O un N_2 (anaerobās denitrificējošās baktērijas) vai arī par NH_4 (amonificējošās baktērijas). Denitrifikācijas rezultātā augsne zaudē slāpekli, bet amonifikācijas rezultātā slāpekļa pieejamība palielinās.

Vairāki būtiski minerālelementi (fosfors, magnijs, kalcijs un kālijs) mitrāju augsnēs netiek reducēti, bet to pieejamību izmaina citu elementu redukcija. Parasti biopieejamība palielinās, kas potenciāli toksisku jonu gadījumā (varš, cinks) var izraisīt toksikozes.

Piekrastes mitrājos minerālelementu uzņemšanu būtiski ietekmē arī paaugstinātais augsnes sāļums, kas kopumā samazina ūdens potenciālu augu saknēs, traucējot ūdens un minerālvielu uzņemšanu. Izmainās arī atsevišķu jonu uzņemšanas intensitāte un to līdzsvars mitrāju augu audos.

2.1.3.5. Apbēršana ar smiltīm un erozija

Jūras piekrasti raksturo bieža vēja ietekme un salīdzinoši liels vēja ātrums. Vēja darbība piejūras biotopos ir viens no galvenajiem primārajiem vides faktoriem, kas ietekmē augus, iedarbojoties caur veselu virkni vēja darbībai pakārtoto ietekmju (Ievinsh 2010). Pirmkārt, vējš izraisa ievērojamas substrāta līmeņa izmaiņas kāpu joslā, kas izpaužas gan kā augu apbēršana ar smiltīm, gan augsnes erozija ar sekojošu augu sakņu un sakneņu atsegšanu. Otrkārt, vējš mehāniski ietekmē augus, izraisot mehāniskus auga daļu bojājumus vai pat augu izraušanu ar saknēm. Treškārt, būtiska ietekme uz augiem ir vēja nesto daļiņu plūsmas: smilšu plūsmas, kam ir abrazīva darbība, un jūras ūdens pilieniem, kas izraisa sāls izgulsnēšanos uz augu virszemes daļām un substrāta virsmas.

Konkrētās smilšu līmeņa izmaiņas kāpu joslā ir ļoti mainīgas un ir atkarīgas gan no viļņu iznestā smilšu daudzuma krastā, gan no citiem vides apstākļiem. Lai arī absolūtais vēja izraisītās smilšu uzkrāšanās ātrums var sasniegt pat 50 cm gadā, ņemot vērā arī mikrovides ietekmi, vēja nesto smilšu daļiņu uzkrāšanās piekrastes kāpās ir izteikti nevienmērīga. Mērenās joslas kāpās lielākā daļa smilšu pārvietošanas notiek tieši rudens un ziemas mēnešos, apberot augus, kas atrodas miera stāvoklī. Augošu augu apbēršana ar smiltīm veģetācijas periodā ir minimāls vides faktors, tomēr lielākā daļa eksperimentālo pētījumu par smilšu apbēršanas ietekmi uz augu augšanu izmanto tieši aktīvi augošus augus (Ievinsh 2010). Apbēršana izraisa augu augšanas mikrovides fizikālo īpašību izmaiņas, ieskaitot augsnes mitrumu, temperatūru un apgādi ar skābekli.

Virrkne embrionālo kāpu augu ir specifiski pielāgojušies periodiskas apbēršanas apstākļiem (Ievinsh 2010). Tā kā apbēršana ar smiltīm šiem augiem stimulē sānsakņu veidošanos un augšanu, tie darbojas kā galvenais primāro kāpu veidošanās faktors krasta zonā. Tādas augu sugas kā *Ammophila arenaria*, *Elytrigia juncea*, *Leymus arenarius*, *Honckenya peploides* ir galvenie kāpu veidotāji mērenās joslas jūru piekrastēs.

Augu atsegšanai vēja izraisītās erozijai var būt gan negatīva, gan pozitīva ietekme uz kāpu joslā augošajiem augiem (Ievinsh 2010). No vienas puses, augošu augu sakņu sistēmas atsegšana izsauc sakņu un sakneņu izžūšanu, kas var izraisīt pat augu bojāeju. No otras puses, klonālo augu fragmentācija var veicināt augu izplatīšanos tuvējā apkārtnē. Līdzīgi tam, smilšu virskārtas noņemšana var izraisīt augsnes sēkļu bankā esošu sēkļu iziešanu no miera stāvokļa ar sekojošu dīgšanas indukciju un jauno augu ieviešanos.

2.2. Augu adaptācijas eksistencei mainīgos (heterogēnos) vides apstākļos

Adaptācijas (pielāgošanās) koncepcija ir būtiska, lai saprastu, kā augi uztur fizioloģisko homeostāzi un nodrošina savu darbību laikā un telpā heterogēnas vides apstākļos (Ievinsh 2010). No evolūcijas viedokļa, "adaptācija" ir gan process, gan īpašība. Kā process adaptācija ir fenotipiska mainība, kas kopumā palielina variācijas nesēja izdzīvošanas iespēju attiecībā pret citiem populācijas īpatņiem. Tāpēc, adaptācija kā īpašība ir adaptācijas kā procesa rezultāts. Tomēr konkrētās variācijas adaptīvo nozīmi ir grūti pierādīt bez selekcijas eksperimentiem. Tāpēc augu ekofiziologi attīstījuši nedaudz izmainītu adaptācijas koncepciju, kur adaptācija ir specifiska auga īpašība, kas ir iedzimstoša fizioloģisko vai attīstības īpatnību modifikācija, kas paaugstina auga funkcionālo efektivitāti konkrētajos augšanas apstākļos. Tā kā termins "modifikācija" prasa salīdzinājumu ar evolucionāri agrākām formām, lai vienkāršotu adaptācijas koncepcijas izmantošanu, pieņem, ka tā ir morfoloģisko vai fizioloģisko īpašību kopums, kas nodrošina maksimāli iespējamo auga efektivitāti (piemērotību) konkrētajos vides apstākļos.

No augu fizioloģijas viedokļa, adaptācija ir ikdienā notiekošs process, kura gaitā individuālais augs pārdzīvo vides apstākļu izmaiņas (Ievinsh 2010). Tā kā vides apstākļi mainās gan regulāri diennakts un sezonas laikā, gan arī neregulāri dažādos laika mērogos, arī adaptīvās reakcijas var parādīties dažādos individuālā organisma attīstības posmos. Tā piemēram, visi augi ir pielāgojušies eksistencei diennakts laikā mainīga apgaismojuma apstākļiem. Mērenās joslas augi pielāgojas laika apstākļu izmaiņām sezonas laikā (aukstums, sals). Potenciāli applūstošu vietu augiem inducējas noteikts morfoloģisko un bioķīmisko īpašību kopums, pielāgojoties augsnes applūšanai, un kāpu augiem ir spēja pastiprināti augt, kad tie apbērti ar smiltīm. Tuksnešu un kāpu augi ar noteiktu īpašību palīdzību spēj izdzīvot samazināta augsnes ūdens daudzuma apstākļos.

Vairākas augu īpašību un atbildes reakciju grupas ir īpaši būtiskas, lai varētu izprast augu adaptācijas eksistencei heterogēnos apstākļos, piemēram, jūras krasta biotopos. Tās arī tiks analizētas sīkāk.

2.2.1. Fenotipiskais plastiskums

Pat vienas sugas individuāli augi un to funkcionāli vienādās daļas būtiski atšķiras pēc izmēriem un

skaita. Šādas atšķirības var izraisīt gan bioloģiskā variabilitāte, gan ģenētiskas atšķirības starp augiem, gan vecuma un attīstības īpatnības, kā arī, fenotipiskas atbildes reakcijas uz vides apstākļu izmaiņu, t.s. plastiskums (Ievinsh 2010). Lai gan bioloģiskā variabilitāte un fenotipiskais plastiskums ir noteikts ģenētiski, variabilitāte parādās pat identiskos vides apstākļos, turpretim fenotipiskā plastiskuma izraisītas atšķirības ir tiešs apstākļu atšķirības rezultāts. Citiem vārdiem sakot, fenotipiskais plastiskums ir dotā genotipa spēja pielāgoties dažādu vides apstākļu kompleksiem ar dažādu adaptīvu īpašību starpniecību. Augi ar plašu plastiskuma spēju potenciāli var attīstīt vairākus atšķirīgus fenotipus, kas kopumā būs optimāli funkcionēšanai tieši konkrētajos apstākļos. Šāda spēja ir īpaši būtiska situācijā, kad vides apstākļu izmaiņas ir ar iespējami lielu amplitūdu un to iestāšanās notiek neregulāri. Plastiskums, lai arī potenciāli adaptīvs, ne vienmēr tiešā veidā palielina augu funkcionēšanas efektivitāti. No otras puses, lai pierādītu konkrēto fenotipisko izmaiņu adaptīvo dabu, ir jāpierāda, ka tās palielina auga veikspēju.

Pats fenotipiskais plastiskums patiesībā nav adaptācijas mehānisms, kā norādi daudzi autori, bet gan viens no pamata morfofizioloģiskajiem principiem, uz kā balstās konkrētie augu adaptācijas mehānismi (Ievinsh 2010). Pretstatā valdošajam uzskatam, ka fenotipiskais plastiskums realizējas anatomisko un morfoloģisko īpašību līmenī, plastiskuma izpausmes redzamas visos auga organizācijas līmeņos. Tā piemēram, metaboliskais plastiskums ir organisma spēja veikt konkrēto metabolisma ceļa soli dažādos veidos, bet regulācijas plastiskums saistīts ar hormonu tīklu darbību, kas izraisa “krustenisko sarunu” parādību un viena suboptimāla faktora izraisītu kompleksu izturību pret vairākiem suboptimāliem faktoriem (krusteniskā tolerance).

2.2.2. Klonālie augi

Viena no raksturīgām fenotipiskā plastiskuma izpausmēm ir klonālo augšanas formu parādīšanās. Īpaši bieži izplatīti klonālie augi ir tieši piekrastes biotopos, kur līdz pat 75 % visu sugu ir ar klonālo augšanas formu (Ievinsh 2006).

Klonālos augus vienkārši var uzskatīt par veģetatīvās (bezdzimuma) vairošanās veidu, jo klonālā organisma (ģenetas) individuālie komponenti (rametas) ir salīdzinoši neatkarīgi un pēc atdalīšanas no ģenetas veido pilnīgi patstāvīgu organismu, kas var iegūt barības vielas un ūdeni, veikt fotosintēzi, uzglabāt rezerves vielas, izplatīties veģetatīvi un vairoties ģeneratīvi (Ievinsh 2010). Izņemot augus ar izteikti īslaicīgu kontaktu saglabāšanos starp rametām (kā, piemēram, stolonus veidojošajām dārza zemenēm), klonālie augi iegūst augstāku funkcionēšanas efektivitāti galvenokārt uz t.s. fizioloģiskās integrācijas rēķina. Klonālo augu fizioloģiskā integrācija (klonālā integrācija) ir individuālā auga spēja veikt fizioloģisko funkciju dalīšanu starp rametām un kopīgi izmantot resursus – minerālvielas, ūdeni un fotosintēzes produktus. Atsevišķas rametas darbojas kā “pētnieki”, meklējot resursus (ūdeni un minerālvielas) un kā resursu uzņemšanas un pārsūtīšanas orgāni. Tajā pašā laikā, rametas ar labi

attīstītu lapu sistēmu darbojas kā fotosintēzes orgāni un reducētā oglekļa savienojumu piegādātāji. Savukārt, rametas ar neattīstītu virszemes daļu un spēcīgi veidotiem sakneņiem darbojas kā rezerves vielu uzkrājēji. Uzskata, ka heterogēnos lokālās vides apstākļos klonālā integrācija saistīta ar auga veikspējas būtisku uzlabošanu, jo ļauj efektīvāk iegūt un izmantot resursus.

Jauno rametu veidošanās ātrums un attālums starp tām (rametu agregācija) ir galvenie parametri, kas nosaka ātrumu, ar kādu klonālie augi izplatās savā augšanas vidē. Dažu sugu indivīdiem jaunas rametas var pat neveidoties katru gadu, turpretī citām sezonas laikā veidojas vairāki desmiti rametu. Rametu agregācija arī ir ļoti variabla īpašība, kas var būt mazāk par 1 cm ciņus veidojošām sugām un līdz pat 30 cm (atsevišķām *Scirpus* un *Bolboschoenus* sugām). Līdz ar to, dažām piekrastes augu sugām ir ārkārtīgi liels veģetatīvās izplatīšanās ātrums, kas sasniedz vairākus metrus gadā.

Vairākām piekrastes augu sugām ir raksturīga t.s. inducētā klonalitāte, kad klonālā augšanas forma parādās tikai noteiktos suboptimālos apstākļos. Tā piemēram, kāpu augs *Eryngium maritimum* veido jaunus indivīdus mietsaknes fragmentācijas rezultātā vai kā atbildi uz virszemes daļas bojājumiem (Ievinsh 2010). Savukārt, daudziem embrionālo un priekškāpu augiem klonalitāte attīstās kā reakcija uz apbēršanu ar smiltīm.

2.2.3. Bioķīmiskās aizsargreakcijas

Būtiska adaptācijas mehānismu sastāvdaļa ir auga organisma iekšējās vides aizsardzība, ko panāk ar dažādu bioķīmisko savienojumu sintēzes un lokalizētas uzkrāšanās starpniecību (Ievinsh 2010). Saistībā ar bioķīmisko aizsargreakciju raksturu, tās var iedalīt vairākās grupās: aizsardzība pret osmotisko stresu (sausums, paaugstināts sāļu daudzums, sals), aizsardzība pret citoplazmas dehidratāciju (sausums, sals), aizsardzība pret skābekļa trūkumu (pārmērīgs augsnes mitrums un applūšana), aizsardzība pret endogēno oksidatīvo stresu (visi stresa faktori), fotosintēzes aizsardzība (gaismas stress, paaugstināta temperatūra, paaugstināts sāļu daudzums), makromolekulu aizsardzība pret denaturāciju (karstums, UV starojums), aizsardzība pret bioloģiskajiem aģentiem (patogēni, augēdāji). Augiem pārsvarā ir raksturīgas inducētās bioķīmiskās aizsargreakcijas, jo konkrēto savienojumu pastiprināta sintēze notiek tikai pēc atbilstošu ārējo signālu saņemšanas, apstākļiem izmainoties. Līdz ar to, tās atrodas stingrā endogēnās regulācijas kontrolē (hormoni un sekundārie pārnēsēji). Bioķīmiskās aizsargreakcijas darbojas kopā un papildina tās augu adaptīvās īpašības, kas saistītas ar anatomiskām un morfoloģiskām reakcijām vides faktoru izmaiņu rezultātā.

Jūras piekrastes biotopu augiem ir īpaši būtiskas tās aizsargreakcijas, kas saistītas ar aizsardzību pret specifiskiem vides faktoriem: sausumu un karstumu kāpu augiem, paaugstinātu sāļu daudzumu un applūšanu mitrāju augiem.

Sāļo mitrāju augiem paaugstināts augsnes sāļums rada osmotiskā stresa iespēju, jo to audos veidojas samazināts ūdens potenciāls. Halofīti spēj cīnīties ar osmotisko stresu paaugstināta sāļuma

apstākļos, uzkrājot virszemes daļās ievērojamus daudzumus NaCl koncentrācijās, kas pārsniedz augsnē novērojamo (Ievinsh 2006). Tādējādi, tiek nodrošināta ūdens uzņemšana un transports visā augā. Tā kā iespējamo toksisko efektu novēršanai NaCl tiek lokalizēts šūnu vakuolā, pārējos kompartmentos (citoplazma, hloroplasti) osmotiskā stresa novēršanai inducējas organisko osmoprotektantu – t.s. savietojamo osmolītu – sintēze un uzkrāšanās. Šie osmoprotektanti (1) ir labi šķīstoši ūdenī, (2) elektroneitrāli fizioloģiskā pH robežās, (3) neinhibē enzīmus pat augstā koncentrācijā, (4) paaugstina proteīnu denaturācijas temperatūru. Ķīmiski osmolīti pieder vai nu šķīstošo ogļhidrātu, vai slāpekli saturošo savienojumu (aminoskābes, betaīni u.c.) grupām. Vēsturiski pirmais atklātais osmolīts halofītiem bija aminoskābe prolīns. Atsevišķas sāļo mitrāju augu sugas paaugstināta sāļuma apstākļos uzkrāj prolīnu salīdzinoši ļoti augstā koncentrācijā – 70 % no kopējā aminoskābju daudzuma prolīns sasniedz *Aster tripolium*, *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritimum* audos (Stewart, Lee 1974). *Triglochin maritimum* prolīna koncentrācija dzinumā var sasniegt pat 20 % no sausmasas. Tomēr, atsevišķu sugu halofīti prolīna vietā uzkrāj citus osmolītus. Tā piemēram, *Atriplex halimus* uzkrāj skābeņskābi, *Atriplex spongiosa* – betaīnu, *Atriplex nummularia* – glicīnbetaīnu, *Plantago maritima* – sorbitolu. Noskaidrots, ka atsevišķu ģinšu augi uzkrāj tikai šķīstošos ogļhidrātus kā osmolītus (*Plantago*, *Juncus*, *Phragmites*, *Scirpus*), citi – tikai organiskos slāpekļa savienojumus (*Agropyron*, *Atriplex*, *Halimone*, *Suaeda*, *Limonium*, *Salicornia*, *Triglochin*), bet vairākām ģintīm raksturīga gan ogļhidrātu, gan slāpekļa savienojumu vienlaicīga uzkrāšana (*Aster*, *Beta*, *Festuca*, *Puccinellia*, *Spartina*) (Briens, Larher 1982).

Fotosintēzes aparāta aizsardzība pret sausuma, karstuma un paaugstināta sāļuma iedarbību ir īpaši būtiska piekrastes biotopu augiem (Ievinsh 2006). Tā kā hloroplastu fotosistēma II ir visjutīgākais fotosintēzes mehānisma posms pret nelebvēlīgu apstākļu ietekmi, evolūcijas rezultātā attīstījušies bioķīmiskie mehānismi tās aizsardzībai. Viens no šādiem mehānismiem ir liekās potenciāli bīstamās enerģijas daudzuma samazināšana ar karstuma izdalīšanas reakciju starpniecību hloroplastos. Fotosistēmas II antenu apgabalā lokalizēta karotīnu pigmentu sistēma, kur violoksantīna deepoksidācija par zeaksantīnu izdala uztverto lieko enerģiju apkārtējā vidē siltuma veidā (Demmig-Adams, Adams 1992). Augu adaptācija šajā gadījumā izpaužas kā spēja palielināt siltuma veidā izdalītās uztvertās gaismas enerģijas daudzumu. Jādomā, ka nefotoķīmiskā enerģijas izkliedēšana kā aizsargmehānisms raksturīgs sāļo mitrāju halofītiem un it īpaši darbojas paaugstināta augsnes sāļuma apstākļos.

Noskaidrots, ka halofītiem raksturīga arī paaugstināta fotosistēmas II karstumizturība, kas primāri saistīta ar skābekli izdalošā kompleksa paaugstinātu stabilitāti (Ievinsh 2006). Interesanti, ka šī īpašība nav saistīta ne ar sāls līmeni apkārtējā vidē, ne ar konkrētā auga sālsizturību.

Vēl viena fotosistēmas II aizsardzības mehānismu grupa saistīta ar aizsardzību pret liekās uztvertās gaismas izraisītās skābekļa aktivācijas ietekmi. Kā zināms, aktīvā skābekļa formu veidošanās ir neizbēgama fotosintēzes un elpošanas procesu sastāvdaļa, kas ar nelielu intensitāti notiek pat optimālos apstākļos esošos augos (Ievinsh 2006). Tomēr, skābekļa aktivācijas intensitāte īpaši pastiprinās

dažādās stresa situācijās. Tāpēc arī augiem heterogēnos vides apstākļos ir attīstījušies inducējami aizsargmehānismi cīņai ar aktīvā skābekļa formu pārprodukciju. Tā piemēram, sāļu stresa apstākļos palielinās ūdeņraža peroksīda veidošanās ātrums augu audos, un viens no halofītu sālsizturības aspektiem ir tieši saistīts ar pretoksidatīvo fermentu sistēmas aktivāciju sāls ietekmē (Mittova *et al.* 2004). Bez tam, aktīvā skābekļa formu veidošanās ievērojami pastiprinās situācijā, kad mitrāju augiem, kuri atradušies anoksijas apstākļos augsnes applūšanas dēļ, atjaunojas skābekļa piegāde (Blokhina *et al.* 2003). Tātad, ja anoksijas tolerance ir saistīta ar augu audu metabolisma adaptācijām bezskābekļa videi, tad pēcanoksijas izturība tieši atkarīga no pretoksidatīvās sistēmas kapacitātes un auga spējas efektīvi inducēt atbilstošās aizsargreakcijas.

2.2.4. Simbiotiskās mijiedarbības

Varētu uzskatīt, ka bioloģiskajām mijiedarbībām, tai skaitā, augam labvēlīgām, augsti heterogēnu piejūras biotopu apstākļos vajadzētu būt ar salīdzinoši mazu nozīmi, jo mikroorganismi un posmkāji varētu būt ar mazāku adaptācijas spēju vides ekstrēmu ietekmei (Ievinsh 2006). Daļa zinātnieku gan uzskata, ka patogēnu un fitofāgo kukaiņu daudzuma samazinājums jūras krasta biotopos saistīts ar saimniekaugu kā barības objekta kvalitātes pasliktināšanos. Kopumā augsnes mikroorganismu sugu sastāvs un tā izmaiņas kāpās un mitrājos pētītas salīdzinoši maz.

Mikroorganismi ir nepieciešami ilgspejīgas ekosistēmas saglabāšanai un mikrobu daudzveidībai. Mikroorganismi – baktērijas un dažādas augsnes sēnes – aizņem svarīgu nišu jebkurā ekosistemā. Tās pārstrādā elementus dabā un noārda organiskās vielas. Augu sakņu sistēmas kolonizēšana ir pirmais solis visām mijiedarbībām starp augu un augsnes mikroorganismiem. Reģionu, kurā notiek kontakts starp auga sakni un augsni un kurā sakņu izdalījumi ietekmē augsni, 1904. gadā mikrobioloģijas profesors Lorenzs Hiltners nosauca par rizosfēru (Hartmann *et al.* 2008). Tā ir ap sakni esoša telpa, kurā sakņu izdalījumi veicina baktēriju augšanu un kurā notiek mijiedarbības ar mikroorganismiem – baktērijām un (vai) sēnēm. Šīs mijiedarbības veidu – endofītisku, simbiotisku, asociatīvu vai parazitisku – nosaka saimniekaugs, mikroorganisma veids, augsnes minerālvielu pieejamības apstākļi un augsnes vide (Nautiyal, DasGupta 2007).

Simbiotiskajā mijiedarbībā iesaistītie organismi gūst labu no tām. Augiem augšanu un attīstību veicina un uzlabo simbioze ar baktērijām un sēnēm, kurām abām saimniegauga ģenētiskā programma atļauj lokalizēt kolonizāciju un kontrolētu to augšanu (Gregory 2006). L. Hiltners nedefinēja baktēriju simbiozi ar augu par bakteriorizu, līdzīgi kā 19. gadsimta beigās jau bija nosauktas augsnes sēņu mijiedarbība ar augu par mikorizu (Hartmann *et al.* 2008). Simbiozē iesaistītās baktērijas ir augsnē brīvi dzīvojošas, kuras pēc sakņu kolonizēšanas veicina augu augšanu. Pie tām pieder arī slāpekli saistošās baktērijas jeb gumiņbaktērijas no *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium*, *Mesorhizobium*, kuras plašāk sauc par rizobaktērijām (Gregory 2006). Ir rizobaktērijas,

kas specializējušās konkrētiem saimniekaugam, citas veido simbiozes ar dažādiem pākšaugiem.

Lai izveidotos bakteoriza, saknes izdala flavonoīdus, kas aktivē nod gēnus iespējamajā rizobaktērijā (Gregory 2006). *Nod* gēni veicina specifisku signālmolekulu veidošanos, kurus sauc par nod faktoru. Tie savukārt veicina gumiņu veidošanos un šūnu kolonizāciju. Atbildot uz saimniekauga no saknēm izdalītajiem flavonoīdiem, rizobaktērija virzās tuvāk saknei, īpaši spurgaliņu daļai, un izdala nod faktorus, kuru struktūras ir sugām specifiskas. Šajā laikā saimniekaugā notiek dažādi procesi, kuru rezultātā pārveidojas saknes epidermas šūnas un sasprogojas spurgaliņas, un izveidojas kolonizācijas pavediens. Baktēriju apņem sasprogojusies spurgaliņa un tā iekļūst augā caur kolonizācijas pavedienu. Kolonizācijas pavediens saknes mizas šūnās aug no vienas šūnas un otru kā starpšūnu tunelis un baktērijas pārvietojas pa to uz jaunizveidoto gumiņu. Ir divu veidu gumiņi (Gregory 2006): (1) determinētie gumiņi, kuri aug noteiktu laika periodu un tiem ir ierobežots dzīves ilgums; (2) nedeterminētie gumiņi, kuriem ir apikālā meristēma, kas turpina būt ilgstoši aktīva, raksturīga daudzgadīgajiem pākšaugiem. Slāpekļa saistīšanas jeb fiksācijas procesā notiek atmosfēras N_2 redukcija, kurā piedalās enzīms nitrogenāze (Gregory 2006).

Bakteoriza veido simbiozi ar ierobežotu augu grupu skaitu. Toties apmēram 90 - 95 % no augu dzimtām veido simbiozi ar sēnēm jeb mikorizu, ieskaitot arī papardes, staipekņus un sūnas, kurām nav īstu sakņu (Gregory 2006). Šobrīd vienīgo par augu dzimtu, kas neveido mikorizu, zinātnieki atzīst Brassicaceae (Cruciferae), līdz ar to populārais modeļaug *Arabidopsis* neveido mikorizu simbiozi (Gregory 2006). Mikoriza funkcionē kā mutuālistiska simbioze, kurā sēne piegādā minerālvielas augam, īpaši lēni difūzējošus jonus, piemēram, fosfātu un cinku, un pretī saņem cukurus no nesēn notikušas fotosintēzes.

Šī darba ietvaros sīkāk analizēta mikorizu simbiozes iespējamā adaptīvā nozīme augiem jūras piekrastes biotopos, īpašu uzmanību pievēršot lielākajam mikorizu simbiozes veidam – vezikulāri-arbuskulārajai mikorizai (arbuskulārajai mikorizai).

2.3. Mikorizu simbioze

Sēņu hifām, kolonizējot auga saknes, rodas simbiotiskas – mutuālistiskas attiecības, kurās abi organismi gūst labumu. To sauc par mikorizu – no grieķu valodas „mykos“ nozīmē „sēņu“ un „rhiza“ – „saknes“ (Campbell 1996). Sēne augam piegādā minerālvielas un ūdeni, savukārt, fotosintezējošs augs sēnei piegādā reducētā oglekļa savienojumus. Ja sēne veido simbiozi ar bezhlorofila augu, tad mikroorganisms izveido hifu tīklu ar autotrofu augu, no kura iegūst oglekli (skatīt apakšnodaļu 2.3.3 Mikorizu veidi). Sēņu hifas, izveidojot fizisku barjeru ap sakni vai saknē, pasargā saimniekaugu no patogēnu un augsnes mikroorganismu uzbrukumiem. Tā kā hifām ir raksturīga galotnes augšana un to diametrs ir 1 līdz 10 μm (Piterāns et. al. 1975), tad hifas var iespiesties šaurākajās augsnes porās un piegādāt ūdeni, tādējādi palīdzot augiem pārciest ilgstošu sausuma periodu.

Ar jēdzienu mikoriza apzīmē stāvokli, kad sēņu hifas ir iespiedušās starp saknes mizas šūnām vai ieurbušās tajās iekšā. Hifu ieaugšana saknē sauc par kolonizāciju vai mikorizāciju. Visai ilgu laiku to bija pieņemts apzīmēt kā infekciju, bet tas rada asociācijas ar slimību. Savukārt tas prasa papildus skaidrojumu, ka mikoriza ir „pozitīva infekcija“.

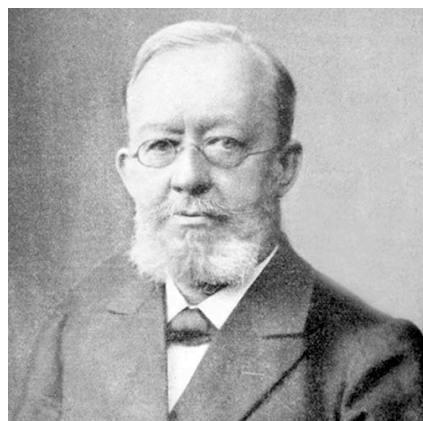
Mikorizu simbiozes ir sastopamas gandrīz visām planētas augu ģintīm. Veģetācijas sezonas laikā mikorizas aktivitāte var mainīties. Tādēļ iespējamas teorētiskas un praktiskas situācijas, kad kolonizāciju nav novērojama. Kopumā ir pieņemts iedalījums, ka atsevišķi augi ir nemikorizāli – tādi, kas visapār neveido simbiozi ar mikorizu veidojošām sēnēm vai arī tā ir ļoti vāji attīstīta. Attiecīgi augi, kuriem novēro simbiozi ar mikorizu veidojošām sēnēm tiek saukti par mikorizāliem.

Lai kvantitatīvi raksturotu arbuskulārās mikorizas kolonizāciju augu sakņu sistēmās vai apskatītajos sakņu paraugos, lieto mikorizas intensitātes un mikorizas frekvences jēdzienus. Mikorizas intensitāti lieto, lai raksturotu procentos no visas sakņu sistēmas vai analizētajiem sakņu paraugiem, ko pieņem par 100 %, ir novērtēts arbuskulārās mikorizas struktūru daudzums. Mikorizas frekvence, kuru izsaka procentos, norāda, cik no visiem sakņu paraugiem ir konstatētas arbuskulārās mikorizas struktūras.

2.3.1. Mikorizu pētījumu vēsture un tās attīstība

2.3.1.1. Atklāšanas vēsture

Pirmās liecības par mikorizas simbiozes atklāšanu atrodamas 19. gadsimta beigās un ir saistītas ar Eiropu. Poļu botāniķis un mikologs profesors Franciszek Kamienski (1.A attēls) atklāja simbiotiskas attiecības 1881. gadā parastās lāčtauces (*Monotropa hypopitys*) saknēs starp sēni un augu (Blaszkowski 2003). Savukārt, vācu zinātnieks profesors Alberts Bernhards Franks (1.B attēls), kurš bija augu fiziologs un pētīja meža augu patoloģiju, novēroja sēnes klātbūtni koku saknēs (Trappe 2005). 1885. gadā A.B. Franks nosauca sēnes sadarbību ar augu par mikorizu, kas tulkojumā no grieķu valodas nozīmē „sēņu



2.3.1.1.-1. attēls. Mikorizu simbiozes atklājēji. A – Franciszek Kamienski (1851 - 1912) atklāja simbiotiskās attiecības starp sēni un augu. B – Alberts Bernhards Franks (1839 - 1900) pirmais lietoja terminu „mikoriza”.

saknes". Interesanti, ka Franks uzskatīja mikorizu par obligāti nepieciešamu abu partneru barošanās nodrošināšanai.

A.B. Franks mikorizas iedalīja ekto- un endo-mikorizās. Kopš simbiozes atklāšanas pirms nedaudz vairāk kā 100 gadiem, var teikt, ka pirmo atklāja monotropoīdo mikorizas veidu un otro – ektomikorizu. Savukārt, arbuskulāro mikorizu atklāja A.B. Franka skolnieks vācu botāņikis A. Schlicht 1889. gadā (Koide, Mosse 2004). Viņš izpētīja daudzu sugu augu saknes, izveidoja pirmo mikorizālo un nemikorizālo augu sugu sarakstu. Arbuskulāro mikorizu A. Schlicht raksturoja kā endotrofisku mikorizas simbiozi, kad sēnes, ieaugot saknē no augsnes, neizmaina saknes anatomiju; kolonizētās saknes izskatās spēcīgas un veselīgas; hifas ir reti septētas un satur eļļas pilienu; hifas veidojas ziedkāposta formas šūnās (šodien šīs struktūras sauc par arbuskulām); kolonizācija ir ierobežota primārās mizas šūnās, bet visa maģistrālā sakne nav kolonizēta; reti kolonizēti ūdensaugi, bet kolonizāciju var atrast applūstošu vietu augu saknēs (Kyde, Gould 2000). Deviņpadsmitā gadsimta beigās un divdesmitā gadsimta sākumā atklāja pārējās arbuskulārās mikorizas struktūras: J.M. Janse – vezikulas 1897. gadā, J. Gallaud – arbuskulas 1905. gadā, F.R. Jones – apresoriju 1924. gadā (Koide, Mosse 2004). J. Gallaud izdalīja *Paris* un *Arum* mikorizas tipus atbilstoši tam, kā hifas saknes audos šķērso šūnas (skatīt 2.3.2. Mikorizu veidi).

Salīdzinot ar citu būtisku bioloģijas zinātnes atklājumu izdarīšanas laiku, piemēram, fotosintēzi 18. gadsimta beigās, mikorizu simbiozes pētniecība ir samērā jauna. Paradoksāli, bet mikorizas pētniecība kā patstāvīgs bioloģijas problemātikas novirziens formulēts tikai 1969. gadā (Koide, Mosse 2004). Pieaugot interesei par dažādu organismu funkcionālo mijiedarbību, kā arī līdz ar jaunu metožu parādīšanos bioloģijas zinātnes arsenālā, pētījumi mikorizu simbiozes jomā ir ievērojami paplašinājušies. Šobrīd mikorizu simbiozes pētniek apvienoti vairākas biedrībās, kas regulāri rīko starptautiskas konferences un izdod zinātniskus žurnālus.

2.3.1.2. Galvenie pētījumu virzieni pasaulē

Pasaulē pētī mikorizu simbiozes ekoloģiju, bioģeogrāfisko izplatību (Öpik *et al.* 2008b), nozīmi augu fizioloģijā – augu augšanā un attīstībā, stresu izturībā, augu minerālās barošanās veicināšanā. Pētījumi notiek lauka un kontrolētos apstākļos (*in vitro* kultūrās) un visos organismu izpētes līmeņos, sākot no ekosistēmas līdz gēniem.

Ekosistēmā jeb bioģeocenoze ir sugu savstarpēja atkarība biomas vienam no otra un no abiotiskās vides, kurā galvenais ir enerģijas plūsma caur barības ķēdēm un barības tīkliem, un barības vielu bioģeoķīmiskie cikli (Allaby 2004). Mikorizas piegādā saimniekaugam ūdeni un minerālvielas, tādējādi tās piedalās barības vielu apritē. Vairākās valstīs pētī mikorizu esamību dažādās ekosistēmās dažādu augu sugu vai dzimtu saknēs, lai noskaidrotu mikorizu sastopamības biežumu un to, kuras augu sugas neveido simbiozi. Piemēram, Brazīlijas tropu mežos pētīta arbuskulārā mikoriza

Commelinidae klases viendīgļlapjiem – Commelinaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Juncaceae, Poaceae un Typhaceae dzimtu augiem (da Silva *et al.* 2001). Visiem augiem konstatēja simbiozi. Savukārt, Ungārijā aizsargājamā teritorijā lapkoku mežos noteiktas arbuskulārās mikorizas sēņu sugas Virdžīnijas ķekarpapardei (*Botrychium virginianum*) ar molekulārajām metodēm (Kovács *et al.* 2007). Pārstāvētas bija *Glomus* un *Scutellospora* dzimtas. Līdzīgas metodes pielietotas ASV, kur pētītas arbuskulārās mikorizas astoņām paparžu sugām (West *et al.* 2009). Tomēr šajā pētījumā divām paparžu sugām nekonstatēja simbiozi. Jaunzēlandes tropu mežos aknu sūnas maršancijas (*Marchantia foliacea*) arī veido simbiozi ar arbuskulāro mikorizu (Russell, Bulman 2005). Eiropā ir daudz pētītas mikorizas dažādu veidu plāvās (piemēram, Carvalho *et al.* 2001; Ruotsalainen *et al.* 2002; Santos-González *et al.* 2007), arī ūdenstilpnēs augošiem augiem (Šraj-Kržič *et al.* 2009).

No arbuskulāro mikorizas sēņu populācijas augsnē ir atkarīga augu daudzveidība (Vandenkoornhuysen *et al.* 2003). Arbuskulārās mikorizas sēņu sugu populācijas pētī, izmantojot T-RFLP metodi, kas ir piemērota dažādu augsnes mikroorganismu sabiedrību konstatēšanai (Edel-Hermann *et al.* 2004). Analizē, kā invazīva un agresīva augu suga ietekmē arbuskulārās mikorizas sēņu populāciju blakus augošajām graudzālēm (Mummey *et al.* 2005). Salīdzina dažādus augsnes veidus, piemēram, smilšainā augsnē dominē Gigasporaceae dzimtas sēnes, savukārt, mālainā – Glomeraceae (Lekberg *et al.* 2007).

Visvairāk individuāli pētītā arbuskulārās mikorizas sēne ir *Glomus intraradices*. To pētī lauka apstākļos, *in vitro* eksperimentos (piemēram, Voets *et al.* 2009) un ģenētikas pētījumos (Lee, Young 2009).

Pētījumos ar molekulārām metodēm precizē visu mikorizu veidu sistemātiku, īpaši pētīt arbuskulāro mikorizu filu Glomeromycota (Schübler *et al.* 2001). Jorkas Universitātes zinātnieki Lielbritānijā Lee un Young (2009) pirmie atklāja pilnu mitohondrija genoma sekvenci *Glomus intraradices* sporas izolātam un secināja, ka Glomeromycota fila nav radniecīgs taksons pārējo mikorizu veidu simbiozes sēnēm no Ascomycota un Basidiomycota, kā līdz šim to uzskatīja.

Arbuskulārās mikorizas sēnes nav iespējams pētīt bez saimniekauga saknes, jo apoplasta mizas šūnās hifas izveido raksturīgās struktūras – arbuskulas un vezikulas, lai gan sporas dīgst augsnē un *in vitro* bez auga klātbūtnes. *In vitro* apstākļos parasti izmanto burkānu saknes, lai pētītu arbuskulārās mikorizas sēņu bioloģiju – micēlija arhitektūru, sēnes attīstības dinamiku, sporu ontogēnēzi, signālmehānismus, kā un kad notiek sakņu kolonizācija jeb mikorizācija un kas to veicina. *In vitro* apstākļos arbuskulārās mikorizas ārējais micēlija tīkls nodrošina ātrāku augu kolonizāciju (Voets *et al.* 2009), jo Petri traukā pie burkānu saknēm, kurās ir arbuskulārās mikorizas sēņu struktūras, pievienotajām lucernas (*Medicago truncatula*) četras dienas vecajiem augiem arbuskulas un vezikulas parādījās pēc sešām eksperimenta dienām.

Pēc publikāciju skaita un referātiem starptautiskās konferencēs var spriest, ka pasaulē visvairāk pētī arbuskulāro un ektomikorizu. Iemesls tam varētu būt ekonomiskās un tautsaimniecības vajadzības. Tādēļ pētī arbuskulārās mikorizas nozīmi lauksaimniecībā izmantojamo augu audzēšanā stresa faktora

klātbūtnē, piemēram, augsnes sasāļošanās un sausums, fungicīdu ietekme uz simbiozi (Campagnac *et al.* 2009). Savukārt, ektomikorizas svarīgas mežu platību atjaunošanā un koksnes iegūšanā. Lai gan tie ir praktiski pētījumi, tomēr uz šīs bāzes ir radīti arī inovatīvi produkti, piemēram, kūdras maisījums ar arbuskulārās mikorizas sporām un kolonizētiem sakņu fragmentiem „Mycosym” (www.mycosym.ch), kuru pievieno augsnei, lai izveidotu augi ar sēni simbiozi, lai mazāk būtu jālieto minerālmēsli, kas, savukārt, samazinātu ūdensteču un ūdenstilpņu eitrofikāciju.

Skatoties uz pasaules ģeogrāfisko karti, Ziemeļpuslodē vairāk pētī ektomikorizas, savukārt Dienvidpuslodē – arbuskulārās mikorizas. To varētu skaidrot ar arbuskulārās mikorizas plašo izplatību visos kontinentos, piemēram, araukārijas Brazīlijas mežos veido simbiozi ar arbuskulāro mikorizu, nevis kā vairums koki ar ektomikorizas sēnēm (Moriera *et al.* 2007). Savukārt, ektomikoriza ir vairāk sastopama Ziemeļu puslodes nemorālo un boreālo mežu daļā.

2.3.1.3. Pētījumi Baltijā un Latvijā

No trim Baltijas valstīm, tieši Igaunijas mikorizu pētnieki var lepoties ar vislabākajiem sasniegumiem. Igaunijā arbuskulārās mikorizas pētniecībā galveno uzmanību pievērš sēņu sugu daudzveidībai. Maarja Öpik ar zinātnieku grupu (Öpik *et al.* 2006) ir veikusi literatūras analīzi par arbuskulārās mikorizas sēņu sugu sastāvu dažādās ekosistēmās visā pasaulē. Visvairāk arbuskulārās mikorizas sēņu sugu vienas augu sugas saknēs var atrast tropiskajos mežos – 18 sugas, mērenā klimata pļāvās astoņas sugas, mērenā klimata mežos piecas līdz sešas sugas, biotopos ar stipru antropogēno ietekmi piecas sugas. Pētot arbuskulārās mikorizas sugu daudzveidību Igaunijas boreālajos mežos dažādu lakstaugu saknēs gan dabiskos, gan kontrolētos apstākļos, novērota augstu sēņu bioloģisko daudzveidību gan dabiskā mežā, gan vidēji izstrādātā mežā (Öpik *et al.* 2008a; Uibopuu *et al.* 2009). Sēņu sugu daudzveidībai nenovēro sezonālo dinamiku, bet gan sēņu sugu atkarību no augu sugas. Paralēli tam, nosakot sēņu sugas ar molekulārām metodēm, precizēts Glomeromycota filoģenētiskais koks (Öpik *et al.* 2008a). Līdz šim arbuskulāro mikorizas sēņu sugas noteica pēc sporu morfoloģiskajām pazīmēm, bet 20. gadsimta 90.-o gadu beigās sāka lietot molekulārās metodes. Līdz ar to, pētījumos atklājas jaunas arbuskulāro mikorizu veidojošās sēņu sugas un aprakstītajām sugām atklāj DNS nukleotīdu secību. Pašreiz tie ir aktuālākie arbuskulārās mikorizas pētījumi Igaunijā, kuru praktisko pusi realizē sadarbībā ar Lielbritānijas Skotijas Laukaugu pētniecības institūtu (*Scottish Crop Research Institute*). Paralēli tam, Maarja Öpik ar starptautisku zinātnieku grupu interesējas par arbuskulārās mikorizas sēņu bioģeogrāfisko izplatību (Öpik *et al.* 2008b). Šajā jomā ir vairāk jautājumu, nekā atbilžu, jo mikroorganismiem ir grūtāk notiekt to izplatības areālu, salīdzinot ar augiem vai dzīvniekiem.

Igaunijā pētīta arī arbuskulārās mikorizas sastopamība aizsargājamo augu saknēs dabiskos un kontrolētos apstākļos (Öpik *et al.* 2003; Moora *et al.* 2004). Pētījuma mērķis bija noskaidrot, kāpēc meža silpurene (*Pulsatilla patens*) ir reta, sastopama tikai boreālajos mežos, bet pļavas silpurene

(*Pulsatilla pratensis*) plaši izplatīta Igaunijas mežos un pļavās. Pamatā bija izvirzīta hipotēze, ka arbuskulārās mikorizas sugu sastāvs atšķiras retajiem un bieži sastopamajiem vienas dzimtas augiem, taču eksperimentu rezultāti to neapstiprināja.

Igaunijas boreālajos mežos pētīta arī ekto- un erikoīdā mikoriza. Mikorizu sēņu sugas un morfoloģija aprakstīta apaļlapu ziemcietes (*Pyrola rotundifolia*) saknēs (Vincenot *et al.* 2008), jo šis augs iegūst daudz oglekļa no simbiozes.

Iespējams, ka arbuskulāro mikorizu pētniecība nav īpaši aktuāla Lietuvā, jo zinātnisko žurnālu datu bāzēs, kuras pieejamas Internetā, publikācijas par šo simbiozes veidu līdz šim nav atrodamas. Eiropā notikušajās starptautiskajās konferencēs par mikorizām 2006. un 2008. gadā Lietuvas zinātnieki nav piedalījušies. Toties, zinātnisko žurnālu datu bāzēs ir atrodama publikācija par priežu skuju un ozolu lapu nobiru ietekmi uz ektomikorizu sugu daudzveidību, kas kolonizē divgadīgu priežu (*Pinus sylvestris*) stādu saknes. Pētījumi veikti daļēji kontrolētos apstākļos Viļņas Universitātes Botāniskajā dārzā (Aučina *et al.* 2007). Šajā darbā ektomikorizu sugu noteikšanā izmantotas molekulārās metodēs. Rezultāti rāda, ka ozolu lapu nobirās bija divas reizes lielāka sēņu sugu daudzveidība, nekā priežu skuju nobirās.

Latvijā pirmie publiski pieejamie darbi par arbuskulāro mikorizu ir 1939. gadā Michļa Gēvers „LU Botāniskā dārza kultivēto augu mikoriza” un 1940. gadā Asna Jofe „Pētījumi par *Solanum tuberosum* mikorizu”. Šajos darbos pētāmajiem augiem ir konstatēta mikorizu simbioze un tā ir aprakstīta. Turpmākajos gados arbuskulārās mikorizas pētniecībā bija pārtraukums. Vēlāk, jau pēc 2. Pasaules kara, Mežsaimniecības problēmu institūtā „Silava” 20. gadsimta 50-os un 60-os gados ektomikorizu pētīja Alfons Eglīte (Tālis Gaitnieks, personīgais ziņojums). A. Eglīte atklāja, ka koks ar ektomikorizas sēņu palīdzību spēj uzņemt minerālvielas slikti šķīstošās formās. Tas ektomikorizas zinātnē bija nozīmīgs pavērsiens, ko novērtēja arī citu valstu zinātnieki. Ektomikorizu eglēm 80-os gados pētīja Dace Sīcta. Turpmākajā periodā, no 90-o gadu vadaus līdz 21. gada sākumam *Dr. silv.* Tālis Gaitnieks ar zinātnieku grupu Latvijas Valsts Mežzinātnes institūtā „Silava” pētīja eglēm ektomikorizas kūdras augsnēs, mikorizācijas intensitāti kokaudzētavās un tās nozīmi kokaugu izturības nodrošināšanu pret sakņu piepi.

Plašāka mikorizu pētniecība Latvijā atjaunojās 21. gadsimta sākumā. 2000. gadā Guna Noldt (2000) aizstāvēja promocijas darbu par tropu augu sakņu anatomiju un konstatēja arbuskulārās mikorizas struktūras pētāmo augu saknēs. Latvijas augiem arbuskulārās mikorizas regulārāk sāka pētīt pēc latviešu izcelsmes ASV zinātnieka *Dr. agr. chem.*, profesora Jāņa Skujiņa (1926 - 2005) iniciatīvas LU Bioloģijas institūtā. Sadarbībā ar bioloģi Ligitu Liepiņu pētīja arbuskulāro mikorizu un augu savstarpējo saistību Latvijas augsnēs un mikorizu-augu meristēmu mijiedarbību. Sadarbībā ar Skrīveru lauksaimniecības institūtu skaidroja minerālmēslojumu ietekmi uz arbuskulārās mikorizas aktivitāti graudzāļu saknēs kaļķotos un nekaļķotos parauglaukumos (Druva-Lūsīte *et al.* 2005).

No 2005. gada LU Bioloģijas fakultātē uzsākti pētījumi par mikorizu iespējamo adaptīvo nozīmi

savvaļas augiem jūras piekrastes biotopos. Šo pētījumu mērķis ir noskaidrot, kā mikorizu simbioze saistīta ar dažādu sugu augu efektīvu funkcionēšanu krasi nevienmērīgu vides apstākļu ietekmē.

Nacionālā Botāniskajā dārzā Salaspilī kopš 2007. gada pēta orhideju mikorizu attīstību *in vitro* audzētu orhideju dzimtas augu saknēs, kas pēc tam iestādīti substrātā, kurā ir piejaukta meža augsne (Kļaviņa *et al.* 2009).

Šobrīd Latvijā būtu jāattīsta erikoīdās mikorizas pētīšana ēriku dzimtas augiem – rododendriem, dzērvenēm, mellenēm. Šiem augiem ir komerciāla vērtība gan Latvijas tirgū, gan eksportam. Izveidojot inovatīvu uz erikoīdās mikorizas pamata veidotu produktu šo augu augšanas un izturības veicināšanai, sekmētu kvalitatīvu košumkrūmu un cilvēka veselībai nepieciešamu ogu audzēšanu.

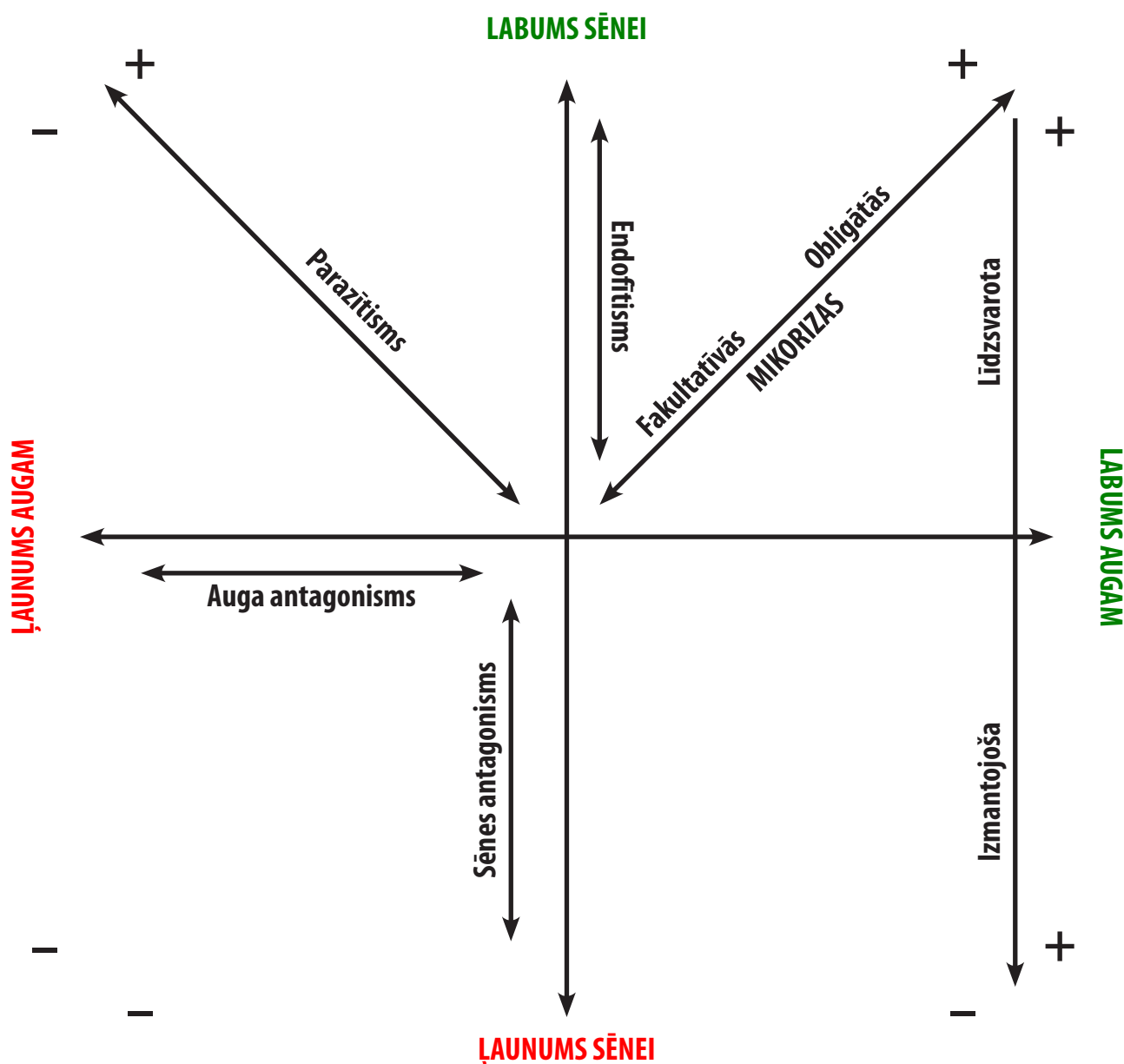
2.3.2. Mikorizu evolūcija un mikorizas definīcija

Dati par augu sugu daudzumu, kam ir raksturīga mikorizu simbioze, dažādos literatūras avotos ir atšķirīgi. Tas saistīts ar to, kādas augu grupas analizētas uz mikorizu simbiozu klātbūtni. No visiem sauszemes augiem, 80 % sugu un 92 % dzimtu ir mikorizālas. Segsēkļiem šī proporcija ir attiecīgi 85 % un 94 %. Vaskulārajiem augiem 95 % sugu ir mikorizālas. Atsevišķi paparžaugiem mikorizu biežums ir 52 % un 93 %, bet sūnaugiem – 46 % un 71 % (Wang, Qiu 2006). Citi pētnieki uzskata, ka pat 90 % sauszemes augu sugu ir mikorizālas (Selosse *et al.* 2006). Savukārt, 60 % augu sugu veido tieši arbuskulāro mikorizu (AM; Smith, Read 1997).

Arī no evolūcijas viedokļa AM ir visveiksmīgākā augu sakņu simbioze. Fosilijas parādījušas, ka AM simbioze ir radusies jau pirms 400 miljoniem gadu un kopš tā laika nav būtiski mainījusies. Pirmajiem sūnaugiem līdzīgajiem sauszemes augiem vēl nebija attīstītas sakņu sistēmas, bet tiem jau piemita vezikulāri-arbuskulārajai mikorizai līdzīgas endofītiskas asociācijas (Brundrett 2002). Šāds AM raksturs liek domāt, ka šim simbiozes veidam ir bijusi būtiska nozīme sauszemes kolonizācijas procesā (Simon *et al.* 1993).

Pēc vispārpieņemtās definīcijas, mikoriza ir simbiotiska mutuālistiska asociācija starp sēni un augu. Lai arī sākotnēji ar terminu “simbioze” aprakstīja arī parazitiskas asociācijas, mūsdienās ir pieņemts par simbiozi uzskatīt tikai labvēlīgas asociācijas. Atbilstoši mikorizu simbiozes morfoloģiskajai un funkcionālajai daudzveidībai, tā jādefinē iespējami plašākā veidā, t.i., “simbioze ir divu vai vairāku organismu kopdzīve”. Ar terminu “mutuālisms” jāsaprot, ka asociācijā iesaistītie organismi (divi vai vairāki) gūst savstarpēju labumu no šīm attiecībām. Mikorizu simbiozes vieta augu-sēņu attiecību dimensijā ar uzsvaru uz labuma gūšanu ir parādīta 2.3.2.-1. attēlā. Mutuālisms šajā diagrammā parāda, ka abas simbiozē iesaistītās sugas ir veiksmīgākas kopā, nekā tās ir kā atsevišķi indivīdi.

Tomēr arī mikorizas nevar aprakstīt kā absolūti mutuālistiskas, jo labuma gūšana sēnei nav iespējama mikoheterotrofo augu asociāciju gadījumā, kādas ir daudziem orhideju dzimtas augiem. Daži autori iesaka lietot terminus “līdzsvarots” mutuālistisko mikorizu raksturošanai un “izmantojošs” nemutuālistisko



2.3.2.-1. attēls. Augu-sēņu attiecību dimensija ar mikorizas vietu tajā. ++, abpusējs labums; +, relatīvs labums; -, kaitējums. Pēc Brundrett (2004).

mikorizu raksturošanai (Brundrett 2004). No šī viedokļa, lielākā daļa mikorizu asociāciju uzskatāmas par līdzsvarotām (2.3.2.-1. tabula). Tāpēc koriģētā mikorizu definīcija ir sekojoša: mikoriza ir simbiotiska asociācija, kas izveidojusies starp sēni (specializējusies dzīvei augsnē un augā) un dzīva auga sakni (vai citu substrātā izvietotu orgānu), ir nepieciešama vienam no vai abiem partneriem un primāri nodrošina barības vielu pārvietošanos; mikorizas atrodamas specializētu auga orgānu veidā, kur sinhronizēta auga-sēnes attīstība izraisa ciešu kontaktu (Brundrett 2004).

Jebkuras simbiozes gadījumā, tajā iesaistītie simbionti var būt “obligāti”, ja to dabiskais partneris nevar eksistēt viens, vai “fakultatīvi”, ja to dabiskais partneris var funkcionēt arī bez šīm simbiotiskajām

2.3.2.-1. tabula. Pierādījumu apkopojums mikorizu kā līdzsvarotu asociāciju definēšanai (pēc Brundrett 2004)

Hipotēze	Pierādījumi
Saimniekauga un mikorizas produktivitāte ir saistītas	Korelācija starp auga gūto labumu (ražu vai vairošanos) un mikorizas sēnes kolonizācijas pakāpi Korelācija starp ektomikorizas sēnes produktivitāti un saimniekkoka dominanci Sēnes sporulācijai nepieciešama mikorizas veidošanās Auga produktivitāte ir zema, ja augsnes faktori inhibē mikorizas sēnes darbību (fungicīdi, traucējumi, pH, sāļums, applūšana, temperatūra u.c.) Sēnes produktivitāti samazina faktori, kas nodara ļaunumu augam (herbicīdi, piesārņojums, traucējumi u.c.)
Abi partneri atrodas kopā	AM sēnes nav spējīgas izdzīvot saprofitiski un var aug tikai kopā ar saimniekaugu Ektomikorizas sēnes dabā sastopamas tikai kopā ar atbilstošu saimniekaugu Pēc būtiskiem traucējumiem mikorizas sēņu biomasa un daudzveidība ekosistēmā pieaug paralēli augu biomasai un daudzveidībai Lai audzētu kokus eksotiskās vietās, ir nepieciešama ektomikorizas sēņu pielietošana
Vienlaicīgas abpusējas patēriņa izmaiņas starp augu un sēni	Agrīnās sukcesijas stadijās notiek augu un AM sēņu kopīga izplatīšanās Konstatētas sinhronizētas barības vielu divpusējas plūsmas Būtiskas enerģijas (metabolītu) plūsmas no auga uz sēni aktīvās asociācijās Būtiskas ar sēnes darbību saistītas minerālvielu plūsmas no augsnes uz augu aktīvās asociācijās Barības vielu plūsmasvai augu augšanas reakcija ir proporcionāla simbiotiskās saskarsmes laukumam Augsnes hifu attīstība kā reakcija uz augu augšanu vai barības vielu nepieciešamību
Savstarpēja auga un sēnes fizioloģiskā atkarība	Barības vielu uzkrāšanos augos var izskaidrot ar mikorizu fenoloģiju Augu mikorizu atkarība konstatēta daudziem augiem reālistiska augsnes barības vielu līmeņa klātbūtnē Lielākās daļas augu mikorizālas saknes efektīvāk uzņem barības vielas, nekā nemikorizālas saknes
Sinhronizēta attīstība	Lielākā daļa mikorizas sēņu ir obligātie simbionti Mikorizas izveidei nepieciešama sakņu augšana Barības vielu uzņēmšana ir sinhronizēta ar mikorizu veidošanos un augsnes hifu aktivitāti

attiecībām. Visas AM sēnes un lielāko daļu ektomikorizas sēņu uzskata par obligātiem simbiontiem, kas nav spējīgi eksistēt bez auga klātbūtnes, savukārt, erikoīdo mikorizu sēnes nav obligāti augu partneri, bet orhideju mikorizu sēnes ir pilnībā neatkarīgas no to saimniekaugiem. No simbiozē iesaistītā auga viedokļa, teorētiski tie var būt obligāti mikorizāli, fakultatīvi mikorizāli un nemikorizāli. No praktiskā viedokļa, mikorizu simbiozes līmenis dažādu sugu augu saknēs var variēt plašās robežās no pastāvīgi augsta līmeņa līdz pastāvīgam simbiozes iztrūkumam. Šie galējie stāvokļi varētu būt par kritēriju obligāti mikorizālu un nemikorizālu augu definēšanai. Ja novēro no dažādiem apstākļiem atkarīgu mainīgu mikorizas simbiozes pakāpi, tad šādus augus ir pamats uzskatīt par fakultatīvi mikorizāliem, ar to saprotot līdzsvarotu asociāciju, kur auga gūtais labums ir atkarīgs no augsnes auglības (Brundrett 2002). Parasti mikorizu simbioze kā adaptācija barības vielu efektīvai iegūšanai

no augsnes tiek pretnostatīta augu adaptācijai, kas palielina minerālvielu uzņemšanas efektivitāti – stipri sazarotas, smalkas un garas saknes ar lielu sakņu matiņu daudzumu. Uzskata, ka šāda difūza sakņu sistēma ir raksturīga augiem biotopos ar dabiski zemu mikorizu kolonizācijas līmeni, kamēr augiem ar augstu mikorizas intensitāti pārsvarā ir rupjāka sakņu sistēma (Brundrett 2002). Obligāti mikorizāliem augiem raksturīgs mazāks sakņu augšanas ātrums, tās ir ilgmūžīgākas un mazāk reaģē uz minerālelementu pieejamību augsnē. Tā kā iedalījumam obligātos un fakultatīvos mikorizālos augos nav nekādu kvantitatīvo kritēriju, jautājums drīzāk ir par dažādu sugu augu atšķirīgām adaptācijām un to funkcionālo efektivitāti suboptimālos minerālās barošanās apstākļos.

Vēl sarežģītāks ir jautājums par nemikorizālo augu sugu pastāvēšanu. Kā viena no svarīgākajām nemikorizālo augu pazīmēm ir minēta spēja efektīvi pretoties mikorizas sēņu kolonizācijai, izvairoties no funkcionālu asociāciju veidošanās (Brundrett 2002). Liela daļa šāda veida informācijas ir saistīta ar pētījumiem, izmantojot mutantās, mikorizas neveidojošās formas augu sugām, kuras normāli ir obligāti mikorizālas. Šādi mutanti bloķē AM sēņu iekļūšanu tālāk par saknes perifēriju, inducējot aizsargreakcijas pret sēni, bet šī spēja ar laiku samazinās, un vecākās saknēs var novērot AM hifu endofitisku augšanu. No otras puses, analizējot augu sugas, kuras neveido mikorizu simbiozi dabiskos apstākļos, tiek uzsvērts, ka morfoloģiski šo augu sakņu sistēma līdzinās fakultatīvi mikorizālo augu sakņu sistēmai (Brundrett 2002). Atsevišķām nemikorizālām sugām raksturīga specializētu sakņu sistēmas pielāgojumu attīstība [t.s. klāsteru saknes (*cluster roots*), kas rizosfērā izdala organiskos savienojumus, lokāli modificējot augsnes pH]. Vēl viens nemikorizālo augu aspekts saistīts ar pieņēmumu, ka augi no nemikorizālām dzimtām parasti aug “ekstrēmās” vai traucētās augtenēs, kur mikorizas sēņu klātbūtne dotu ierobežotu labumu augsnes applūšanas vai paaugstināta sāļuma rezultātā.

No simbiozes evolūcijas viedokļa uzskata, ka visiem sauszemes augiem ir bijuši mikorizāli priekšteči, bet atsevišķas sugas tālākās sekundārās evolūcijas gaitā atbrīvojušās no mikorizu simbiozes. Nemikorizālu augu evolūcija korelē ar tādu augu īpašību parādīšanos, kā auga izmēru samazināšanās, dzīves cikla saīsināšanās, veģetatīvās vairošanās rašanās, ekstensīvas sakņu sistēmas un lielu uzglabāšanas orgānu attīstība (Kytöviita 2005).

Agrāko gadu literatūrā kategoriskā apzīmējuma “nemikorizāla suga” vietā biežāk lietots apzīmējums “iespējami nemikorizāla vai reti mikorizāla”. Tomēr, kā tipiski nemikorizālas tiek uzskatītas veselas augu dzimtas, piemēram, Chenopodiaceae un Cyperaceae un atsevišķas ģintis citādi mikorizālās dzimtās. Līdz ar to, pirmā hipotēze par mikorizālo un nemikorizālo augu sadalījumu pieņem, ka tas noteik pēc taksonomiskās līdzības. Otra hipotēze uzsver to, ka nemikorizālu augu parādīšanās saistīta ar noteiktām sukcesijas stadijām augu sabiedrībās. Lai arī ir saprotams, ka nav īpašas jēgas izdalīt kādu augsta līmeņa augu taksonu (piemēram, dzimtu) kā nemikorizālu, jo šādi dati nesniedz būtisku bioloģisko informāciju tajos ietvertu sugu funkcionālās daudzveidības dēļ, jaunākajā mikorizu literatūrā ir mēģinājumi rast vispārīgāku nemikorizālo un fakultatīvi mikorizālo augu pastāvēšanai no ekofizioloģiskā viedokļa. Tāpēc arī trešā hipotēze saistīta ar specifisku adaptāciju esamību augu

minerālās barošanās uzlabošanai vai arī vides apstākļu specifisku ietekmi. Tā piemēram, ziedaugu nemikorizītāti var skaidrot ar specializētu barošanās veidu vai arī ar eksistenci mikorizu simbiozi bremsējošos biotopos (Brundrett 2009). Pirmajā gadījumā, tie ir augi, kas parazitē uz citu augu saknēm, piesaistoties tām ar haustorijām, kukaiņēdāji, kā arī augi ar klāsteru saknēm. Otrajā gadījumā tie ir hidrofīti (it īpaši, peldošie augi) un mitrāju augi (it īpaši, sāļo mitrāju augi), epifīti, arktikas un kalnu augi, degradētu biotopu augi, nezāles, kā arī tuksnešu un sāļo tuksnešu augi. Tomēr, lai izdarītu vispārinošus secinājumus par konkrētas augu sugas nemikorizītāti, nepieciešami padziļināti pētījumi dabiskos apstākļos, analizējot gan kolonizācijas iespējamo sezonālo raksturu, gan simbiozes atkarību no konkrētiem ar biotopu saistītiem vides apstākļiem.

Mikorizu definīcijas kontekstā nepieciešams analizēt vēl vienu simbiozes formu augu saknēs, t.s. tumšos septētos endofītus un to iespējamo saistību ar mikorizu simbiozi. Līdztekus ar mikorizu simbiozes atklāšanu, augu saknēs atrastas atšķirīgas iekššūnu struktūras – vienkāršas, sazarotas, hifas, kas reizēm veido īsus, sazarotus segmentus, kas līdzīgi hlamidosporām. Saimniekauga sakņu mizas šūnās hifas agregējas grupās, veidojot stromatiskus gumiņus ar bieziem apvalkiem (Jumpponen, Trappe 1998). Kolonizācijas veids ir raksturīgs dažādām augu sugām, netakarīgi no tā, vai tās veido arbuskulāro, erikoīdo, orhideju vai ektomikorizu. Tādas pašas sēņu struktūras novērotas arī nemikorizālajiem augiem. Uzskata, ka kolonizētās saknes morfoloģiju pārsvarā kontrolē saimniekaugs (Jumpponen, Trappe 1998). Pēc sēnes rakstura, tās pieder konīdiju sēnēm vai sterīlām asku sēnēm, un ir atšķiramas no mikorizu sēnēm pēc melanizētu, septētu hifu parādīšanās augu saknēs starp šūnām vai šūnu iekšienē (Jumpponen 2001).

Būtisks ir jautājums par tumšo septēto endofītu (TSE) funkcionālo nozīmi simbiozes kontekstā un par iespējamo saistību ar mikorizu simbiozi. Kā analizēts jau iepriekš, mikorizu simbioze ir mutuālistiskas attiecības, tātad, labumu no simbiozes gūst abi partneri. TSE gadījumā to ietekme uz augu var būt gan pozitīva un neitrāla, gan arī izteikti negatīva (Jumpponen 2001). Tātad, dažādi TSE taksoni var veidot asociācijas, kas mainās no mutuālistiskām līdz vāji un izteikti patogēnām. Par TSE iespējamo patogenicitāti liecina arī tas, ka šīm sēnēm ir ievērojama celulolītiskā un proteolītiskā aktivitāte, kā arī tās izdala apkārtējā vidē lakāzi, lipāzi, amilāzi un polifenoloksidāzi, tātad, virkni hidrolītisko enzīmu, kas piedalās auga šūnu komponentu un organisko rezerves vielu sadalīšanā (Jumpponen, Trappe 1998). TSE saimniekauga šūnās veido saskarsmi, kas liecina par iespējamo biotrofisko barošanās veidu un oglekļa savienojumu nodošanu no saimniekauga sēnei (Jumpponen 2001). Tām ir arī ārpusmatriksa micēlijs, kas dod iespēju saņemt papildus resursus auga piegādātajiem, un tas varētu liecināt par mutuālistiskas mijiedarbības klātbūtni. Jāsecina, ka noteiktās sēnes-saimniekauga kombinācijās un zināmu vides apstākļu ietekmē TSE asociācija var darboties līdzīgi mikorizu simbiozei, palielinot saimniekauga barības vielu uzņemšanu un veicinot tā augšanu. Līdz ar to, TSE asociācija ir jāņem vērā, izvērtējot mikorizu simbiozes daudzveidību un atbildes reakcijas uz to (Jumpponen 2001).

2.3.3. Mikorizu veidi, to struktūras un nozīme

Mikorizu asociācijas veido morfoloģiski atšķiramas dažādas struktūras, tāpēc tieši morfoloģiskos kritērijus izmanto mikorizu simbiozes klasifikācijā. Mikorizu veidi ir atkarīgi no sēņu sugas, kas kolonizēs sakni, un arī no saimniekauga ģints. Sākotnēji mikorizas dalīja endomikorizās, ektomikorizās un ektendomikorizās, pamatojoties uz sēnes relatīvo novietojumu sakņu sistēmā. Mūsdienās mikorizas iedala septiņos veidos – arbuskulārā, ekto, ektendo, arbutoīdā, monotropoīdā, erikoīdā un orhideju mikoriza. Pamatojoties uz anatomiskajām īpatnībām un specifiskām saimniekaugu un sēņu sugām ir noskaidrots, ka AM, erikoīdā un orhideju mikoriza ir nesaistīti endomikorizu veidi. Raksturīgākās mikorizu veidu pazīmes ir apkopotas 2.3.3.-1. tabulā pēc Smith un Read (2008).

Ir skaidrs, ka mikorizu klasifikācijā izmantotās strukturālās pazīmes var regulēt gan saimniekauga, gan sēnes īpašības, kā arī mijiedarbība starp abiem partneriem (Brundrett 2004). Mikorizu klasifikācija atkarībā no abu partneru īpašībām parādīta 2.3.3.-1. attēlā. Tomēr, mikorizu klasifikāciju izmantotajām praktiskajām definīcijām būtu jābalstās uz auga kontrolētajām pazīmēm, jo sēnes kontrolētās pazīmes individuālu augu līmenī ir ārkārtīgi mainīgas. Tā piemēram, lielāko daļu sēnes definēto AM apakštipu (morfotipu) parasti var atrast vienas saknes robežās, tāpat arī vienam saimniekaugam var būt daudzi ektomikorizas morfotipi, kas saistīti ar konkrēto sēni.

Arbuskulārās mikorizas (AM) sēnes veido simbiozi gandrīz ar visām augu sugām no sūnu fila (Bryophyta), paparžu fila (Pteridophyta), segsēkļiem (Gymnospermae) un daļu no kailsēkļiem (Angiospermae). Šo mikorizu simbiozes veidu definē pēc arbuskulu iespējamās klātbūtnes. Mikorizu pētnieku vidū nav vienotības jautājumā par to, vai šī tipa simbiotiskā asociācija būtu jāsauc par

2.3.3.-1. tabula. Mikorizu klasifikācija un tās veidu raksturīgākās pazīmes. Sēņu struktūras ir minētas pieaugušā stadijā, nevis attīstības vai novecošanās stadijās. Iekavās norādītais ir retos gadījumos sastopams. † Visas orhidejas agrā dīgšanas stadijā ir bez hlorofila. Pieaugušas vairums tās kļūst zaļas. Sēņu taksoni saīsināti no Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota. Augu taksoni saīsināti no Bryophyta, Pteridophyta, Monotropideae, Gymnospermae un Angiospermae

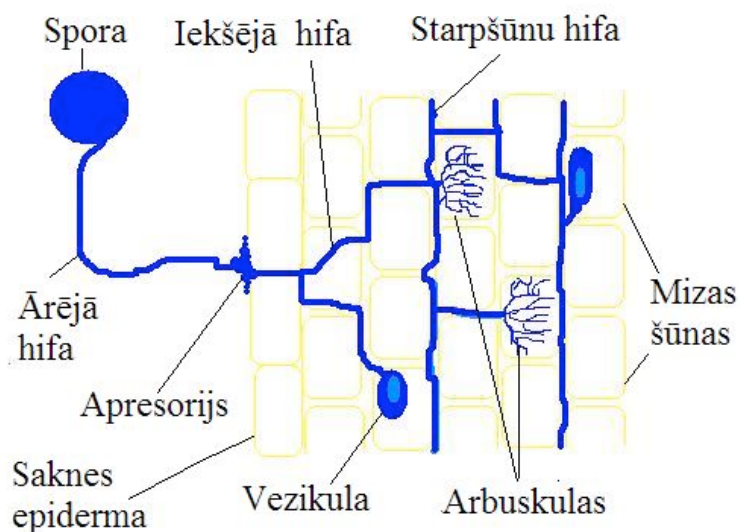
Pazīmes	Arbuskulārā mikoriza	Ekto-mikoriza	Ektendo-mikoriza	Arbutoīdā mikoriza	Monotropidā mikoriza	Erikoīdā mikoriza	Orhideju mikoriza
Septētas hifas	–	+	+	+	+	+	+
Aseptētas hifas	+	–	–	–	–	–	–
Iekššūnas kolonizācija	+	–	+	+	+	+	+
Sēņu uzmanva	–	+	+ vai –	+ vai –	+	–	–
Hartiga tīkls	–	+	+	+	+	–	–
Augi bez hlorofila	– (+)	–	–	–	+	–	+†
Sēņu taksoni	Glomero	Basidio / Asco (Glomero)	Basidio / Asco	Basidio	Basidio	Asco	Basidio
Augu taksoni	Bryo Pterido Gymno Angio	Gymno Angio	Gymno Angio	Ericales	Mono	Ericales Bryo	Orchidales

(A) VEZIKULĀRI-ARBUSKULĀRĀ MIKORIZA		(B) EKTOMIKORIZA	
NOSAKA AUGS	NOSAKA SĒNE	NOSAKA AUGS	NOSAKA SĒNE
Izlocīta	Lineāra	Epidermas	Mizas
Pilišveida	<i>Glomus</i> tips	Arbutoīdā	Virspusējā
Iekšējās mizas	<i>Scutellospora & Gigaspora</i>	Monotropoīdā	Ektendo-
Izmantojoša	<i>Acaulospora</i> tips	Pārejas šūnu	Tuberkulēta
Cita veida	Smalkie endofīti		Mezofēlija
	Vidējie endofīti		Cita veida
	Citi		

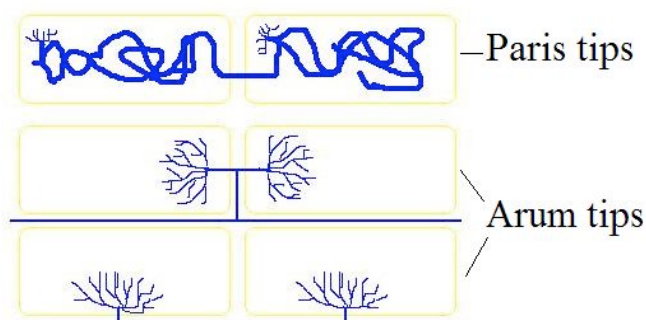
2.3.3.-1. attēls. Vezikulāri arbuskulārās mikorizas (A) un ektomikorizas (B) morfoloģiskā klasifikācija atkarībā no saimniekauga īpašībām un to morfotipi atkarībā no sēnes īpašībām.

arbuskulāro mikorizu vai vezikulāri-arbuskulāro mikorizu (Brundrett 2004). Pašlaik dominē uzskats, ka piemērotāks noaukums ir AM, kas arī konsekventi tiek lietots šī darba ietvaros. Šis apsvērums balstās uz faktu, ka dažas Glomeromycota sēnes neveido vezikulas. Tomēr ir saprotams, ka arī arbuskulu klātbūtne nav absolūta un to funkcionālā nozīme līdz galam nav noskaidrota.

Arbuskulārās mikorizas sēnes hifa ir viēnsūnas micēlijs, kurā nav šķērssienu jeb septu (no latīņu valodas septum – žogs, siena). Augu sakņu kolonizācija AM gadījumā shematiski parādīta 2.3.3.-2. attēlā. Dīgstošai sporai izveidojas hifa, kura ieurbjas saknes audos. Sasniedzot saknes epidermu, hifa uzbiezinās. Šo uzbiezinājumu sauc par apresoriju. Hifa saknes mizas šūnās izveido noteikta veida



2.3.3.-2. attēls. Shematisks saknes kolonizācijas attēls, kuras laikā izveidojas arbuskulārās mikorizas simbiozes struktūras – hifas, vezikulas un arbuskulas. Sakne attēlota garengriezumā.



2.3.3.-3. attēls. Shematizēta AM sakņu kolonizācijas morfoloģijas veidu diagramma. Ar zilo krāsu ir attēlotas hifas un sazarotas hifas jeb arbuskulas sakņu mizas šūnās.

struktūras – vezikulas un arbuskulas. Vezikula ir paplašināta hifa, kurās uzkrājas lipīdi un citoplazma. No vezikulas var izveidoties iekššūnas sporokarps, kuros attīstās arbuskulārās mikorizas sēnes sporas. Vezikulas dzīves cikls saknē ilgst līdz vienam gadam. Arbuskula veidojas no labi attīstītās hifas, kas dihotomiski sazarojas. Arbuskula piedalās barības vielu maiņā starp saimniekaugu un sēni. Tās dzīves cikls saknē ilgst no vienas līdz divām nedēļām – tā pāris dienu laikā izveidojas, funkcionē un tad noārdās.

Atkarībā no tā, kādā veidā hifas saknes audos šķērso šūnas, visas AM asociācijas sadala *Arum* un *Paris* tipos (2.3.3.-3. attēls). Tie ir sakņu kolonizācijas morfoloģijas veidi, kuri nosaukti pēc tipisko augu sugām, kam tie novērojami – attiecīgi *Arum maculatum* un *Paris quadrifolia* (Dickson *et al.* 2007). *Arum* tipa arbuskulārās mikorizas hifa izplešas relatīvi ātri starpšūnu telpā. Tā tikai konkrētās vietās ieurbjas mizas šūnās un izveido tur vienu sazarotu arbuskulu. Barības vielu apmaiņai šī tipa VA mikorizai sēne auga mizas šūnās veido smalkus arbuskulu zarojumus ar plāniem šūnapvalkiem. Arī auga mizas šūnu šūnapvalki ir pārveidoti un ir ļoti plāni (Peterson, Massicotte 2004). *Paris* tipa mikorizā iekšējie hifu tinumi plaši izplatās no šūnas uz šūnu un var izveidot vairākas struktūras vienā šūnā (Smith, Read 2008). Arbuskulas un arbuskulu tinumi ir atdalīti no auga saknes mizas šūnu citoplazmas ar periarbuskulāro membrānu un matriksa materiālu, kas veidojies no auga simbionta. Barības vielu apmaiņa *Paris* tipa simbiozes gadījumā notiek gan uz hifu, gan arbuskulu tinumu virsmas (Peterson, Massicotte 2004).

Arbuskulārā mikoriza ārpus saknes rizosfēras daļā izveido t.s. ārējās struktūras – hifas un sporokarpus. Hifas augsnē minerālvielas uzņem ar visu virsmu osmotiski, it īpaši, fosforu un ūdeni. Hifas var izaugt līdz pat vienam metram garas un iespieties šaurākajās augsnes porās (Pīterāns u.c. 1975), tādējādi palielinot mikorizālo augu spēju konkurēt pēc barības vielām. Sporokarps ir ārējais „auglķermenis”, kurā attīstās sporas (2.3.3.-4. attēls). Tā lielums ir 5 mm.

Arbuskulārās mikorizas ārējām struktūrām ir nozīme augsnes veidošanā un t.s. augsnes veselības veicināšanā, kas ir īpaši būtiska, atjaunotot degradētas teritorijas. Iekšējās un ārējās arbuskulārās mikorizas sēņu hifas sintezē glikoproteīnu glomalīnu, kas satur oglekli (Driver *et al.* 2005). Glomalīns



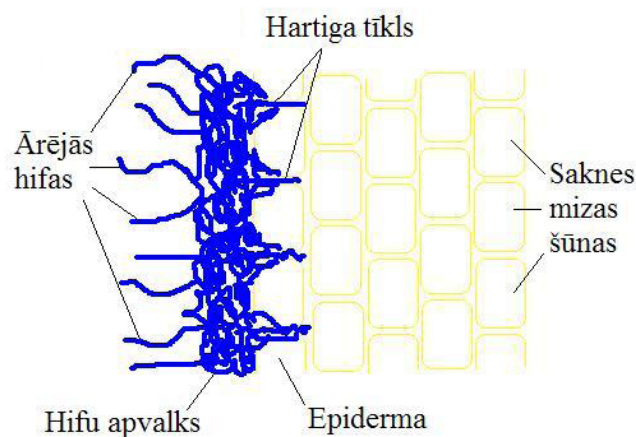
2.3.3.-4. attēls. *Glomus sinuosum* sporokarps ar sporām (avots <http://tolweb.org/Glomeromycota>).

iesūcas organiskajā vielā, sacietē nogulumu, smilts un māla daļiņās, veidojot augsnes granulu pikas jeb agregātus. Tas viss notur oglekli augsnē un nostiprina augsnes struktūru. Cik daudz glomalīna izdalās no hifām un vai tas atbrīvojas tikai no micēlija, kas noārdījies, par to vēl notiek pētījumi (Janos *et al.* 2008; Purin, Rillig 2008).

Pārējiem sešiem mikorizu veidiem raksturīgs daudzšūnu micēlijs jeb t.s. septētās hifas.

Ektomikorizas veido simbiozi galvenokārt ar kokiem. Sēnes hifas apņem sakni, izveidojot ciešu apvalku jeb uznavu (2.3.3.-5. attēls). Saknes spurgaliņas atmirst un visas barības vielu piegādes funkcijas veic sēnes ārējās hifas, kas radiālā veidā izplešas substrātā. Hifu izveidotajai uznavai ir uzkrājējfunkcija un tā atdala sakni no augsnes. Ārējās hifas augsnē un lapu nobīrās izveido plašu micēliju tīklu, kas mineralizē organiskās atliekas. Hifas arī ieurbjas starp saknes mizas šūnām, izveidojot kompleksu starpšūnu sistēmu, kuru sauc par Hartiga tīklu. Hartiga tīkls ir galvenā pazīme šī mikorizu simbiozes tipa identificēšanā. Hartiga tīkls segsēkļu sugām ir saistīts ar saknes epidermu (paraepidermālais Hartiga tīkls), bet kailsēkļu sugām tas veidojas gan ap epidermas, gan mizas šūnām (Peterson, Massicotte 2004).

Hartiga tīklu uzskata par primāro zonu divpusējā barības vielu pārnēsē, jo tā hifas veido ciešu kontaktu ar saknes šūnu šunapvalkiem, tās ir labirintveidīgi sazarotas un satur lielu daudzumu



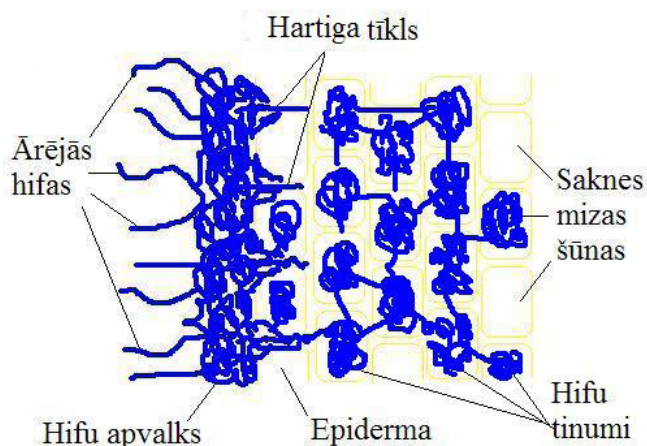
2.3.3.-5. attēls. Shematisks saknes garengriezums ar ektomikorizas struktūrām.

mitohondriju un citu organellu (Peterson, Massicotte 2004). Hifas samērā maz vai nemaz neieurbjas iekšā pašās šūnās. Dažiem augiem saknēs attīstās niecīgs Hartiga tīkls vai arī tā nav vispār. Sēņu hifas var saslēgt vairākus augus vienā hifu tīklā un pārvietot barības vielas no viena auga uz citu. Skujkokiem ektomikorizu izveidošanos stimulē specifiskas baktērijas, kuras sauc par mikorizācijas palīgaktīvajām (no angļu valodas *mycorrhization helper bacteria*). Ektomikorizas asociācijas jāatšķir no saprotrofiskajām sēnēm, kas aug uz sakņu virsmas (Brundrett 2004).

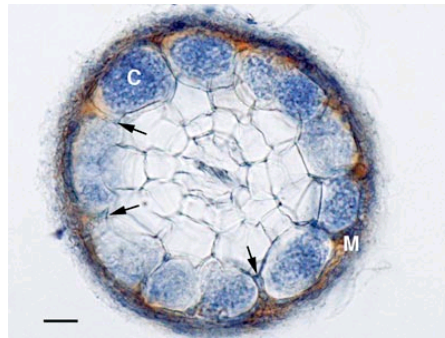
Ap auga sakni ektomikoriza veido dažādus morfortipus. Viens no tiem ir tuberkulārais tips, kuru pārstāv trifeles, kuras veidojas simbiozē ar lapu kokiem Eiropas dienviddaļā, Āzijā, Ziemeļamerikā un Ziemeļāfrikā. Trifeļu augļķermeņi attīstās augsnē. Tikai trīs sugas ir komerciāli svarīgas. Tuber un *Terfezia* ģints sēnes veido ēdamās trifeles. Tuber melanosporum veido melnus augļķermeņus, savukārt, Tuber magnatum – baltus un ir ekonomiski nozīmīgākā pārtikas produkti. Ir vēl citi sēņu veidi, tā saucamās, “viltus trifeles”, kas ārēji izskatās pēc ēdamajām trifelēm, bet vairāk tām nekā nav kopīga. Dažas no “viltus trifelēm” var būt pat indīgas.

Ektendomikorizas simbiozē raksturīgs ir biezs saknes apvalks jeb uzmava, labi attīstīts Hartiga tīkls un hifu tinumi, kas izveidojas, hifām ieurbjoties saknes epidermas un mizas šūnās (2.3.3.-6. attēls). Ektendomikorizas gadījumā iespējamas trīs potenciālās vietas barības vielu apmaiņai starp sēni un saimniekaugu – saknes uzmavas-epidermas šūnu saskarsme, Hartiga tīkla epidermas-mizas šūnu saskarsme un iekšējās hifu kompleksa-sakņu šūnas citoplazmas saskarsme (Peterson, Massicotte 2004). Mūsdienās ektendomikorizas identificē, pamatojoties uz sēnes īpašībām. Iespējams, ka šis simbiozes veids nav atsevišķs mikorizas tips, bet gan ektomikorizas attīstības fāze vai evolūcijas stadija (Brundrett 2004). Tikai dažas asku sēņu sugas piedalās šādu unikālo strukturālo mijiedarbību veidošanā un tās kolonizē galvenokārt *Pinus* un *Larix* ģints sugas (Peterson, Massicotte 2004).

Arbutoidās mikorizas atrastas *Arbutus*, *Arctostaphylos* un *Pyrola* ģinšu augiem. Arbutoidās mikorizas izveido saknes uzmavu, tai ir ārējās hifas un parasti labi attīstīts Hartiga tīkls. Auga saknes



2.3.3.-6. attēls. Shematisks saknes šķērsgriezums ar ektendomikorizas struktūrām.



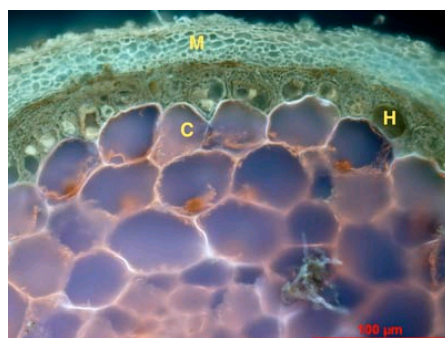
2.3.3.-7. attēls. *Arbutus unedo* sakne ar Hartiga tīklu (bultiņas), hifu tinumiem (C) un uznavu (M), josla = 20 μm.

šūnās iekšējās hifas izveido plašus gredzenveida tinumus (2.3.3.-7. attēls). Iespējamās barības vielu apmaiņas vietas ir līdzīgas ektendomikorizai (Peterson, Massicotte 2004).

Monotropoīdā mikoriza veido simbiozi ar visiem bezhlorofila lakstaugiem un sastopama Monotropoideae apakšdzimtas augu saknēs Ericaceae dzimtā. Tai raksturīga labi attīstīta saknes uzrava un Hartiga tīkls (2.3.3.-8. attēls). Specializēta haustorijai līdzīga struktūra, kuru varētu saukt par sēņu tapu, ieurbjas epidermas šūnās un attīstās, kamēr augs aug un zied. Visi saimniekaugi šajā simbiozes tipā ir mikoheterotrofi un tāpēc ir atkarīgi no blakus esošiem autotrofiem augiem kā reducētā oglekļa avota. Šīs sēnes veido arī ektomikorizu ar blakus esošajiem autotrofajiem augiem. Iespējams, ka organisko oglekli no fotosintezējošajiem augiem mikorizas sēņu hifas transportē uz bezhlorofila augiem. Nepieciešami eksperimentāli pētījumi, lai noskaidrotu, kā notiek šis transports un kāda ir sēņu tapas nozīme.

Tradicionāli tiek uzskatīts, ka, neraugoties uz daudzām līdzīgām pazīmēm, arbutoīdās un monotropoīdās mikorizas ir jāatšķir no ektomikorizas asociācijām (Brundrett 2004). Tā kā šīs asociācijas veidojošās sēnes piedalās arī ektomikorizas veidošanā citiem saimniekaugiem, tieši auga īpašības ir noteicošās unikālo simbiozes pazīmju kontrolē.

Erikoīdā mikoriza saknes mizas šūnās veido hifu tinumus (2.3.3.-9. attēls). Šīs mikorizu simbiozes veids raksturīgs Ericaceae un Epacridaceae dzimtu augiem. Sēnes hifas saskaras ar saknes spurgaliņu



2.3.3.-8. attēls. Monotropa sakne šķērsgriezumā UV gaismā. Redzams Hartiga tīkls (H) un epidermas uzrava (M).



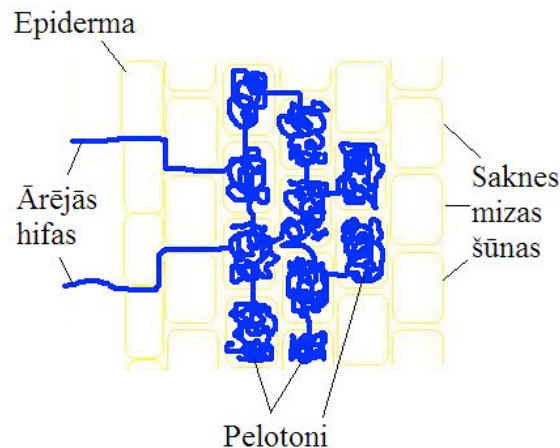
2.3.3.-9. attēls. Saknes šķērsriezuma diagramma ar erikoīdās mikorizas hifu tinumiem epidermas šūnās.

epidermas šūnu šūnapvalkiem, iesklūst tajos un izveido hifu kompleksus epidermas šūnu iekšienē. Iekššūnas hifu tinums ir atdalīts no saimnieauga šūnas citoplazmas ar perifungālo membrānu un saskarsmes matriksa materiālu. Divpusējā barības vielu apmaiņa, acīmredzot, notiek caur abu simbiotu apoplastu saskarsmi (Peterson, Massicotte 2004). Erikoīdai un ektomikorizai ir nozīme slāpekļa mineralizēšanā. Augu nobirās uz augsnes ir liela C:N attiecība. Mikorizas sēnes var mobilizēt barības vielas no primārā avota. Iespējams, ka abiem mikorizu veidiem ir nozīme slāpekļa ciklā skābās augsnēs.

Orhideju mikoriza satopama orhideju dzimtas augiem, kuri sēklu dīgšanas laikā ierobežoto enerģijas rezervju dēļ ir atkarīgi no sēnes piegādātajām barības vielām. Tātad, agrās orhideju attīstības stadijās simbioze ir viennozīmīgi izmantojoša no auga viedokļa. Dzimtā ir gan autotrofas sugas, kuras nodrošina fotosintēzi, gan arī mikoheterotrofas sugas bez hlorofila, kuras saņem reducētā oglekļa savienojumus ar mikorizas starpniecību no blakus esošiem autotrofajiem augiem. Sēņu hifas saknes parenhīmas šūnās izveido hifu tinumus, kurus sauc par pelotoniem (2.3.3.-10. attēls). Tos aptver auga izcelsmes membrāna un saskarsmes matrikss, un tos uzskata par barības vielu apmaiņas vietu. Pelotoni ir aktīvi tikai dažas dienas, pēc tam zaudē turgoru un noārdās. Mikoriza dīglim piegādā oglekli un vitamīnus.

Katram orhideju veidam mikorizas sēņu ģintis atšķiras. Zaļo orhideju sēņu simbioti ir saprofiti, kas pieder pie *Rhizoctonia* ģints. Bezhlorofila orhidejas veido simbiozi ar autotrofo augu ektomikorizām. Jaunākie pētījumi liecina, ka pieaugušām zaļajām orhidejām ir neliela iespēja nodrošināt sēni īsā simbiozes periodā ar nesen fotosintezētām vielām, kas norāda par oglekļa plūsmu starp abiem simbiotiem. Līdz šim orhidejas uzskatīja par mikoheterotrofiem organismiem, kas savā dzīves cikla laikā parazitē uz mikorizas sēnes rēķina.

Uzskata, ka galvenā funkcionālā atšķirība starp VA mikorizu un ektomikorizu attiecībā uz barības vielu ieguvu ir tā, ka VA var uzņemt minerālvielas no augsnes (g.k. fosforu), bet ektomikoriza spēj izmantot gan organisko, gan neorganisko (nitrāts, amonijs) slāpekli. Īpaši būtiska nozīme ektomikorizu apgādē ar organisko slāpekli ir aminoskābju uzņemšanai no nobirušajām lapām un citām augu



2.3.3.-10. attēls. Shematisks saknes šķērs griezumā, kur attēlotas orhideju mikorizas struktūras – hifu tinumi jeb pelotoni.

atliekām.

Atsevišķas augu sugas var veidot trīspusējo simbiozi vienlaicīgi ar AM un ektomikorizas sēnēm, piemēram, *Eucalyptus*, *Acacia*, *Alnus*, *Salix*, *Populus* (Chen *et al.* 2000). Pārsvārā tās ir tipiskas ektomikorizu simbiozi veidojošās sugas, ar iespējamu AM simbiozes veidošanos noteiktās attīstības stadijās vai vides apstākļu ietekmē.

Bez labi zināmās mikorizu simbiožu nozīmes augu minerālvielu apgādes uzlabošanā un piedalīšanās aizsardzībā pret patogēniem, mikorizu sēnes var ietekmēt arī augu konkurētspēju, uzlabojot augu vitalitāti un nodrošinot resursu kopīgu un efektīvu izmantošanu augu indivīdu un to grupu starpā. Eksperimenti pļavas augu sabiedrībās ar radioaktīvi iezīmēto oglekli devuši iespēju noskaidrot, ka VA mikorizas micēlijs dabiskos apstākļos saista atsevišķus individuālos augus, kuri var piederēt vairākām sugām. Cukuru molekulas no *Festuca ovina*, kas ražoja fotosintēzes produktus no $^{14}\text{CO}_2$, ievērojamā daudzumā nonāca blakus esošos indivīdos, kuri nebija saņēmuši iezīmēto oglekļa dioksīdu (Grime *et al.* 1987). Šie indivīdi piederēja dažādām viendīgļlapju (zālaugi) un divdīgļlapju sugām, un uzkrāja iezīmētos fotoasimilātus atšķirīgās koncentrācijās, kas ievērojami pārsniedza producējošajā donoraugā atrastās koncentrācijas. Tātad, pietiekami blīvas veģetācijas apstākļos, VA mikoriza darbojas lokālajā un pat sub-lokālajā telpā kā globāls tīkls organisko vielu pārdalei starp vienas vai vairāku sugu indivīdiem.

Šādu mijiedarbību aprakstīšanai ieviests termins “kopējais mikorizu tīkls” (*common mycorrhizal network*; Selosse *et al.* 2006). Kaimiņu augu sakņu kolonizācija un savstarpējā saistība notiek ne tikai uz vienas sēnes genetas rēķina, bet arī, veidojoties saistībām starp atsevišķiem, ģenētiski saderīgiem, micēlijiem ar hifu saplūšanas starpniecību. Līdzīgi tam, kā mikorizu klasifikācija pamatojas uz auga saknes-sēnes kontakta ultrastruktūras atšķirībām, tām ir būtiska nozīme arī kopējā mikorizu tīkla identifikācijā. Līdz šim aprakstīti divu veidu kopējie mikorizu tīkli, kuri attiecīgi atbilst arbuskulārajai

mikorizai un ektomikorizai (Selosse *et al.* 2006). Ļoti iespējams, ka kopējais mikorizu tīkls pastāv arī erikoīdās mikorizas simbiozes gadījumā, tomēr tie var integrēties arī ektomikorizas kopējā mikorizu tīklā, jo atsevišķas sēnes var veidot gan erikoīdo, gan ektomikorizu.

Ir pierādīts, ka bez fotointēzē ražotajiem reducētā oglekļa savienojumiem kopējais mikorizu tīkls nodrošina arī minerālelementu pārvietošanu starp augiem. Tā piemēram, slāpekļa pārvietošanas AM un ektomikorizas kopējā mikorizas tīklā no augiem, kam slāpekļa fiksāciju nodrošina simbiotiskās gumiņbaktērijas, uz augiem, kuriem šādas simbiozes nav. Slāpekļa intensīvāk pārvietošanas tieši amonija jona, nevis nitrāta formā (He *et al.* 2003). Fosfora pārvešana kopējā mikorizas tīklā ir mazāk intensīva un tiek uzskatīts, ka šim procesam nav būtiskas ekoloģiskās nozīmes augu apgādē ar fosforu, izņemot, iespējams, vienīgi fosfora deficīta situācijas (Johansen & Jensen 1996). Bez tam, kopējais mikorizas tīkls varētu nodrošināt fosfora savienojumu pārnesi no augu saknēm sadalīšanās stadijā uz dzīviem augiem.

Pastāv arī iespēja, ka kopējā mikorizu tīkla apstākļos, kā arī, uzsverot AM nespecificitāti, atsevišķas sēņu vai augu sugas varētu darboties kā "krāpnieki", saņemot labumu no pieslēgšanās tīklam, bet nedodot pretī savu ieguldījumu (Sanders 2003). Dažu pētījumu rezultāti ļauj domāt, ka šāda situācija ir iespējama no atsevišķu epiparazītu augu puses (Bidarondo *et al.* 2002).

Lai arī mikorizu veidojošo sēņu ieguldījums kopējā biomasā ir salīdzinoši neliels un nepārsniedz 1 %, to dalība ekosistēmas primārajā produktivitātē ir būtiska un, ņemot vērā arī smalko sakņu biomasu, meža ekosistēmās var sasniegt pat 45 līdz 75 % atkarībā no mežaudzes vecuma (Vogt *et al.* 1982). Domājams, ka mikorizu simbiozes nozīme ir salīdzinoši neliela t.s. produktīvajās ekosistēmu sukcesijas fāzēs un tā ievērojami palielinās t.s. aizsardzības fāzē, kad lielākā daļa pieejamo resursu ir iekļauta augu biomasā. Tieši šeit pieaug mikorizas sēņu kā barības vielu reciklētāju nozīme, izmantojot sadalošos augu audu organiskās vielas.

2.3.4. Mikorizas dažādos biotopos

Sākotnējie mikorizas izplatības pētījumi dabiskajās augu sabiedrībās ir parādījuši, ka mērenās joslas galvenajos veģetācijas tipos (pļavas, krūmāji, meži) praktiski visas augu sugas un jebkuras sugas konkrētais indivīds ir mikorizāls ar augstu simbiozes intensitāti (virs 50 %; Read *et al.* 1976). Visaugstākā invāzijas pakāpe atrasta augiem seklās klinšu augsnēs un ar barības vielām nabadzīgās augsnēs. Vispiemērotākā dzīves vides mikorizu sēnēm, neatkarīgi no citiem klimatiskajiem apstākļiem, ir augsnē ar zemu fosfora daudzumu, kas ir raksturīgs dabiskām pļavām, mežiem un kalnu pakājēm. Tur ir sastopama lielākā arbuskulārās mikorizas sēņu sugu daudzveidība.

Boreālajos un mērenā klimata mežu biotopos vairāk sastopami ar cepurīšu sēnēm saistītie mikorizu veidi – ektomikoriza, erikoīdā, arbutoīdā, monotropoīdā un orhideju mikoriza, bet graudzāles, ziedaugi un citi lakstaugi veido simbiozi ar arbuskulārājām mikorizām (Öpik *et al.* 2003). Trops

biotopos daudzas lietus mežu koku sugas veido simbiozi ar arbuskulārajām mikorizām, jo tur augsnē ir maz fosfora. Dažas tropu augu sugas, piemēram, pākšaugi veido simbiozi ar ektomikorizām (Smith, Read 2008). Sauso savannu biotopos, kurās bieži slāpekli zaudē ugunsgrēku dēļ, biežāk sastopami ir pākšaugi, uz kuru saknēm ir slāpekli saistošās baktērijas. Tomēr ozolu savannās vides apstākļi ir piemēroti arbuskulārās mikorizas simbiozei ar dažādiem lakstaugiem (Landis *et al.* 2004).

No vienas puses, daudzi pētījumi ir apliecinājuši to, ka mikorizu simbiozes pakāpe un funkcionālā nozīme palielinās vietās, kur augsnē ir maz minerālvielu, it īpaši, fosfora (mikorizu nozīme augu apgādē ar fosforu sīkāk analizēta sadaļā 2.3.4.2). Tātad, t.s. neproduktīvajos biotopos vajadzētu būt paaugstinātai kolonizācijas intensitātei un ievērojamai mikorizas nozīmei. Tomēr, no otras puses, šādos biotopos bieži novēro citus bioloģisko organismu attīstībai nelabvēlīgus vides apstākļus, kam teorētiski vajadzētu samazināt arī mikorizas sēņu attīstības intensitāti. Visumā tiek uzskatīts, ka mikorizu veidojošās sēnes ir jutīgākas pret vides apstākļu ekstrēmiem, nekā potenciālie saimniekaugi. Līdz ar to, varētu prognozēt mikorizu simbiozes intensitātes relatīvu samazināšanos biotopos ar specifisku apstākļu kompleksu, kas prasa augu īpašu adaptāciju esamību veiksmīgai eksistencei. Viens no šādiem jūras piekrastes biotopiem varētu būt sāļais mitrājs, kur divi vienlaicīgi vai atsevišķi darbojošies vides faktori – augsnes applūšana un sālsūdens – ir minēti literatūrā kā īpaši nelabvēlīgi mikorizu veidojošo sēņu attīstībai (Harley, Harley 1997). Pretēji tam, ūdens trūkums augsnē un sausums mazāk ietekmē mikorizas sēņu attīstību.

Viens no piemēriem, kad mikorizas sēne vides ekstrēmu ietekmē ir ar lielāku izturību, nekā saimniekaugs, saistīts ar smago metālu rezistenci. Izrādās, ka mikorizu simbiozei ir būtiska nozīme metalofītu aizsardzībā pret smago metālu izraisīto stresu, un ka metalofīti no nemikorizālām dzimtām (*Brassicaceae* un *Caryophyllaceae*) ir mikorizāli (Hildebrandt *et al.* 2007).

Ir vispārpieņemta doma par to, ka jūras krasta zonā mikorizu kolonizācijas pakāpe un tās funkcijas mainās līdz ar t.s. sukcesionālo attīstību, t.i., ar piekrastes biotopu secīgu telpisko izvietojumu virzienā no jūras krasta uz sauszemi (Packham, Willis 1997). Atbilstoši šai koncepcijai, liedagā, kur bieži veidojas ar barības vielām bagātas sanesas, sastopami rudērāli augi bez mikorizu simbiozes. Priekškāpās un mobilajās kāpās t.s. pioniersugas no ģintīm *Ammophila*, *Elytrigia* un *Uniola* ir tikai fakultatīvi mikorizālas. Tiek tomēr atzīts, ka mikoriza uzlabo šo augu fosfora uzņemšanu, kā arī veicina smilšu daļiņu salipšanu, sekmējot kāpu stabilitāti. Savukārt, stabilajās (fiksētajās) kāpās jau daudzas augu sugas ir obligāti mikorizālās. Ir izteikts pat pieņēmums par to, ka atklāto smilšu kāpu biotopos atsevišķas sugas varētu negatīvi ietekmēt mikorizu kolonizācija (Francis, Read 1995).

Analizējot 41 piekrastes kāpu augu sugu Austrālijā, VM simbioze atrasta 36 sugu sakņu paraugos (Logan *et al.* 1989). No tām, 21 sugai bija arī arbuskulas, bet 16 sugām – iekššūnas hifu tinumi. Netika konstatēta saistība starp mikorizu simbiozes intensitāti (kas variēja no 1 līdz 96 %) un augu mikrovides īpatnībām. Plašā pētījumā ar 64 Vidusjūras piekrastes kāpu augu sugām no 30 dzimtām mēģināja skaidrot mikorizu satus saistībā ar piederību dažādām dzīvības formām un atrašanos embrionālajās,

mobilajās, fiksētajās vai palieku kāpās (Cakan, Karatas 2006). Konstatēja, ka visas sugas, kas piederēja fanerofītu, hemofītu un hemikriptofītu dzīvības formām, bija mikorizālas, neatkarīgi no to lokalizācijas konkrētā kāpu zonā. Kriptofītu grupā, kuri dominēja embrionālajās kāpās un mobilajās kāpās, sešas sugas no deviņām bija nemikorizālas. Savukārt, no 26 terofītu sugām, četras bija obligāti nemikorizālas, bet divas – fakultatīvi mikorizālas, jo tās bija nemikorizālas mobilo kāpu zonā. Terofītu sugām bija arī salīdzinoši zemākās kolonizācijas pakāpes no visām dzīvības formām – no 2.5 % embrionālajās kāpās līdz 29.5 % palieku kāpās. Pētījuma autori secināja, ka kāpu augu dzīvības forma ir primārais nosacījums mikorizu simbiozes izveidošanā un asociācijas intensitātes pakāpē, bet atrašanās konkrētā kāpu zonā tikai sekundāri ietekmē kolonizācijas intensitāti.

Pēc eksperimentālās pieejas un apjoma (52 sugas) līdzīgā pētījumā Simpsona tuksnesī Austrālijā tomēr konstatēts, ka AM simbiozes veidošanās nav atkarīga ne no auga novietojuma kāpās vai starpkāpu iepakās, ne no augu dzīvības formas (O'Connor *et al.* 2001). Izdarīts arī secinājums, ka tuksneša apstākļos simbiozu klātbūtni un tās intensitāti būtiski ietekmē nesenā nokrišņu vēsture konkrētajā vietā, saistot AM sēņu aktivitāti galvenokārt ar augsnes mitruma izmaiņām. Arī citi pētījumi apliecina, ka arīdās ekosistēmās augsnes sausums ir galvenais mikorizu simbiozi ierobežojošais faktors (Jacobson 1997).

Tomēr, funkcionālie pētījumi ar konkrētām kāpu sugām ir parādījuši, ka AM simbiozei ir būtiska nozīme tādu embrionālo kāpu pioniersugu kā *Leymus arenarius*, *Ammophila breviligulata*, *Ammophila arenaria* un *Uniola paniculatum* audžu izveidošanā, izturības nodrošināšanā un augšanā (Gemma, Koske 1997;

Interesanti, ka arī daudzām sāļo mitrāju sugām (*Juncus gerardii*, *Suaeda maritima*, *Triglochin maritimum* u.c.) nav konstatēta mikorizu simbiozes klātbūtne un citām sugām tās intensitāte ir ļoti zemā līmenī (Harley, Harley 1997). Šādu parādību saista ar faktu, ka sāļo mitrāju augsne ir salīdzinoši labi apgādāta ar minerālvielām, to skaitā, fosforu. Bez tam, sāļo mitrāju augsne bieži vien ir ievērojami reducētā stāvoklī skābekļa trūkuma dēļ, kas negatīvi ietekmē mikorizu sēņu attīstību. Šāds pat iemesls ir mikorizu simbiozes intensitātes samazinājumam ūdensaugiem (Clayton, Bagyaraj 1984). Tomēr, vairākām tipiskām sāļo mitrāju augu sugām mikorizu kolonizācija novērota salīdzinoši augstā līmenī (*Aster tripolium*, *Salicornia europae* u.c.; Davy *et al.* 1998). Interesanti, ka vēsturiski senākajā pētījumā par sāļo mitrāju augu mikorizu kā mikorizālas minētas *Plantago coronopus*, *Plantago maritima*, *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Armeria maritima*, *Cochleria officinalis*, *Agrostis alba* un *Glyceria maritima*, bet kā nemikorizālas – *Salicornia europaea*, *Spergularia marginata*, *Triglochin maritimum*, *Juncus maritimus* un *Juncus gerardi* (Mason 1928).

Vienā no agrīnajiem sistemātiskajiem pētījumiem par mikorizu simbiozes intensitāti augiem ar augstu specifisko adaptāciju līmeni dažādos biotopos salīdzinātas 52 kserofītu, 21 halofītu un 16 hidrofītu sugas (Khan 1974). Konstatēts, ka lielākajai daļai kserofītu un halofītu sugu ir raksturīga VM simbioze, bet hidrofītiem tās nav. Nemikorizāli bija arī sāļo augšņu augi no *Chenopodiaceae*

dzimtas un kāpu augi no Zygomycotales dzimtas. Novērota arī simbiozes intensitātes maiņa augšanas sezonas laikā, kā arī atkarībā no vides apstākļu maiņas. Tā piemēram, augi, kas bija mikorizāli sausās augsnēs, kļuva nemikorizāli augsnes applūšanas ietekmē. Šajā kontekstā būtu interesanti analizēt datus par mikorizu simbiozi t.s. amfibiju augiem, kuri aug mainīga ūdenslīmeņa apstākļos, daļu sezonas atrodoties pilnībā applūdušā stāvoklī. Šo augu spēja izdzīvot saistīta ar t.s. heterofiliju – spēju veidot morfoloģiski un funkcionāli atšķirīgas zemūdens lapas (Šraj-Kržič *et al.* 2009). Izrādās, ka VA simbiozes klātbūtne bija raksturīga gan neapplūdušiem, gan applūdušiem augiem. Tomēr, gan sakņu kolonizācijas pakāpe, gan it īpaši arbuskulu daudzums saknēs, samazinājās augiem, kas atradās zem ūdens (Šraj-Kržič *et al.* 2009).

Domājams, ka mitro vietu augiem mikorizu asociācijas intensitāte un funkcionālā nozīme ir atkarīga no kompleksas mijiedarbības starp sēni, auga sugu, mitruma apstākļiem un fosfora pieejamības augsnē. Tā piemēram, parādīts, ka vairākām mitrāju augu sugām augsnes applūšana jau par 2,5 cm būtiski samazina ārpussaknes hifu daudzumu, bet papildus fosfora piegāde pilnībā nomāc mikorizu simbiozes attīstību (Ipsilantis, Sylvia 2007). Savukārt, sausas augsnes apstākļos fosfora piegāde tikai ievērojami samazina simbiozes intensitāti.

Sālspurvos un jūras liedagā bez periodiskas applūšanas raksturīgs arī svārstīgi paaugstināts augsnes sāļums. Literatūrā sastopama visai pretrunīga informācija par to, kā paaugstināts augsnes sāļums ietekmē mikorizu simbiozi – novērots gan pozitīvs efekts uz mikorizas sporu dīgšanu, gan sporu dīgšanas paildzināšana, gan negatīvs efekts uz sakņu kolonizācijas pakāpi, bet ievērojamā skaitā pētījumu augsnes sāļums neietekmē kolonizācijas pakāpi. Izvirzīta hipotēze par to, ka atšķirīgie rezultāti saistīti ar dažādu sēņu sugu izmantošanu, kurām varētu būt atšķirīga adaptācijas spēja paaugstinātam augsnes sāļumam (Juniper, Abbott 2006). Zināmas atšķirības varētu būt arī saistītas ar eksperimenta apstākļiem – piemēram, vai sāls apstrāde pielietota jau attīstītas mikorizu simbiozes gadījumā, vai arī augiem kolonizācijas sākuma stadijā.

Ir izvirzīta hipotēze par to, ka arbuskulārās mikorizas sēnes ir adaptējušās dzīvei biotopos ar paaugstinātu sāls saturu augsnē (Carvalho *et al.* 2004). Tādēļ veica eksperimentu kontrolētos apstākļos, kurā salīdzināja sporas no sāļaina biotopa ar sporām no sēnei optimāliem augšanas apstākļiem dažādu NaCl koncentrāciju ietekmē. Sporas no sāļā mitrāja neietekmēja pieaugošs sāļums, tās pat dīga labāk 20 mM NaCl klātbūtnē, pretstatā tām sporām, kas bija izolētas no augsnēm ar normālu sāļumu. Tomēr, kontrolētos apstākļos pie augstākām sāls koncentrācijām lielāka izturība bija uzdīgušajām sporām no optimāliem apstākļiem, nekā no sāļainā biotopa. Lai to izskaidrotu, izvirzīja hipotēzi par to, ka arbuskulārā mikoriza spēj atvieglot saimniekaugam stresu, ja simbioze ir izveidota, pirms notiek biotopa applūšana ar sāļainu jūras vai okeāna ūdeni.

Tomēr sāļainos biotopos ir zema arbuskulāro mikorizas sēņu sporu sugu daudzveidība (Carvalho *et al.* 2001). Piemēram, Portugāles sāls mitrājā gan applūstošajā, gan neapplūstošajā daļā konstatēja tikai *Glomus* sugas, no tām visvairāk *G. geosporum*, *G. mosseae* un arī divas neindeficētas *Glomus* sugas

(Carvalho *et al.* 2001). Pēc pētījumiem Ungārijas stepē sāļainā augsnē zinātnieki secināja, ka nevis sāļums, bet gan fizioloģiskais sausums izraisa stresu augiem (Landwehr *et al.* 2002).

Tiek uzskatīts arī, ka sugām ar ruderālo stratēģiju vai nezālēm mikorizu simbioze ir maz izplatīta un tai nav iespējamās funkcionālās nozīmes (Miller 1979). Tomēr, analizējot lielāku sugu daudzumu ruderālos un degradētos biotopos, var konstatēt, ka vairāk nekā pusei sugu (57 %) šādos biotopos ir vairāk vai mazāk intensīva sakņu kolonizācija ar VM sēni (Pendleton, Smmith 1983). Līdzīgi tam, pētījumā par AM simbiozi augiem, kas kolonizē augtēnes pēc vulkāna izvirduma, konstatēts, ka AM simbioze ir vairāk atkarīga no augu sugas, nevis augsnes veidošanās stadijas (Fujiyoshi *et al.* 2006).

Arī alpinās un arktikas ekosistēmas bieži minētas kā tādas, kur mikorizu simbiozei ir minimāla nozīme (Read, Haselwandter 1981; Väre *et al.* 1992). Jaunākie pētījumi gan liecina, ka Arktikā ir novērojama mikorizu simbioze, bet tās klātbūtne ievērojami samazinās virzienā uz ziemeļiem. Tā piemēram, Kanādas arktiskajās salās, kas izvietotas uz 73°N un 74°N, visi augi bija mikorizāli, bet tālāk ziemeļos esošajās salās (76°N un 78°N) šīm pašām augu sugām mikorizu simbioze nebija novērojama (Olsson *et al.* 2004). Citos pētījumos mikorizu klātbūtne nelielā intensitātē (līdz 15 %) atrasta augu saknēs vēl tālāk uz ziemeļiem esošajās salās (80°N; Dalpe, Aiken 1998). Pētījumi rāda arī, ka gan augstkalnu apstākļos, gan arktiskajā zonā augu saknēs palielinās endofītu klātbūtnes intensitāte, samazinoties AM intensitātei, kas liecina, ka īsās veģetācijas sezonas apstākļos tieši nemikorizālie endofīti ir veiksmīgāki simbionti (Olsson *et al.* 2004; Allen *et al.* 2006). Jādomā, ka tieši sēņu simbionta nespēja uzņemt barības vielas relatīvi aukstajā Arktikas augsnē ir galvenais iemesls, kāpēc mikorizu simbioze neattīstās Arktikas apstākļos (Kytöviita 2005). Pretstatā tam, Arktikas augi ir labi pielāgoti fosfāta un slāpekļa uzņemšanai pat +1 °C temperatūrā. Līdzīgs mikorizu simbiozes apspiešanas mehānisms varētu darboties arī augstkalnu alpīnajās ekosistēmās.

2.3.5. Arbuskulārās mikorizas nozīme augu augšanā un attīstībā

2.3.5.1. Signāli un mehānismi simbiozes izveidošanai

Aktīva mijiedarbība starp auga saknēm un augsnes prokariotiem un eikariotiem rizosfērā notiek ar dažādu ķīmisko signālmolekulu starpniecību (Hirsch *et al.* 2003). Daudzu signālu daba un iedarbības mehānismi vēl nav noskaidroti. Signālmolekulas satur informāciju, kuru uztverot kompetentam organismam, būtu jāizraisa noteikta veida atbildes reakcija. Vairums potenciālo signālmolekulu rizosfērā ir izdalījuši augi. Bet arī citi organismi, mijiedarbības potenciālie objekti, arī var izdalīt ķīmiskos savienojumus apkārtējā vidē.

Augu saknes izdala augsnē aminoskābes, organiskās skābes, cukurus, vitamīnus, purīnus, nukleozīdus, enzīmus, hormonus, neorganiskus jonus, CO₂, flavonoīdus, terpenoīdus un sekundāros savienojumus, kas var darboties kā ķīmiskie starpnieki augu un mikroorganismu mijiedarbībā (Walker *et al.* 2003). Dažas vielas no tām darbojas kā antibiotikas (Bais *et al.* 2005) vai arī kā sakņu izdalītas

signālu molekulas, kas inducē mikroorganismu noteiktu gēnu ekspresiju, lai izveidotu mijiedarbību ar augiem (Hirsch *et al.* 2003).

Notikumu secība AM simbiozes izveidošanai ir visai līdzīga dažādām sēņu un augu sugu kombinācijām. Visu procesu var iedalīt četrās galvenajās stadijās (Paszkowski 2006):

- (1) pirmssimbiozes dialoga fāze;
- (2) agrā simbiotiskā kontakta un iekļūšanas fāze;
- (3) sēnes proliferācija saknē;
- (4) šūnas invaginācija un barības vielu pārvešana.

Šīs stadijas apraksta AM simbiozes veidošanās notikumu secību atsevišķā simbiozes indukcijas vietā. Tomēr, simbiozes veidošanās veselas saknes robežās ir nesinhrona dažādās tās vietās un dažādas stadijas pat blakus esošās saknes vietās var norisināties vienlaicīgi.

Arbuskulārās mikorizas sēņu hifas var kolonizēt augu saknes no dīgstošām sporām, sporokarpjiem („sporu vāceles”, kurās attīstās sporas) vai ar citu sakņu fragmentiem, kuros jau ir sēņu struktūras (Smith, Read 2008). Sēnes sporas dīgst bez saimniekauga klātbūtnes, bet sakņu izdalījumi var gan veicināt, gan kavēt dīgšanas procesu (Paszkowski 2006). Toties sēņu hifu tālāku augšanu un zarošanos veicina auga sakņu izdalījumi. Tātad, AM sēņu sporas ir vienīgā no auga neatkarīgā fāzē mikobionta dzīves laikā.

Sporas var dīgt trīs dažādos veidos: cauri dīgšanas vairogiem (*Acaulospora* un *Scutellospora*), tieši cauri sporas apvalkam (*Gigaspora* un dažas *Glomus* sugas) vai arī ar sporas augšanu caur hifas pievienošanu, kas ir raksturīga daudzām *Glomus* sugām (Smith, Read 2008). Pēc dīgšanas izveidojas neliels (20 - 30 mm) pirmssimbiozes micēlijs. Atsevišķi pētījumi liecina, ka tas var izmantot augsnē esošos cukurus un acetātu, tāpēc un iespējama tā saprotrofiska augšana augsnē (Bago *et al.* 1999). Bez augu sakņu vai sakņu izdalījumu klātbūtnes hifu vielmaiņa ir ļoti lēna (Smith, Read 2008). Sakņu vai sakņu izdalījumu klātbūtne veicina gan micēlija augšanu, gan tā zarošanos. Šis process raksturo simbiozes veidošanas gatavības stadiju. Uzdīgušās sporas micēlija turpmākā augšana nenotiek, ja tās tiešā tuvumā neatrodas saknes vai to izdalījumi. Tādā veidā tiek nodrošināta sporas micēlija saglabāšana simbiozes izveidošanai nepiemērotā situācijā (Bécard *et al.* 2004). Lielākās sporas var uzdīgt vairākas reizes (*Gigaspora gigantea* gadījumā – pat līdz 10 reizēm), kamēr izdodas izveidot simbiozi ar atbilstošu saimniekaugu.

Ekspimentos kontrolētos apstākļos novērots, ka arbuskulārās mikorizas sēnes uztver auga izdalītos ķīmiskos signālus (Bécard, Piché 1989). Saknes tiešā tuvumā hifas sāk pastiprināti augt un zaroties, tādējādi palielinot kontakta iespējamību. Nesaimnieka auga saknes tuvumā nenovēro hifu zarošanos (Buee *et al.* 2000), tai var būt pat hifu attīstību nomācošs jeb inhibitora efekts (Smith, Read 2008). Ekspimentos noskaidrots, ka, pretēji augu simbiozei ar gumiņveidotājām slāpekli fiksējošām baktērijām, flavonoīdi nav noteicošās signālmolekulas simbiozes izveidošanai (Buee *et al.* 2000; Bécard *et al.* 2004). Augiem, kuri cieš no fosfora nepietiekamības, sakņu izdalījumos ir vairāk aminoskābju,

cukuru un organisko skābju, nekā augiem, kuriem ir pieejams pietiekami daudz fosfora (Tawaraya *et al.* 1998). Hifu augšana saimniekauga sakņu izdalījumu virzienā ir ekstensīva, kamēr visas lipīdu rezerves sporā ir iztērētas (Harrison 2005).

Pētījumos par lauksaimniecībā izplatītu parazitisku augu (nezāles) *Striga* un *Orobanche* bioloģiju atklāta jauna augu hormonu grupa. Tā nosaukta par strigolaktoniem, atbilstoši parazitiskā auga ģints nosaukumam. Endogēnie strigolaktoni veicina augu zarošanos. Tie atrodas gan augu vasas daļās, gan saknēs. Strigolaktoni ir terpēnu dabas savienojumi, kas veidojušies no karotinoīdiem. Tie ir salīdzinoši mazas lipofiliskas molekulas, kuras rīzofērā sastopamas ļoti nelielos daudzumos, bet ir ar augstu bioloģisko aktivitāti (Besserer *et al.* 2006). Saimniekauga izdalītie strigolaktoni veicina parazitisko augu sēkļu dīgšanu. Pētījumos kontrolētos apstākļos novēroja, ka šī augu hormona klātbūtnē arbuskulārās mikorizas sēņu hifas, galvenokārt, *Glomus* ģints sugas, zarojas un to mitohondriju aktivitāte izmainās (Besserer *et al.* 2006). Pirmssimbiozes stadijā arbuskulāro mikorizas sēņu sporās strigolaktonu klātbūtnē mitohondrijos paaugstinās lipīdu oksidāzes aktivitāte, kas veicina visa enerģijas potenciāla izmantošanu, lai izveidotu simbiozi ar saimniekaugu. Iespējams, ka AM sēnes morfoģenēzi regulē vēl arī citi faktori, piemēram, tigmotropiskie signāli, kas rodas, sēnes hifu epidermai saskaroties ar auga sakni (Requena *et al.* 2007). Zarošanās faktori inducē mitozi hifās, kas ir nepieciešams hifu zarošanās nodrošināšanai, lai paaugstinātu saknes – sēņu sastapšanās kontakta iespējamību (Buee *et al.* 2000).

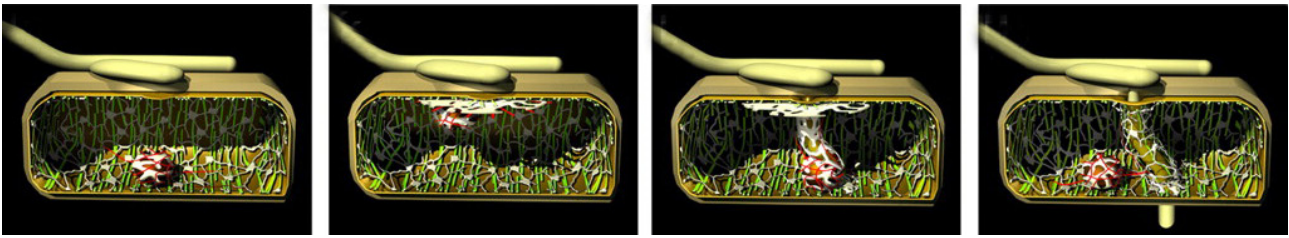
Pirmssimbiozes stadijas hifu augšanu *Gigaspora* ģints sugām veicina arī paaugstināts CO₂ saturs augsnē (Bécard *et al.* 2004). Tam kopā ar sakņu izdalījumiem ir sinerģiska ietekme uz sēņu attīstību.

Tomēr, arī tā saucamie nemikorizālo augu sakņu izdalījumi arī veicina arbuskulāro mikorizas sēņu hifu augšanu (Vierheilig 2004).

Maz ir zināms par to, vai arī augi spēj uztvert arbuskulārās mikorizas sēņu izdalītos signālus (Bécard *et al.* 2004). Šobrīd aktuāla tēma ir atrast *Myc* faktoru, kas darbojas līdzīgi kā *Nod* faktors gumiņbaktēriju simbiozes izveidošanās gadījumā (Kosuta *et al.* 2003; Parniske 2008). Nesenie pētījumi liecina, ka *Gigaspora margarita* sporas, kas dīgušas bez saimniekauga klātbūtnes, izraisa ātru un īslaicīgu citozola brīvā Ca²⁺ līmeņa pieaugumu sojas šūnu kultūrā, kas liecina par ķīmiskā signāla difūziju un uztveršanu (Navazio *et al.* 2007). Signāls ir saistīts ar mazmolekulāru (<3 kD) daļēji lipofiliska savienojuma izdalīšanu. Potenciālā signāla simbiotiski regulatīvo nozīmi apliecina tas, ka sēnes kultivēšanas vide neizraisīja atbildes reakciju, kā arī tas, ka tā netika novērota nesaimnieka augiem.

Kad hifas ir saniegušas saimniekauga sakni, tās veido hifu uzbiezinājumu jeb apresoriju uz saknes epidermas šūnu virsmas. Ar šo procesu sākas simbiozes fāze. Caur apresoriju hifas iekļūst saknes šūnās. Arbuskulārās mikorizas sēnes sintezē un izdala glikanāzes, celulāzes, ksiloglukanāzes un pektolītiskus enzīmus (poligalakturonāzes), ar kuru palīdzību sašķeļ saknes šūnāpvalku polimēru komponentus un nodrošina hifas augšanu auga saknes audos.

Izmantojot ar zaļo fluorescento proteīnu iezīmētas *Medicago truncatula* saknes epidermas šūnas,



2.3.5.1.-1. attēls. Īslaicīgu iekššūnas struktūru veidošanās *Medicago truncatula* saknes epidermas šūnās mikorizu simbiozes veidošanās procesā (attēls no Genre *et al.* 2005).

noskaidrots, ka veiksmīgas AM simbiozes nodrošināšanai nepieciešamas noteiktas saimniekauga saknes epidermas šūnu izmaiņas, kas saistās ar īslaicīgu iekšējās struktūras reorganizāciju (2.3.5.1.-1. attēls; Genre *et al.* 2005). Sēnes hifas iekļūšana notiek precīzi tajā epidermas šūnas vietā, kur iepriekš novērojama citoplazmas agregācija, kas saistīta ar kodola izvietošanos zem apresorija kontakta vietas. Hifas iekļūšana notiek tikai pēc tam, kad izveidotā citoplazmas kolonna pilnībā šķērsojusi šūnas lūmenu, un hifas ieaugšana šūnā notiek, precīzi sekojot kolonnas iekšienē izveidotajai citoskeleta/endoplazmatiskā tīkla struktūrai.

Visai interesants un no mikorizu simbiozes veidošanās regulācijas viedokļa būtisks ir jautājums par atšķirību starp patogēno un simbiotisko mikroorganismu mijiedarbību ar saimniekaugu attiecībā uz auga aizsargreakcijām. Kas atšķirīgs ir mijiedarbības mehānismos, ka vienā gadījumā augs reaģē ar aizsarreakciju kaskādes ieslēgšanos, kas tieši vērsta pret patogēna iekļūšanu auga audos, bet otrā gadījumā notiek sēnes hifu iespiešanās saknes audos bez šo aizsargreakciju indukcijas? Abos gadījumos nepieciešama precīza kontaktējošā organisma atpazīšana auga audos. Patogēnu uzbrukuma gadījumā ātra atpazīšana ir priekšnoteikums efektīvai aizsardzības reakciju sekvences iniciācijai. Izrādās, ka tieši tajā brīdī, kad mikorizu sēnes hifas iespiežas auga audos, arī notiek aizsargreakciju indukcija, ieslēdzoties auga aizsargsistēmai, līdzīgi tam, kā notiek patogēnu uzbrukuma gadījumos (Garcia-Garrido, Ocampo 2002). Novērojama lokāla hipersensitīvajai atbildes reakcijai līdzīga izpausme kontakta vietā ar sēnes hifu. Būtiska atšķirība parādās nedaudz vēlāk, kad savietojamu simbiotisko attiecību gadījumā notiek auga aizsargmehānismu apspiešana. Jādomā, ka tas notiek, auga hidrolāzēm sadalot sēnes elisitoru komponentus, bet sēnes hidrolāzēm – auga endogēnos elisitorus (Garcia-Garrido, Ocampo 2002). AM simbiozes attīstības laikā notiek specifiska auga hitināzes, hitosanāzes un beta-glikanāzes izoformu diferencēta regulācija, kas norāda uz to piedalīšanos simbiotiskā procesa regulācijā.

Simbiotiskās mijiedarbības laikā novērota ūdeņraža peroksīda uzkrāšanās gan sēnes hifās, gan arī saimniekauga šūnās (Fester, Hause 2005). Ūdeņraža peroksīda un citu aktīvā skābekļa formu sintēze ir būtiski signālfaktori dažādās augu-mikroorganismu mijiedarbībās. Tā piemēram, lokalizēta H_2O_2 uzkrāšanās ir nepieciešama auga aizsargreakciju indukcijai auga-patogēna nesavietojamas mijiedarbības gadījumā (Apel, Hirt 2004). Arbuskulārās mikorizas sēne akumulē H_2O_2 šūnās, kurās ir noārdījušās arbuskulas, bet ļoti reti šūnās, kurās ir funkcionējošas arbuskulas (Salzer *et al.* 1999). Pie

tam, uzkrāšanās notiek citoplazmā, nevis apoplastā, kas kopā liecina, ka H_2O_2 nepiedalās simbiozes mehānisma regulācijā, bet drīzāk sēņu hifu novecošanās procesa regulācijā (Fester, Hause 2005). Citā literatūras avotā teikts, ka šīs vielas neinducē arī auga aizsargmehānismus (Bonfante-Fasolo, Perretto 1992, pēc Garg *et al.* 2006).

Pēc hifas ieuršanās saimniekauga saknes mizas šūnas notiek iekšējo hifu augšana, veidojot mikorizu sēnes struktūras.

Salīdzinot ar plašajām zināšanām par AM ģenētiku un molekulāro bioloģiju, ir visai maz informācijas par augu hormonu regulējošo darbību AM veidošanās procesā. Tā kā augu hormoni jasmonskābe, salicilskābe, etilēns un abscīzskābe piedalās auga-patogēnu mijiedarbības regulācijā, varētu domāt, ka šie paši savienojumi ir iesaistīti arī AM simbiozes gadījumā.

Sakņu audu endogēnā jasmonāta koncentrācija korelē ar mikorizācijas procesu vairāku sugu augiem (Herrera-Medina *et al.* 2008). Tā kā arbuskulas saturošās šūnās parādās korelācija laikā starp jasmonāta līmeni un jasmonāta biosintēzes un jasmonāta atbildes gēnu ekspresiju, jādomā, ka paaugstināts jasmonāta līmenis ir regulējošais faktors un ir nepieciešams mikorizas arbuskulu attīstībai. Šī mehānisma darbību apstiprina pētījumi ar jasmonāta biosintēzes gēna darbības bloķēšanu, kas ievērojami samazina saknes audu endogēnā jasmonāta līmeni un negatīvi ietekmē gan mikorizācijas pakāpi, gan arbuskulu veidošanos (Isayenkov *et al.* 2005). Tātad, jasmonāts viennozīmīgi ir viens no mikorizu simbiozes regulējošiem faktoriem no auga puses. Jasmonāta iespējamās funkcijas mikorizu simbiozes regulācijā pašlaik tiek intensīvi pētītas, jo pārējiem augu hormoniem varētu būt mazāka nozīme šajā procesā (Hause *et al.* 2007).

Atsevišķiem augiem salicilskābes pielietošana samazina sakņu kolonizācijas pakāpi, bet neietekmē apresorija veidošanos, tātad, salicilskābei nav tiešas inhibējošas ietekmes uz sēnes augšanu (Hause *et al.* 2007). Savukārt, citi augi ir nejutīgi pret apstrādi ar šo hormonu. Salīdzinot endogēnās salicilskābes līmeni ar sakņu kolonizācijas pakāpi pēc inokulācijas, konstatēts, ka šī saistība ir apgriezta (Medina *et al.* 2003). Bez tam, augiem ar samazinātu salicilskābes sintēzi bija augstāka kolonizācijas intensitāte un arī lielāks daudzums simbiotisko vienību un arbuskulu, bet augiem ar paaugstinātu salicilskābes sintēzes līmeni – mazāka kolonizācijas pakāpe.

Augu apstrāde ar eksogēno etilēnu vai etilēnproducentiem parasti samazina AM kolonizācijas pakāpi saknēs, kā arī izraisa dažādus mikorizas sēnes morfoloģiskos defektus (Hause *et al.* 2007). Tomēr, nav viennozīmīgas informācijas par etilēna biosintēzes un etilēna atbildes gēnu izmaiņām AM simbiozes veidošanās procesā. Daži pētnieki uzskata, ka veiksmīgai simbiozes norisei nepieciešama etilēna darbības apspiešana vai nu caur etilēna biosintēzes inhibēšanu, vai arī caur etilēna darbības bloķēšanu. Tā kā etilēna biosintēzes pieaugums un regulējošā darbība ir būtiski faktori auga atbildes reakciju regulācijā pret sēņu patogēniem, šāda iespēja šķiet loģiska.

Informācija par endogēnās abscīzskābes līmeņa izmaiņām mikorizālos augos ir visai pretrunīga (Hause *et al.* 2007). Augiem, kam konstatēts abscīzskābes pieaugums mikorizālās saknēs, šāds pieaugums

konstatēts arī dzinumā, liecinot par sistēmiskām izmaiņām. Tomēr, ņemot vērā abscīskābes regulējošo nozīmi sausuma stresa atbildes reakciju regulācijā, atsevišķiem augiem novērotais abscīzskābes samazinājums dzinumā varētu liecināt par ūdensapgādes uzlabošanas mikorizu simbiozes darbības ietekmē.

Bez augstāk minētajiem augu aizsardzības reakciju regulācijā iesaistītajiem augu hormoniem, parādīta arī citokinīnu iespējamā saistība ar mikorizu simbiozes regulāciju. Viennozīmīgi noskaidrots, ka AM augu uzkrāj ievērojami vairāk citokinīnu gan dzinumā, gan saknēs, nekā nemikorizāli augi (Hause *et al.* 2007). Tomēr šis pieaugums novērojams tikai vēlās mikorizācijas stadijās, kas liecina, ka šis pieaugums saistīts ar vispārējo auga vitalitātes palielināšanos AM simbiozes veiksmīgas darbības rezultātā. Tā kā citokinīni sintezējas saknēs, šāds pieaugums varētu atspoguļot fosfāta uzņemšanas palielinājumu, bet citokinīnu pastiprināts transports uz virszemes daļām varētu būt regulējošais aspekts dzinuma augšanas veicināšanā (Hause *et al.* 2007).

2.3.5.2. Augu minerālās barošanās veicināšana

Mikorizas sēņu spēja uzlabot saimniekauga apgādi ar minerālvielām saistīta galvenokārt ar faktu, ka mikorizas micēlijs izplešas augsnē tālu aiz paša auga sakņu sistēmas robežām un, ņemot vērā ciešo endogēno funkcionālo saistību starp sēnes un auga audiem, tas var tikt uzskatīts par sakņu sistēmas fizisku paplašinājumu (Finlay 2005). Šāda paplašinājuma funkcionālā nozīme kā barības elementu absorbējošai virsmai parādīta jau 1970-s gados. Līdz ar to, mikorizas sēņu darbība augsnē (minerālelementu uzņēmēji) tiek pretnostatīta to sēņu darbībai, kuras piedalās organisko substrātu sadalīšanā, palielinot minerālvielu daudzumu augsnē. Jaunākie pētījumi tomēr liecina, ka, līdztekus minerālelementu absorbcijas funkcijai, mikorizas sēne spēj mobilizēt atsevišķus elementus organisko savienojumu formā un padarīt tos pieejamus augam mineralizācijas procesā (Feng *et al.* 2003; Read, Perez-Moreno 2003; Leigh *et al.* 2009).

Salīdzinot dažādu minerālvielas absorbējošu struktūru morfoloģiju, kļūst skaidrs, ka minerālvielu uzņemšanā no augsnes potenciāla priekšrocība ir struktūrām ar mazāku diametru. Šādām struktūrām zemas minerālelementa koncentrācijas un maza augsnes difūzijas koeficienta apstākļos (kā fosfāta jons aerobās augsnēs) būs lielāks uzņemšanas ātrums uz biomasas vienību (Raven, Edwards 2001). Tā piemēram, mikorizas hifai ar 2 μm diametru būs 100 reizes lielāka virsma attiecībā pret biomasas vienību, un saknei ar 20 μm diametru – 10 reizes lielāka, nekā saknei ar 200 μm diametru (Read 1999).

Fosfors ir būtisks makroelements, kurš iesaistīts būtisku bioloģisko molekulu sastāvā (nukleīnskābes, fosfolipīdi, enzīmi) un piedalās enerģijas metabolismā, metabolisma aktivācijā, signālu pārnēsē in enzīmu regulācijā (Karandashov, Bucher 2005). Augsnē neorganiskais fosfors atrodams galvenokārt fosfātu formā. Fosfāta joni augsnē ir ar ļoti vāju mobilitāti, un laika gaitā nepārtrauktas uzņemšanas apstākļos ap augu saknēm veidojas zonas ar kritiski ierobežotu neorganiskā fosfāta saturu. Bez tam,

fosfāts kā negatīvi lādēts jons, veido kompleksus savienojumus ar katjoniem, it īpaši, skābās augsnēs, padarot to mazāk pieejamu (Javot *et al.* 2007). Mikorizu simbioze ir viena no augu adaptācijām, kas vērsta uz auga apgādes ar fosforu uzlabošanu.

Mikorizāls augs var uzņemt fosforu vai nu tiešā veidā – saknes epidermas šūnās ar specifisku fosfāta transporteru starpniecību, vai arī caur sēņu simbionta uzņemšanas un transporta sistēmu. Mikorizāliem augiem dominē otrais fosfāta uzņemšanas ceļš. Fosfāta uzņemšana no augsnes notiek selektīvi pret elektroķīmiskā potenciāla gradientu, tāpēc tā nodrošināšanai nepieciešama enerģija un specifiskas transporta sistēmas (Karandashov, Bucher 2005). AM sēņu hifu šūnās uzņemtais fosfāts nonāk citoplazmā un ātri uzkrājas vakuolā, kur tas pārveidojas polifosfātos. Polifosfāts ir arī fosfāta uzglabāšanas forma vakuolā, kā arī transporta forma no sēnes ārpusaknes hifām uz iekšsaknes hifām (Javot *et al.* 2007). Sēnes audos polifosfāta transportā piedalās specifiski transporta proteīni, piemēram, Pi/H⁺ simpoteri. Lai varētu nodot fosfātu tālāk augam, nepieciešama polifosfāta hidrolīze par fosfātu, kas notiek sēnes iekšsaknes hifās ar fosfatāžu starpniecību. Fosfora apmaiņa starp simbiotiem notiek saskarsmē starp sēnes arbuskulāro membrānu un auga periarbuskulāro membrānu (Javot *et al.* 2007). AM simbioze inducē specifisku fosfāta transporta sistēmu gēnu ekspresiju katrā atsevišķā kolonizētajā šūnā (Karandashov, Bucher 2005). Tā rezultātā, fosfāts nonāk auga saknes mizas apoplastā un var tikt izmantots tālāk.

Augsnes fosfāts darbojas arī kā signāls mikorizu simbiozes kolonizācijas regulācijā. Ir vispārzināms, ka salīdzinoši augstas neorganiskā fosfāta koncentrācijas augsnē samazina sakņu kolonizācijas ātrumu (Javot *et al.* 2007). Novērota arī apgriezta korelācija starp auga sakņu fosfāta līmeni un taukskābju uzkrāšanos sēņu hifās, kas liecina par reducētā oglekļa savienojumu apgādes samazināšanos no auga uz sēni.

Arbuskulārās mikorizas sēnes palīdz augiem uzņemt arī citus minerālelementus – kāliju, kalciju, sēru, dzelzi, mangānu, varu un cinku (Garg *et al.* 2006). Tas ir ļoti svarīgi, jo varš un cinks augsnē ir īpaši mazkustīgi. Līdzīgi tam, kā tas ir ar fosforu, paaugstināts cinka daudzums augsnē samazina AM kolonizācijas intensitāti (Cavagnaro 2008). Kontrolētos apstākļos apmēram 50 % cinka, kas uzņemts ar AM starpniecību, nonāk augā vienādās proporcijās saknē un dzinumā. Izmantojot mikorizu neveidojošus tomātu mutantus, konstatēts, ka lauka apstākļos simbiotiskajiem augiem ir par 50% augstāks cinka līmenis gan dzinumā, gan augļos (Cavagnaro *et al.* 2006).

Organiskais fosfors sastāda lielu daļu kopējā augsnes fosfora daudzuma. Organiskā fosfora formu uzņemšana augam ir iespējama, izmantojot sakņu izdalītās fosfatāzes, kā arī, netiešā veidā, uzņemot augsnes mikroorganismu mineralizētos fosfora savienojumus. AM sēņu ārējā micēlija darbība veicina organiskā fosfora mineralizāciju un tā uzņemšanu ar sekojošu nodošanu augam (Feng *et al.* 2003). Eksperimentos kontrolētos apstākļos konstatēts, ka organiskās izcelsmes fosfora ieguldījums kopējā fosfora apgādē ar mikorizas sēņu starpniecību var būt līdz pat 30 %. Sēņu hifas augsnē izdala skābās fosfatāzes, kas hidrolizē fosforu saturošos organiskos savienojumus par fosfātiem, padarot tos

izmantojamus saimniekaugam.

Tāpat kā fosfors, arī slāpekļis augsnē pārsvarā ir kompleksu organisko savienojumu formā un tāpēc augiem nepieejams, jo tie var uzņemt slāpekļa neorganiskās formas nitrātus un amoniju. Slāpekļa neorganiskās formas ir ievērojami mobilākas par fosfātu, tāpēc tās ātrāk difundē augsnes matricā un ir augiem labi pieejamas. Līdz ar to, mikoriza nedarbojas kā būtisks neorganiskā slāpekļa absorbcijas veicinātājs faktors. Eksperimentos pierādīts, ka mikorizas sēne var uzņemt augsnes slāpekli amonija, nitrātu un aminoskābju formā, bet to sēnes uzņemtā slāpekļa ieguldījums auga kopējā apgādē ar slāpekli parasti ir salīdzinoši neliels (Hawkins *et al.* 2000). Tomēr, pēdējā laika pētījumi liecina, ka AM sēnes var uzņemt ievērojamu daudzumu slāpekļa no organiskā materiāla un nodot to saimniekaugam, būtiski palielinot tā slāpekļa saturu (Leigh *et al.* 2009). Jādomā, ka sēne slāpekli uzņem neorganiskā formā pēc tā mineralizācijas.

Preīti no auga sēnes saņem fotosintēzes produktus – reducētā oglekļa savienojumus. Sēnes iekšējās hifas uzņem oglekli heksozes formā un no tā sintezē lipīdus (Bago *et al.* 1999). Galvenokārt veido trehalozi un glikogēnu (Garg *et al.* 2006). Iekšējās hifās simbiozes sēne izveido un uzglabā oglekli triacilglicerīda formā, kuru vēlāk transportē uz ārējo micēliju (Garg *et al.* 2006). Iespējams, ka ogleklis ir limitējošais faktors sēņu hifu izplatībai saimniekauga saknēs (Vierheilig *et al.* 2002). Eksperimentā kontrolētos apstākļos mikorizālo augu pupiņu (*Phaseolus vulgaris*) saknēs, kurus audzēja tumsā, sēne nebija izveidojusi nevienu struktūru. Audzējot tās pašas sugas pupas gaismā, novēroja augstu kolonizācijas intensitāti (vidēji 76 % no sakņu garuma).

Tātad, arbuskulārās mikorizas sēnes palīdz augiem uzņemt gan dažādus minerālelementus, gan arī ūdeni. Minerālo barošanās sēne augam veicina vairākos veidos (Garg *et al.* 2006). Pirmkārt, sēņu hifas ievērojami paplašina jau esošo saimniekauga sakņu sistēmu, uzņemot minerālvielas ar visu virsmu osmotiski. Otrkārt, sēņu hifas var iespiesties šaurākajās augsnes porās, kurās augu saknes savu izmēru dēļ nespēj iekļūt, un uzņemt tur esošās barības vielas. Treškārt, sēņu hifas minerālvielas no organiskajām formām spēj pārveidot par neorganiskajām, tādējādi tās padarot augam izmantojamas minerālās barošanās procesā. Ceturtkārt, arbuskulārās mikorizas sēnes spēj nodrošināt saimniekaugu augstāku konkurētspēju pēc barības vielām dažādās ekosistēmās, salīdzinot ar augiem, kuriem nav šīs simbiozes. Jādomā, ka arbuskulārās mikorizas simbiozei ir īpaša nozīme augu minerālo barošanās nodrošināšanā tieši ar barības vielām nabadzīgās augsnēs, piemēram, piejūras biotopos, kā arī augsnēs, kurās notiek augsnes “veselības” atjaunošanas pasākumi.

2.3.5.3. Augu izturības nodrošināšana

Papildus barības vielu piegādāšanai novērots arī, ka arbuskulārās mikorizas sēnes veicina arī augu izturību, produktivitāti un veselību. Novērota augu slimību apspiešana, ieskaitot nematožu uzbrukumus, samazinās arī parazitisko augu (*Striga* sp.) sēkļu dīgšanu labībām, lapās palielinās

hlorofila daudzums un ūdens potenciālu, aktīvās hormonu sintēze augos, palielinās augu izturība pret ūdens trūkumu, augsnes sāļumu un skābumu, kā arī smago metālu toksiskumu (Garg *et al.* 2006).

Gan dabiskos, gan kontrolētos vai daļēji kontrolētos apstākļos ir novērots, ka augiem ar intensīvu mikorizu simbiozi ir labāki augšanas rādītāji un arī paaugstināta izturība pret abiotiskajiem un biotiskajiem nelabvēlīgajiem faktoriem. Daļēji šos faktus var izskaidrot ar augu minerālās apgādes uzlabošanu mikorizu simbiozes ietekmē (sīkāk analizēta sadaļā 2.3.4.2). Tomēr, vairāku pētījumu rezultāti ļauj pieņemt, ka mikorizu simbiozei ir vēl papildus labvēlīga iedarbība uz saimniekaugu bez minerālās barošanās veicināšanas.

Viens no vēsturiski agrinākajiem novērojumiem par AM sēņu pozitīvo ietekmi uz augu augšanu nelabvēlīgos apstākļos saistīts ar paaugstinātu augsnes sāļumu (Hirrel, Gerdemann 1980). Sākotnēji šī ietekme gan tika saistīta tieši ar iespējamo fosfora apgādes uzlabošanu. Tomēr, turpmākie pētījumi parādīja, ka mikorizāli augi paaugstināta sāļuma apstākļos aug labāk, nekā nemikorizāli, pat ja to fosfora uzņemšanas statuss ir identisks, tātad, augšanas uzlabojumam ir kāds cits mehānisms (Ruiz-Lozano *et al.* 1996). Par iespējamiem mehānismiem uzskatīja oglekļa dioksīda uzņemšanas ātruma, transpirācijas, atvārsnīšu darbības un ūdens izmantošanas efektivitātes palielināšanos. Ir saprotams, ka būtu jāanalizē arī tiešās sāļuma ietekmes (osmotiskā potenciāla samazināšanās, jonu toksiskā ietekme un endogēnais oksidatīvais stress) novēršanas iespēja. No šī viedokļa, auga sāļu izturības nodrošināšanā ir nozīme jonu transporta procesu regulācijai, kā arī osmotiskā līdzsvara nodrošināšanai un aizsardzībai pret aktīvā skābekļa formām.

Jonu regulācija. Viens no augu sālsizturības mehānismiem ir saistīts ar efektīvu Na jonu membrānu transportu, kas veicina to kompartmentāciju vakuolā vai apoplastā. Salīdzinot tomātu augus ar vai bez mikorizu simbiozes paaugstināta augsnes sāļuma apstākļos, konstatēts tomēr, ka mikorizācija neizraisa būtisku Na^+/H^+ transportiera gēna ekspresijas pieaugumu ne saknēs, ne lapās (Quziad *et al.* 2006).

Osmotiskā regulācija. Pētījumā par mikorizu simbiozes ietekmi uz sāls izturību, izmantojot kukurūzu, konstatēja, ka tā nemaina Na koncentrāciju augu audos, bet palielina sakņu elektrolītu koncentrāciju un šķīstošo cukuru līmeni paaugstināta NaCl koncentrācijas apstākļos (Feng *et al.* 2002). Jādomā, ka mikorizālas saknes kļūst par būtisku reducētā oglekļa savienojumu patērētāju, un tas ietekmē arī visa auga oglekļa līdzsvaru. Tā rezultātā, saknes saņem un uzkrāj palielinātas koncentrācijas šķīstošo ogļhidrātu, kas darbojas kā osmotiskā līdzsvara atjaunotāji un atļauj augam turpināt uzņemt ūdeni un minerālvielas arī paaugstināta augsnes sāļuma apstākļos. Citi pētījumi gan apliecina arī specifiskas mikorizu-atkarīgās regulācijas ietekmi uz osmotiskā līdzsvara uzturēšanu paaugstināta sāļuma apstākļos. Tā piemēram, mikorizācija izraisa būtisku plazmalemmā lokalizētā akvaporīna gēna ekspresijas palielināšanos paaugstināta sāļuma apstākļos romātu saknēs un lapās (Quziad *et al.* 2006). Akvaporīni veido specifiskus membrānu ūdens transporta kanālus, nodrošinot ūdens potenciāla uzturēšanu.

Ūdens satura nodrošināšana. Daži pētnieki skaidro mikorizu pozitīvo ietekmi uz augu augšanu

paaugstināta sāļuma apstākļos arī tikai ar sakņu ūdens uzņemšanas spējas uzlabošanas (Giri *et al.* 2003). Šāds pieņēmums ir tikai loģisks, ņemot vērā augstāk analizēto osmotiskā līdzsvara atjaunošanās mehānismu. Arī pētījumos par augsnes sausuma nelabvēlīgās ietekmes samazināšanos mikorizu simbiozes rezultātā novērota mikorizālo augu ūdens apgādes uzlabošanās. Bez osmotiskā stresa aizkavēšanas, kā iespējamais ietekmes mehānisms minēts saknes kontakta uzlabošanās un izžūstošo augsni mikorizas ārējo hifu darbības rezultātā, kas ļauj panākt efektīvāku ūdens uzņemšanu (Augé *et al.* 2003). Mikorizācija izraisa arī būtiskas izmaiņas lapu ūdens apgādē un gāzu maiņā, palielinot lapu hidraulisko vadītspēju un ūdens potenciālu (Porcel, Ruiz-Lozano 2004; Augé *et al.* 2008). Kompleksi pētījumi ūdens stresa apstākļos liecina, ka vispirms AM simbioze veicina osmotiskā līdzsvara atjaunošanos saknēs, kas ļauj uzturēt ūdens potenciāla gradientu un sekmēt ūdens uzņemšanu, bet paaugstināts lapu ūdens potenciāls pasargā audus no endogēnā oksidatīvā stresa (Porcel, Ruiz-Lozano 2004). Nosakidrots arī, ka no auga aizsardzības pret sausumu viedokļa būtiskākas ir mikorizas augsnes hifas, nevis auga sakņu kolonizācijas pakāpe (Augé *et al.* 20087).

Interesanta problēma attiecībā uz mikorizu nozīmi kāpu augu izturības nodrošināšanā saistīta ar iespējamo pozitīvo ietekmi uz augiem, kas apbērti ar smiltīm. Kā zināms, augu apbēršana ar smiltīm ir dabisks un nepieciešams process veģetācijas veicinātā kāpu veidošanās procesā, un embrionālo un mobilo kapu augiem attīstījušies adaptācijas mehānismi, kas izraisa augšanas veicināšanu apbēršanas rezultātā (Maun 1998). Kāpu graudzāles *Agropyron psammophilum* un *Panicum virgatum* ir t.s. “obligāti apberamās” sugas, jo apbēršana ar smiltīm šiem augiem stimulē oglekļa dioksīda asimilāciju un palielina lapu laukumu un biomasu (Perumal, Maun 1999). Mikorizāliem augiem šo parametru pieaugums apbēršanas rezultātā bija lielāks, nekā nemikorizāliem augiem, kas liecina, ka mikorizu simbioze ir viens no faktoriem, kas palielina kāpu augu izturību pret mainīgu vides apstākļu ietekmi.

AM simbiozei ir būtiska nozīme t.s. metalofītu augu aizsardzībā pret smago metālu izraisīto stresu (Hildebrandt *et al.* 2007). Novērots, ka mikorizu kolonizācijas intensitāte palielinās, pieaugot smago metālu koncentrācijai augsnē, bet atbilstošā metāla jonu koncentrācija augu audos nepalielinās un saglabājas zemā līmenī, kas raksturīgs nemetalofītiem augiem (Hildebrandt *et al.* 1999). Bez tam, mikorizu simbioze uzlabo arī citu augu izturību pret smagajiem metāliem. Izturības palielināšanos saista ar divu savstarpēji papildinošu mehānismu darbību. Pirmkārt, smago metālu jonus specifiski uzkrāj tie saknes audi, kuros ir sēņu struktūras (Kaldrof *et al.* 1999). Otrkārt, ārpussaknes micēlijam ir paaugstināta smago metālu sorbcijas kapacitāte (Joner *et al.* 2000). Tā piemēram, sāļo mitrāju augam *Aster tripolium* arbuskulārās mikorizas sēne veicināja smago metālu uzņemšanu un sekojošu to uzkrāšanos saknēs, novēršot to pārvietošanos uz auga vasas daļu un pasargājot no smago metālu izraisītā stresa fotosintezējošos audus (Carvalho *et al.* 2006).

Visai plaša informācija pieejama par mikorizu simbiozes nozīmi saimniekaugu aizsardzībā pret sakņu un lapu patogēniem (Whipps 2004). Ja sakņu patogēņu gadījumā mikorizāliem augiem parasti novēro paaugstinātu izturību, tad lapu patogēnu gadījumā eksistē pretrunīga informācija – virkne

pētījumu rāda pat uzņēmības pieaugumu mikorizu ietekmē. Iespējamos ar simbiozi saistītos augu aizsardzības mehānismus var iedalīt vairākās grupās:

- tieša konkurence ar patogēnu vai tā darbības apspiešana;
- barības vielu uzņemšanas pastiprināšanas pozitīvā ietekme;
- augu aizsardzības mehānismu aktivācija un inducētās rezistences attīstība.

Plašākie pētījumi sistīti tieši ar bioķīmiskās aizsardzības mehānismu iespējamo aktivāciju mikorizāliem augiem (Pozo *et al.* 2002). No vienas puses, auga aizsardzības mehānismu apspiešana ir nepieciešams posms mikorizu simbiozes veidošanās procesā (sīkāk analizēts sadaļā 2.3.4.1). Tomēr, no otras puses, dažu veidu bioķīmisko aizsargreakciju palielināšanās saimniekauga audos vēlākās simbiozes stadijās varētu ievērojami paaugstināt auga izturību pret patogēniem. It īpaši, ja mikorizācija izraisa t.s. sensitizāciju – pretpatogēnu signālmehānismu atrašanos daļēji ierosinātā stāvoklī, kas atļauj paātrinātu aizsargreakciju indukciju patogēna uzbrukuma gadījumā. Par šādu mehānismu eksistenci liecina gan bioķīmisko aizsargreakciju aktivācija mikorizālu augu audos (fenoli un fitoaleksīni, lignīns, ar hidroksiprolīnu bagātinātie glikoproteīni, patogenēzes proteīni), gan arī noteiktu endogēno signālsistēmu komponentu izmaiņas (etilēna biosintēzes aktivācija, salicilskābes koncentrācijas pieaugums) (Pozo *et al.* 2002).

Arbuskulārās mikorizas inducētās sistēmiskās rezistences gadījumā, kas izpaužās pret lapu patogēniem, ir novērota liela līdzība ar rizobaktēriju inducēto patogēnu izturību (Fritz *et al.* 2006). Abi darbojas auga sakņu sistēmā, ir efektīvi tieši pret nekrotrofajiem patogēniem (piemēram, *Alternaria macrospora*, *Alternaria solani*), bet aizsargproteīnu pieaugums novērojams tieši lapās.

Līdztekus rezultātiem par mikorizu simbiozes aizsargājošo ietekmi pret nematodēm, kas iegūti ar lauksaimniecības kultūrām kontrolētos apstākļos, ir informācija arī par to, ka AM simbioze samazina kāpu augu uzņēmību pret parazitiskajām nematodēm dabiskos apstākļos (Little, Maun 1996). Iespējams, ka mikorizālu auga sakņu izdalījumi ir ar lielāku toksisko ietekmi, jo satur vairāk fitoaleksīnu (Habte, Schmitt 2005).

2.3.6. Arbuskulārās mikorizas simbiozes sezonālā dinamika

Jau relatīvi agrīni mikorizu simbiozes pētījumi dabiskajās ekosistēmās ir parādījuši, ka mikorizu simbiozes intensitāte augu saknēs mainās veģetācijas sezonas laikā (Read *et al.* 1976). Veģetācijas sezonas laikā mainās dažādi arbuskulārās mikorizas aktivitātes aspekti, kas saistīti ar auga sakņu kolonizāciju, kā arī sporu daudzums augsnē. Vairākos pētījumos novērots, ka augstākais kolonizācijas procents ir augu ziedēšanas laikā, kas mērenajā joslā parasti ir vasarā. Arbuskulārās mikorizas sezonālā dinamika ir cieši saistīta ar saimniekauga fenoloģiju un auga augšanas un attīstības īpatnībām (Ruotsalainen *et al.* 2002). Mikorizas sēnēm, kas kolonizējušas pavasarī ziedošus augus, kuri lapas nomet vasarā, novēro citādāku sezonālo dinamiku, salīdzinot ar vasarā ziedošiem augiem. Lielākajai

daļai mērenās joslas daudzgadīgo lakstaugu rudenī un ziemā mikorizu simbiozes pakāpe ievērojami samazinās (Read *et al.* 1976).

Arbuskulārās mikorizas sezonālā dinamika ir pētīta gan lakstaugiem, gan arī kokiem. Viena gada laikā ar trīs mēnešu intervālu divos parauglaukumos Dienvidamerikas dabiskajos mežos arbuskulārās mikorizas sezonālā dinamiku pētīja mūžzaļam skujukokam Čīles ciedram (*Austrocedrus chilensis*) (Fontenla *et al.* 1998). Salīdzinot abus parauglaukumus, arbuskulārās mikorizas kolonizācijas frekvence jeb biežums un sēņu sporu vidējais skaits būtiski atšķīrās nevis starp parauglaukumiem, bet gan sezonas laikā. Būtiski, ka laikā, kad sporu skaits augsnē bija augsts, sakņu kolonizācijas frekvence bija zema, un otrādi.

Arbuskulārās mikorizas sezonālā dinamika novērojama dažādos biotopos, arī tādos, kuri tradicionāli uzskatīti par mikorizu sēnēm nelabvēlīgiem. Tā piemēram, Portugālē pētīta arbuskulārās mikorizas sezonālā dinamika jūrmalas sālsastes (*Aster tripolium*) saknēs sāļā mitrāja aplūstošajā un neaplūstošajā daļā (Carvalho *et al.* 2001). Neaplūstošajā daļā kolonizācija bija augstāka vasarā un rudenī, salīdzinot ar ziemu un pavasari. Savukārt, aplūstošajā daļā nekonstatēja būtiskas atšķirības starp paraugu ievākšanas laikiem. Interesanti, ka pētījumā konstatēja zemu arbuskulāro mikorizas sēņu sporu sugu daudzveidību. Pārstāvētas bija tikai *Glomus* sugas, no tām visvairāk *G. geosporum*. Konstatēja arī *G. mosseae* un divas neindeficētas *Glomus* sugas. Sezonālās izmaiņas sporām bija līdzīgas abās sāļā mitrāja daļās. Rudenī un ziemā to skaits bija salīdzinoši lielāks, nekā pavasarī (martā). Savukārt, maijā sporu skaits nedaudz pieauga. Neaplūstošajā sāļā mitrāja daļā mikorizu kolonizācija pozitīvi korelēja ar augsnes sāļumu, savukārt, aplūstošajā daļā kolonizācija būtiski pozitīvi korelēja ar augsnes applūšanu 14 dienas pirms paraugu ievākšanas. Autori novēroja arī to, ka arbuskulārās mikorizas kolonizācijas esamība nebija atkarīga no tās atrašanās vietas sāls purvā vai no augsnes sāļuma gradienta, bet gan no paisuma un bēguma applūšanas režīma, kas izraisīja periodiski mainīgu augsnes skābekļa līmeni, ieskaitot anoksiju. Tas autoriem ierosināja domāt, ka arbuskulārās mikorizas sēņu izplatība nesakrīt ar veģētācijas zonām. Kopumā netika konstatēta būtiska negatīvā korelācija starp arbuskulārās mikorizas simbiozi un sāļumu, mitrumu un veģētācijas applūšanu. Tātad, arbuskulārās mikorizas sēnes var paciest applūšanu un ievērojamu augsnes sāļuma līmeni sāļā mitrāja apstākļos. Novērtējot biotisko un abiotisko faktoru ietekmi uz arbuskulārās mikorizas sezonālām izmaiņām, parādīja, ka arbuskulārās mikorizas kolonizācija ir saistīta ar *Aster tripolium* auga fenoloģiju un sporu daudzumu augsnē. Augstākais kolonizācijas līmenis bija attiecināms uz aktīvu augu augšanas un ziedēšanas periodu vasarā un rudenī. Zemākajā jeb aplūstošajā sāļā mitrāja daļā, kur nenovēroja mikorizas sezonālītāti, iespējama kādu citu faktoru ietekme uz sēņu attīstību vairāk par auga fenoloģiju, vai citi faktori „atšķaida” sezonālītātes ietekmi. Ņemot vērā *Aster tripolium* izplatību vairāk applūstošās vietās, arbuskulārās mikorizas klātbūtne šī auga saknēs ierosina domāt, ka mikorizām ir liela nozīme augu attīstības laikā un augu sabiedrības izveidošanā, vismaz sāļā mitrāja augu sugām. Šī pētījuma rezultāti akcentēja tieši saimniekauga, nevis vides faktoru, nozīmi arbuskulāro

mikorizas sēņu izplatībā.

Pētīta arī arbuskulārās mikorizas sēņu sugu sastāva maiņa augu saknēs veģetācijas sezonas laikā. Tomēr pusdabiskā pļavā Zviedrijā nekonstatēja būtisku mikorizas sēņu sugu maiņu parastās brūngalvītes (*Prunella vulgaris*) un divmāju kaķpēdiņas (*Antennaria dioica*) saknēs (Santos-González *et al.* 2007). Šajā pētījumā izmantoja molekulārās metodes sugu noteikšanai. Sēņu sugas kompozīcijas sezonālās izmaiņas novērtēja, salīdzinot sekvenču tipu relatīvo daudzumu paraugos, izmantojot gēnu bankas. Abās saimniekaugu saknēs konstatēja maijā un jūnijā lielāko mikorizas sēņu sugu daudzumu. Parastās brūngalvītes saknēs vasarā un rudenī bija relatīvi augstākais mikorizas sekvenču tipu skaits. Savukārt, tas samazinājās septembrī un oktobrī divmāju kaķpēdiņas sakņu paraugos. Autori to skaidroja ar Ascomycetes sekvenču strauju pieaugumu. Starp visiem arbuskulārās mikorizas sēņu tipiem vienīgi Glo8 (sakopots *Glomus intraradices*-*Glomus fasciculatum* sugu komplekss) parādīja sezonalitāti, kuru tik tikko novēroja septembrī un trūka oktobrī, kas varētu būt saistīts ar sezonālām slāpekļa mineralizācijas fluktuācijām. Kopā autori atklāja 19 sekvenču tipus. Visvairāk bija pārstāvēta *Glomus* A grupa (14 sekvenču tipi), *Glomus* B grupā divi un *Acaulospora* – trīs sekvenču tipi. Pētījuma rezultātā uz arbuskulārās mikorizas sēņu sugu kompozīciju nebija būtisks efekts ne paraugu ievākšanas laikam, ne parauglaukumam, bet gan saimniekaugiem. Autori to skaidroja ar telpas neviendabīguma struktūrām (patterns) augsnē un biotiskajos parametros, kas ietekmēja abu augu sugu izplatību nelielā mērogā, nevis sugu specifiskām attiecībām starp sēnēm un saimniekaugiem.

Santos-González *et al.* (2007) publikācijā diskutēja par to, ka viņu iegūtie dati parāda mikorizas sēņu izkārtojumu augu saknēs, bet ārējām hifām augsnē varētu būt citādāka sezonālā dinamika. Patiešām, šobrīd ir ļoti maz kas zināms par ārējā micēlija dinamiku saistībā ar sakņu iekšējo mikorizas struktūru attiecību. Pētot arbuskulārās mikorizas sēņu ārējo hifu dinamiku Kanādā lauksaimniecības augsnē, kur audzēja kukurūzu (*Zea mays*), novēroja zemāku kopējo un metaboliski aktīvo hifu blīvumu augsnē pavasarī (Kabir *et al.* 1997). Dzīvotspējīgo ārējo hifu proporcija un blīvums pieauga līdz augustam līdztekus ar auga augšanu un attīstību. Tādējādi, sakņu kolonizācijas dinamika bija līdzīga ārējo hifu blīvuma izmaiņām augsnē. Simbiotisko organismu aktivitāte un attīstība bija cieši saistīta ar saimniekauga attīstību, īpaši viengadīgiem augiem. Tādēļ autori secināja, ka mikorizas attīstība vairāk ir saistīta ar saimniekauga fizioloģisko stāvokli, nekā ar vides apstākļiem.

Lai konstatētu augsnes aplūšanas ietekmi uz arbuskulārās mikorizas sezonālo dinamiku, Argentīnas aplūstošajās pampās jeb zāļu stepēs divus gadu laikā pētīja arbuskulārās mikorizas sēņu populācijas aktivitāti lotusa (*Lotus glaber*) saknēs un sporu dinamiku augsnē (Escudero, Mendoza 2005). Abos gados kopā lielākā mikorizas aktivitāte bija sausajā periodā pavasara un vasaras mēnešos, tas ir, oktobrī, janvārī un aprīlī (dienvidu puslodē), bet rudenī un ziemā samazinājās. Autori atklāja būtisku sakarību starp iepriekšējā gada augsto kolonizāciju ar lielu sporu blīvumu augsnē otrajā pētījuma gadā, toties zemāku kolonizāciju augu saknēs. Tomēr, vienas sezonas laikā nekonstatēja saistību starp sakņu kolonizācijas pakāpi un sporu daudzumu augsnē. Sēņu sugas noteica pēc sporām.

Augsnē dominēja *Glomus fasciculatum*-*Glomus intraradices* sugu komplekss, kuru lielākais pieaugums bija janvārī, savukārt, samazinājums – jūlijā. Arī *Glomus* sp. un *Acaulospora* sp. novēroja sezonālo dinamiku. Vislielākais to blīvums bija rudenī, tas ir, aprīlī.

ASV Ohaio štatā pētīta mikorizas dinamika saldūdens mitrājos – dumbrājos un purvos – četrās dažādās vietās 17 augu sugām no marta līdz septembrim (Bohrer *et al.* 2004). Lielākā mikorizas kolonizācijas pakāpe mitrāju augu saknēs novērota martā un aprīlī, savukārt zemākā – jūlijā un augustā. Tātad, paraugu ievākšanas laiks (mēnesis) būtiski ietekmēja arbuskulārās mikorizas kolonizāciju. Līdzīgu sezonālo dinamiku kā kopējai arbuskulārās mikorizas kolonizācijai novēroja arī vezikulām, hifām un sporām augu saknēs. Visvairāk to bija martā un aprīlī, savukārt, vismazāk – augustā un septembrī. Arbuskulu visvairāk bija aprīlī, bet jūnijā to daudzums strauji samazinājās, un pēc tam tās vairāk augu saknēs nenovēroja. To var izskaidrot ar augu augšanas sākumā nepieciešamo palielināto fosfora daudzumu. Divām pret applūšanu izturīgām augu sugām – *Typha latifolia* un *Acorus calamus* – augšanas periods sākās martā un noslēdzās aprīļa beigās. Šajā periodā arbuskulārās mikorizas sēnes bija kolonizējušas augu saknes. Katrā no parauglaukumiem konstatēja atšķirīgu korelāciju starp mikorizu simbiozi un augsnes mitrumu. Autori uzsvēra, ka pētījumā nav analizējuši sēņu sugu atšķirības un minimizējuši augu sugu ietekmi, analizējot saknes, lai reprezentētu visu augu sabiedrību parauglaukumos. Šī pētījuma rezultātā konstatēts, ka augstākā ūdens līmeņa laikā bija lielāka arbuskulārās mikorizas kolonizācijas pakāpe un otrādi. Pēc autoru domām, šie fakti norādīja uz to, ka arbuskulārās mikorizas kolonizācijas apjomu nekontrolēja ūdens līmeņa izmaiņas vai tā sezonālā dinamika. Tādēļ autori secināja, ka simbiozes sezonālo dinamiku vairāk ietekmēja saimniekaugs (auga fenoloģija, īpaši jauno sakņu augšana), nekā abiotiskie faktori. Autori, balstoties uz saviem rezultātiem, piekrit citu autoru novērojumiem par arbuskulārās mikorizas sēņu atrašanos sāls purvu augu parenhīmu audos, domājot, ka tas palīdzēja mikorizai izdzīvot zema skābekļa augsnēs (Brown, Bledsoe 1996). Arbuskulārās mikorizas sēne var saņemt pietiekošu daudzuma skābekļa no auga, kas ir adaptējies dzīvei augsnēs ar skābekļa deficītu. Novēroja arī, ka plašajās parenhīmas šūnās *T. latifolia* saknēs vienmēr ir bijušas arbuskulārā mikorizas sēnes. Iespējams, ka citos pētījumos ir izlaista arbuskulārās mikorizas sēņu klātbūtnes novērojumi paraugu ievākšanas laika (mēneša) dēļ, ja arbuskulārās mikorizas sezonālā dinamika būtiski mainījās. Tādēļ mitrāji būtu jāpēta vismaz viena veģetācijas perioda laikā, lai varētu novērot iespējami aktīvāko sakņu kolonizācijas stadiju.

Lielbritānijā Ziemeļjorkšīras mežā pētīja arbuskulārās mikorizas sezonālo dinamiku *Hyacinthoides non-scripta* saknēs no septembra līdz nākamā gada jūnijam un salīdzināja simbiozi veidojošās sēņu sugas saknēs un sporas augsnē (Merryweather, Fitter 1998). *Hyacinthoides non-scripta* ir pavasarī (aprīlī-maijā) ziedošs sīpolaugs. Arbuskulārās mikorizas kolonizācija pieauga no septembra līdz jūlijam, kas varētu būt izskaidrojams ar augsnes mitruma palielināšanos, fosfora nepieciešamību jauno sīpolu izveidošanai un ziedēšanu, kas norāda uz auga fenoloģiju. Autori konstatēja, ka nebija būtiskas saistības starp arbuskulārās mikorizas sēņu populāciju auga saknēs un sporām, kuras ekstrahēja

no augsnes. Parauglaukumā ozolu mežā arbuskulārās mikorizas sēņu ģintis mainījās sezonas laikā. Laikā, kad auga lapas parādījās virs zemes un varēja fotosintēzes laikā nodrošināt oglekļa tiešu piegādi simbiontam, *Acaulospora* sugas, kas pirms tam piegādāja fosforu, nomainīja *Scutellospora* sugas. Jādomā, ka šī perioda laikā dažas *Acaulospora* sugas varēja turpināt samazinātā daudzumā piegādāt fosforu. Savukārt, platānu parauglaukumā *Scutellospora* nomainīja *Glomus* sugas, kuras agresīvi kolonizēja saknes, izspiežot *Acaulospora* sugas.

Vairāki pētījumi par arbuskulārās mikorizas sezonālo dinamiku veikti arī kāpu biotopos. Tā piemēram, konstatēts, ka, salīdzinot dažādas mikorizas sēņu sugas, tām ir atšķirīgas sporu daudzuma izmaiņas sezonas laikā, bet šīs izmaiņas nav atkarīgas no augsnes edafiskajiem faktoriem (Sylvia 1986; Gemma *et al.* 1989). Citā pētījumā Vidusjūras piekrastes kāpās konstatēts, ka sporu daudzuma izmaiņas augsnē ir paralēlas ar simbiozes intensitātes izmaiņām augu saknēs (Giovannetti 1985). Mikorizācijas intensitāte samazinājās vasaras vidū, palika nemainīgā līmenī rudenī, bet pieauga no janvāra, sasniedzot maksimumu ziedēšanas laikā jūnijā. Pētījumā Klusā okeāna piekrastes kāpu dažādās zonās Meksikā analizēja septiņu augu sugu mikorizu sezonālo dinamiku (Sigüenza *et al.* 1996). Novēroja būtiskas mikorizu kolonizācijas intensitātes izmaiņas sezonas laikā, kas atsevišķām sugām variēja no 18 - 20 % līdz 50 - 80 %. Tomēr, konkrēto sugu simbiozes dinamika neuzrādīja līdzīgas viennozīmīgas izmaiņas sezonas laikā. Kopumā pa visām sugām, vasaras vidū un beigās bija augstāks kolonizācijas līmenis, salīdzinot ar pavasari.

Augstāk minētie piemēri saistīti ar pētījumiem relatīvi siltās ekosistēmās. Mērenās joslas kāpās, kur negatīvas ziemas augsnes temperatūras ierobežo bioloģisko aktivitāti, mikorizu kolonizācijas sezonālitate ir maz pētīta. Varētu domāt, ka simbiozes intensitātes samazinājumam veģētācijas sezonas beigās jābūt vairāk izteiktam, ar krasu tās pieaugumu veģētācijas sezonas sākumā.

Somijas kalnu ielejas pļavā 630 m v.j.l. pētīja arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu sezonālo dinamiku četriem alpīnās veģētācijas augiem – *Alchemilla glomerulans*, *Carex vaginata*, *Ranunculus acris* ssp. *pumilus*, *Trollius europaeus* – no jūnija beigām līdz augusta sākumam (Ruotsalainen *et al.* 2002). Pētījumā nekonstatēja ievērojamas sakņu kolonizācijas izmaiņas, vienīgi augustā mikorizas kolonizācija saknēs samazinājās, salīdzinot ar augu augšanas sezonas sākumu. Saknēs dominēja hifas, pēc tam arbuskulas un citu sēņu endofīti. Vismazāk novēroja vezikulas. Pētījumā novēroja dažām augu sugām specifiskas sakņu kolonizācijas iezīmes, ko skaidroja ar augu fenoloģiju. Autori secināja, ka rezultātus bija ietekmējuši īsais laika periods, jo subartikas augi uzkrāj barības vielas un oglekļa rezerves iepriekšējā gadā, jo to ziedēšana vienā gadā atšķiras no nākamā.

Rezumējot pētījumus par arbuskulārās mikorizas sezonālās dinamiku dažādu sugu augu saknēs dažādos biotopos, var secināt, ka simbionti ir cieši saistīti savā attīstībā veģētācijas perioda laikā viens ar otru. Saimniekauga pielāgošanās īpatnības applūstošos biotopos ļauj mikorizas sēnei izmantot saknes audus kā izdzīvošanas nišas. Iespējams, ka daudzgadīgo augu gadījumā pētījumi jāorganizē vismaz divu gadu periodā secīgās veģētācijas sezonās, kas ļautu labāk izprast mikorizu simbiozes

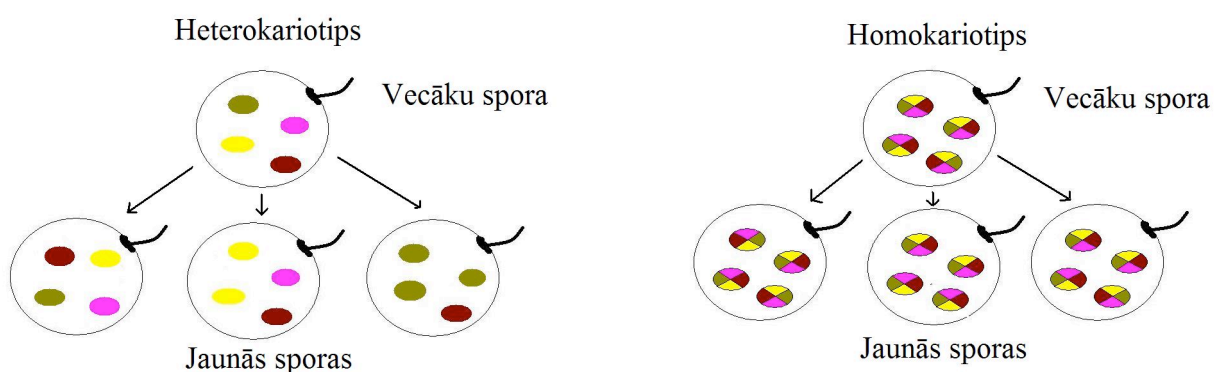
sezonālo izmaiņu funkcionālo nozīmi abiem partneriem. Pretrunīga ir arī informācija par to, vai augsta sakņu kolonizācijas pakāpe saistīta arī ar augsnes sporu daudzuma palielināšanos. Tas viss liecina, ka mikorizu sēņu dinamiku augsnē un simbiozes intensitāti augs saknēs ietekmē gan sezonāli mainīgs vides apstākļu komplekss, gan arī specifiskas sēnes-saimniekauga funkcionālās mijiedarbības īpatnības.

2.3.7. Arbuskulārās mikorizas ģenētiskā organizācija un taksonomija

Arbuskulārās mikorizas sēnes pavairojas bezdzimuma ceļā ar sporām. Katrā sporā ir ļoti daudz kodolu, kuru skaits ir atkarīgs no arbuskulārās mikorizas sēņu sugas. Kodolu skaits svārstās no 800 līdz 35 000 (Smith, Read 2008).

Sēņu valstī sastopami divi ģenētiskās orgnaizācijas modeļi – heterokariotips, kad divi vai vairāki ģenētiski dažādi kodoli ir vienā un tajā pašā sēnes micēlijā, vai homokariotips, kad šūnās ir daudz viena veida kodolu (2.3.7.-1. attēls). Par kariotipu sauc katrā kodolā esošo hromosomu komplektu (Selga 2008).

Kodolus iedala haploīdos, ja katra hromosoma ir pārstāvēta vienu reizi, diploīdos, ja kodoliem ir vienādu hromosomu pāri un poliploīdos – ja kodoliem ir vairāk nekā divas homologas hromosomas (Selga 2008). Līdz šim pētītās arbuskulārās mikorizas sēnes ir haploidālas (Hijri, Sanders 2004). Toties ir nepieciešami papildus pētījumi, lai noskaidrotu, vai arbuskulārās mikorizas sēnēm ir sastopamas arī poliploīdas sporas. Sporās ir ļoti liela ģenētiskā daudzveidība. Pētniekus interesē, kā vecāku spora ģenētisko informāciju nodod nākamajām paaudzēm. Pastāv divas iespējamības atbilstoši ģenētiskās organizācijas modeļim: ja katrs kodols ir ģenētiski atšķirīgs, tad organisms ir heterokariotips, savukārt, ja kodoli ir identiski, saturot visu ģenētisko sekvenču variantus, tad organisms ir homokariotips (2.3.7.-1. attēls).



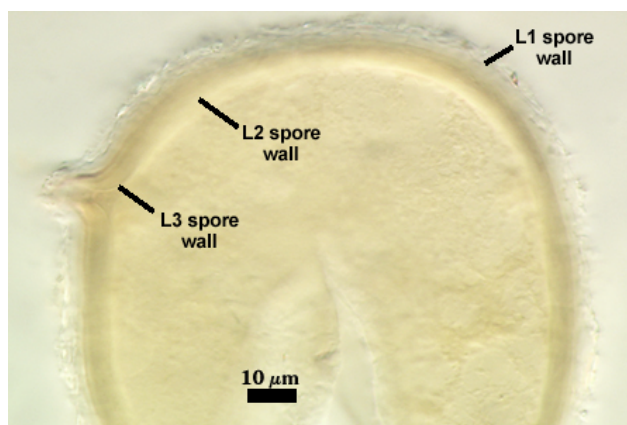
2.3.7.-1. attēls. Sēņu valstī sastopamie ģenētiskās organizācijas divi modeļi: heterokariotips (A) un homokariotips (B). Sporās ar dažādām krāsām parādīta ģenētiskā daudzveidība kodolos. Grafisko attēlu idejas avots pēc Pawlowska, Taylor (2004).

Ja arbuskulārajām mikorizas sēnēm ir raksturīgs heterokariotips, tad vienšūnas micēlijā ir daudz un dažādu kodolu, kurus var nodot nākamajām paaudzēm. Toties daudzu genomu eksistence var ierosināt gēnu ekspresijas kontroles problēmas veselā organismā (Smith, Read 2008). Homokariotipa modelim vajadzētu detalizētu skaidrojumu, kāpēc ģenētiskās daudzveidības eksistēšanai neparādās poliploīdija (Smith, Read 2008). Pawlowska un Taylor (2004) pētījumā ir atrasti argumenti, kas liecina pret heterokariotipa modeli, toties nav tieša pierādījuma homokariotipa modelim. Tādēļ būtu svarīgi atklāt ģenētiskās informācijas plūsmu micēlijā starp paaudzēm un gēnu ekspresijas kontroles mehānismus, kas varētu būt ļoti sarežģīti daudzu genomu organismā (Smith, Read 2008). Būtisks ir jautājums par to, kā arbuskulārās mikorizas sēnes ir spējušas izvairīties no kaitīgu mutāciju uzkrāšanos, ja tās evolucionāri ir tik senas un pavairojas bezdzimuma ceļā (Helgason, Fitter 2005). Varbūt šīs sēnes pilnībā nepavairojas bezdzimuma ceļā un pastāv kāda „genoma tīrīšana” gēnu pārveidošanā vai mitozes krustmijā. Tomēr, ja arbuskulārās mikorizas sēnes pavairojas bezdzimuma ceļā un rekombinācijas iespējamība ir reta, tad mutācijas nodrošina variāciju adaptācijai vides izmaiņām (Smith, Read 2008). Saskaņā ar Taylor *et al.* (1999) tā arī varētu būt, jo zemākas evolūcijas spiediena izmaiņas ir iespējamās mutuālistiskās simbiozes gadījumā, nekā parazitiskā mijiedarbībā. Kontrolētos apstākļos Buee *et al.* (2000) novēroja, ka jaunu hifu zarošanās laikā zarošanās faktori inducē mitozī hifās.

Arbuskulārās mikorizas ģenētiskā organizācija vēl nav pilnībā izpētīta un saprasta. Vairākās starptautiskajās konferencēs mikorizu pētnieki un zinātnieki ir salīdzinājuši arbuskulārās mikorizas pētniecību ar „melnu kasti”. Katrs pētnieks kaut ko no tās „izvelk”, bet kopaina paliek apslēpta. Attīstoties ģenētikas pētīšanas metodēm un izpratnei par dzīvās dabas uzbūvi, uzkrājoties empīriskajām materiālam par dažādiem arbuskulārās mikorizas simbiozes pētījumiem un kritiski izvērtējot to, radīsies kopaina par sēņu ģenētisko organizētību.

Sporas ir arbuskulārās mikorizas sēņu vairošanās orgāns (propagula). Tās parasti attīstās arbuskulārās mikorizas ārējā micēlijā augsnē. Sporas var veidoties arī no vezikulām auga saknē. Augsnē tās izplatās ar ūdens un dažādu bezmugurkaulnieku palīdzību. Nelielos attālumos arī vējš izplata sporas.

Sporas ietver biezs un izturīgs trīs slāņu hitīna apvalks (2.3.7.2.-2. attēls). Tās ir dažādās krāsas –



2.3.7.-2. attēls. *Glomus lamellosum* spora, kurā parādīts trīs slāņu apvalks. Attēla avots http://invam.caf.wvu.edu/fungi/taxonomy/Glomaceae/Glomus/lamellosum/lamel_sh.jpg

baltas, brūnas, dzeltenas, sarkanas, zaļas un novērojamas arī dažādas krāsu pārejas. Sporu diametrs var sasniegt 500 μm (Smith, Read 2008). Sporas satur lipīdus un ogļhidrātus, kurus izmanto hifas augšanai pēc sporas dīgšanas. Trehalose ir visvairāk sporās esošais ogļhidrāts (Bago *et al.* 1999). Kad sporas dīgst, hifu augšana izsauc dažu kodolu dališanos (Smith, Read 2008).

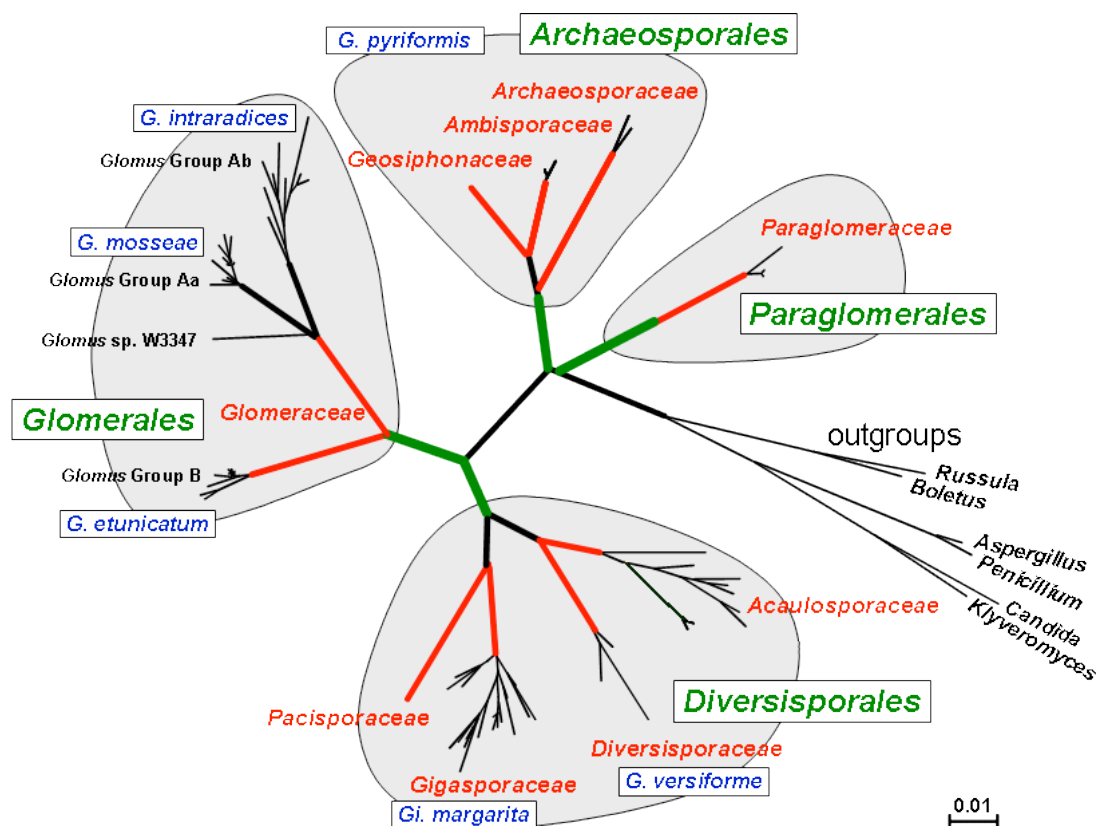
Smith un Read (2008) uzskata, ka sporas ir vislabākais inokula avots un vienīgā propagula, kuru var identificēt līdz sugai ar visaugstāko ticamības līmeni. Sporas ir nozīmīgas, izolējot arbuskulārās mikorizas sēņu sugas, nosakot to izplatību. Pēc tam sporas var izmantot augu kultūru eksperimentos vai identitātes noteikšanas nolūkos. Iepriekšējos darbos bieži ignorēja arbuskulāro mikorizas sēņu daudzveidības pētījumus, ievāca datus tikai par sporu daudzumu augsnē un nosakpt sakņu kolonizācijas procentu jeb mikorizas intensitāti. Molekulārās metodes palīdz noteikt arbuskulāro mikorizas sēņu sugu sastāvu. Pēc Smith un Read (2008) uzskatiem mūsdienu pētījumos būtu jāietver informācija sporu skaitu augsnē, to sugu daudzveidību, sēņu morfoloģijas identifikāciju saknēs un sēņu molekulāro identifikāciju.

Redecker *et al.* (2003) norāda, ka sporu veidošanos augsnē nosaka dažādi arbuskulārās mikorizas sēnes fizioloģiskie parametri un vides apstākļi. Katru gadu sporu veidošanās jeb sporulācija atšķiras. Dažādu apstākļu dēļ vai gada sezonas dēļ dažas arbuskulārās mikorizas sēnes var izveidot ļoti daudz sporu un tādējādi kļūt par dominējošu sakņu kolonizatoru. Citos apstākļos tās neveidos sporas vispār. Morfoloģiskās identificēšanas ierobežojošs faktors ir tas, ka dabā ievāktās sporās ir parazīti, tās ir bojātas, līdz ar to – neidentificējamas. Dažām arbuskulārās mikorizas sēnēm ir nepietiekamas morfoloģiskās pazīmes. Piemēram, var viegli sajaukt *Glomus* ar *Paraglomus*. Tādēļ Redecker *et al.* (2003) iesaka lietot molekulārās metodes arbuskulārās mikorizas sēņu noteikšanai jebkurā augu saknēs fragmentā, neanalizējot sporas.

Tomēr katram pētījumam izvirza citādāku mērķi un izvēlas piemērotākās metodes, jo ne visas arbuskulārās mikorizas sēņu sporas ir dīgušas un kolonizējušas augu saknes pētāmajā parauglukumā. Pārāk liels datu daudzums konkrētajā pētījumā var nomākt galvenos rezultātus, ko pētnieks ir gribējis sasniegt.

Linneja klasifikācijā arbuskulārās mikorizas sēnes uzskatīja par piederīgām pie Endogonaceae Zygomycota (Smith, Read 2008). Pēc tam zinātnieki Gerdemann un Trappe 20. gadsimta otrajā pusē izveidoja savu klasifikāciju, liekot uzsvāru arbuskulārās mikorizas sēnēm. Viņi aprakstīja četras ģintis: *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Glomus* un *Sclerocystis*. Vēlāk tām pievienoja arī *Scutellospora* ģinti. Līdz 1993. gadam visā pasaulē bija aprakstītas apmēram 150 sugas. 1990. gadā izdalīja jauna klasi Glomales no Endogonales, bet vēl joprojām tā ietilpa Zygomycota. Uzkrājot datus un zināšanas par molekulārām, morfoloģiskām un ekoloģiskām raksturīgajām īpatnībām, parādīja, ka arbuskulārās mikorizas sēnes ir atšķirīgas no citām sēņu grupām. Tādēļ tās vajadzēja izdalīt atsevišķā filā. Saskaņā ar ribosomu mazo vienību sekvenču filogēnēzi šo filu nosauca par Glomeromycota (Schüßler *et al.* 2001) (2.3.7.-3. attēls).

Glomerales klasē ietilpst divas dzimtas – *Glomus* grupa A un *Glomus* grupa B. *Diversisporales*



2.3.7.-3. attēls. Glomeromycota filogēnētiskais koks. Attēla avots <http://www.lrz-muenchen.de/~schuessler/amphylo/>

satur Aaulosporaceae, Diversisporaceae, Gigasporaceae un Gerdemanniaceae. Archaeosporales satur Archeosporaceae un Geosiphonaceae. Paraglomerales ir tikai viena dzimta Paraglomeraceae. Gigasporaceae ir monofilētiska grupa, kurā ietilpst *Gigaspora* un *Scutellospora*. *Glomus* ģints nav monofilētiska (Schwarzott *et al.* 2001). Tajā ietilpst četras dzimtas – *Glomus* grupa A, *Glomus* grupa B, Diversisporaceae, Gerdemanniaceae.

2.3.8. Arbuskulārās mikorizas sēņu sugu sabiedrības augsnē

Ar vispārēju terminu „sabiedrība” apzīmē populāciju grupas, kas kopīgi sastopamas un apdzīvo specifisku vidi un veido ekosistēmas biotiskos komponentus, ar populāciju saprotot vienas sugas indivīdu grupu, kas aizņem konkrētu platību (Allaby 1998). Starp organismiem sabiedrības ietvaros notiek dažādas mijiedarbības, piemēram, konkurence, plēsonība, mutuālisms. Ne tikai augi, bet arī arbuskulārās mikorizas sēnes veido sabiedrības, kas sastopamas augsnē, īpaši rizosfēras daļā – ap augu saknēm. Mikorizas sēņu sabiedrības raksturo to ģenētiskā un bioloģiskā daudzveidība specifiskajā vidē. Šobrīd pētījumos visbiežāk sastopamās mikorizas sēņu sugas ir no *Glomus* ģints.

Līdz šim vislielākā arbuskulārās mikorizas sēņu daudzveidība ir konstatēta tropu klimatiskās joslas biotopos, salīdzinot ar pārējām ģeogrāfiskajām joslām (Smith, Read 2008). Tā piemēram Panamas

Republikas Barro Kolorado salās tropu mežā divu koku sugu – *Faramea occidentalis* un *Tetragastris panamensis* – saknēs (kopā 48 paraugi) ar molekulārajām metodēm, amplificējot ribosomu RNS gēna mazo subvienību sekvences ar specifiskajiem AM sēņu praimeriem, ieguva 30 arbuskulārās mikorizas sēņu genotipus (Husband *et al.* 2002a), kas norāda uz ļoti augstu AM sēņu daudzveidību, salīdzinot ar mērenā klimata biotopiem. No iegūtajiem rezultātiem 23 arbuskulārās mikorizas sēņu tipi piederēja Glomaceae, trīs – Acaulosporaceae un četri – Gigasporaceae (Husband *et al.* 2002a). Neatrada nevienu arbuskulārās mikorizas sēņu tipu no Archaeosporaceae un Paraglomaceae, jo AM1 praimeris nelīdzinās nevienai SSU sekvencei no šim ģintīm (Husband *et al.* 2002a).

AM sēņu sabiedrība augu saknēs var būt mainīga un atšķirīga dažādos mikorbiotopos vienā pētījumu vietā, mainīga veģetācijas sezonas laikā un atšķirīga dažādiem saimniekaugiem, parādot potenciālo sasaisti starp noteiktām sēņu un augu sugām. Ja divos parauglaukumos novērotas lielas atšķirības starp AM sēņu populācijām, tad to, iespējams, ir ietekmējuši augsnes faktori – pH, barības vielu saturs, mitrums un temperatūra – kas izmaina sporu izplatību (Koske 1987; Porter *et al.* 1987; Johnson *et al.* 1991; Cuenca, Meneses 1996). AM sēņu genotipu sadalīšanās dažādās abiotiskās (parauglaukuma vieta) un biotiskās (saimniekaugs) nišās ir svarīga saistība ekosistēmas funkcionēšanai kā veselumam (Husband *et al.* 2002a). Nišas sadalīšana sekmē ekoloģiski atšķirīgu AM sēņu līdzāspastāvēšanu un var veicināt augstu sēņu daudzveidību. AM sēņu dažāda izplatība var potenciāli ietekmēt augu sabiedrības struktūru, to daudzveidojot.

Sezonālās dinamikas izmaiņas AM sēņu sabiedrībās skaidro ar augu fenoloģiju un, to ka ekoloģiski atšķirīgas AM sēnes reaģē dažādi uz abiotiskās vides izmaiņām (Husband *et al.* 2002a). Divu gadu pētījumā par mikorizas populāciju vienas kohortas stādu *Tetragastris panamensis* saknēs novēroja būtiski atšķirīgas sēņu populācijas, kas bija kolonizējuši divu dažādu vecumu grupu stādus, kuri bija ievākti vienā un tajā pašā laikā (Husband *et al.* 2002b). Šie rezultāti norādīja, ka sēņu sabiedrību var ietekmēt saimniekauga attīstības stadija. Savukārt, stādiem pieaugot, sēņu daudzveidība samazinājās: retās AM sēņu tipus nomainīja dominējošie (Husband *et al.* 2002b). Visefektīvākajai saimniekauga - sēņu sabiedrības struktūras kombinācijai ir lielākā izdzīvošanas iespējamība, kā rezultātā bagātinās izdzīvojuši populācija. Eksperimentā kontrolētos apstākļos augiem vislabākā augšana un attīstība notiek, jo tiem ir simbioze ar dažādām AM sēnēm t.i. ģenētiski daudzveidīgāko sēņu sabiedrību (Kiers *et al.* 2000). Ja līdzvērtīgas norises ir dabiskos apstākļos, tad AM sēņu sabiedrības struktūra mainās augu attīstības laikā un sēklām, kuras augi izplata tālu no sevis, ir iespējamība sastapt vispiemērotāko AM sēņu sugu sabiedrību, lai izveidotu simbiozi.

Pētījumā Skotijā pusdabiskā pļavā divām augu sugām – *Agrostis capillaris* un *Trifolium repens* – konstatēja ļoti augstu AM sēņu sabiedrības daudzveidību – 24 sekvenču veidus (Vandenkoornhuysen *et al.* 2002). No tiem 19 piederēja Glomaceae, trīs Acaulosporaceae un divas Gigasporaceae. Pētījumā konstatēja AM sēņu sabiedrības mainību starp paraugu ievākšanas laikiem un saimniekauga nozīmi simbiozes izveidošanai.

Ar bioloģiskajām metodēm apsaimniekotās lauksaimniecības augsnē novēroja augstu AM sēņu bioloģisko daudzveidību (Verbruggen *et al.* 2010).

Husband *et al.* (2002a) uzskata, ka nākotnes izaicinājums ir identificēt nozīmīgas funkcionālas atšķirības starp dažādu sugu AM sēnēm, kas apdzīvo vienas augu sugas saknes.

Analizējot informāciju par mērenā klimata joslā kontaktētajām arbuskulārās mikorizas sēņu sugām, var redzēt, ka sāļajos mitrājos sastopamas *Glomus geosporum*, *Glomus etunicatum* (Roda *et al.* 2008). Jaunas sugas ir atklātas kāpās *Glomus achrum* Polijā un *Glomus bistratum* Grieķijā (Błaszowski *et al.* 2009). Savukārt, Portugāles kāpās konstatētas *G. intraradices*, *G. fasciculatum*, *G. hoi*, *G. constrictum*, *G. globiferum* un *Scutellospora persica* arbuskulāro mikorizu sēņu sugas (Rodríguez-Echeverría, Freitas, 2006). *Scutellospora persica* konstatēta arī Polijas kāpās.

2.3.9. Arbuskulārās mikorizas simbiozes pētīšanas metodes

Arbuskulārās mikorizas pētīšanas metodes ir laikietilpīgas, bet tām nav lielas izmaksas, izņemot molekulārajām metodēm. Smith un Read (2008) monogrāfijā raksta, ka vēl nav izgudrotas tādas ierīces, kas palīdzētu ātrāk noteikt mikorizas kolonizācijas intensitāti vai frekvenci, vai arī atsevišķi noteiktu arbuskulārās mikorizas struktūru – vezikulu un arbuskulu, varbūt par sporokarpu – daudzumu sakņu fragmentos. Līdz ar to, šī ir brīva niša inovatīvam projektam, lai atvieglotu un uzlabotu mikorizu pētnieku darbu.

Lai pētītu arbuskulārās mikorizas intensitāti un frekvenci (skatīt 2.3. nodaļu) augu sakņu fragmenti ir jāatkrāso, karsējot tās 10 % kālija hidroksidā. Pēc šīs procedūras saknēs iekrāso mikorizas struktūras – hifas, vezikulas, arbuskulas, sporokarpus – ar 0.05 % triptānzilo, kas šobrīd ir atzīta par kancerogēnu vielu, vai anilīnzilo krāsu, kas nav kaitīga pētnieka veselībai. Var izmantot arī citu krāsvielu, kas minēta *Mycorrhiza Manual* (2001). Mikroskopā veic sakņu fragmentu apskati. Katrā redzeslaukā pēc Trouvelot *et al.* (1986) metodes nosaka, procentuāli cik daudz telpas aizņem hifas un vezikulas. Katram procentam ir piešķirta sava klase. Ja saknes fragmentā nenovēro nevienu mikorizas struktūru, tad tas atbilst nulle procentiem un tam piešķir un nulto klasi. Savukārt, ja saknē konstatē vienu vezikulu un/vai hifu, tad mikorizas struktūra ir aizņēmusi mazāk par vienu procentu redzeslauka telpu un to apzīmē par pirmo klasi. Ja saknes fragmentā novēro divas līdz trīs vezikulas ar hifām, tad ir aizņemts mazāk par desmit procentiem, kas atbilst otrajai klasei. Ja mikorizas struktūras ir aizņēmušas mazāk par piecdesmit procentiem redzeslauka telpu, tad tā ir trešā klase. Ja vezikulas un hifas ir novērojamas saknes fragmentā vairāk par piecdesmit procentiem, bet mazāk par deviņdesmit procentiem, tad tā ir ceturtā klase. Savukārt, vairāk par deviņdesmit procentiem aizņemts redzeslauks atbilst piektajai klasei. Tad saskaita atsevišķi, cik katra klase ir novērota, un iegūtos datus ievieto datorprogrammā *Mycocalc* (Trouvelot *et al.* 1986), lai aprēķinātu mikorizas intensitāti sakņu sistēmā (M%), mikorizas intensitāti apskatītajos sakņu fragmentos (m%), mikorizas frekvenci sakņu sistēmā (F%). Šajā darbā izmantoti

divi parametri, lai raksturotu simbiozes aktivitātei piekrastes augu saknēs, mikorizas intensitāte sakņu sistēmā (M%) un mikorizas frekvence sakņu sistēmā (F%).

Pēc mikorizas struktūru daudzuma jeb intensitātes var spriest par sēnes aktivitāti konkrētajos parauglaukumos vai biotopos. Tomēr jautājums, kādēļ dažādām augu sugām ir tik atšķirīgas mikorizas intensitātes, ir vēl apspriežams.

Arbuskulārās mikorizas sēņu populācijas un sugu daudzveidības noteikšanai no augsnes izdala sporas. Izpildot, piemēram, *Mycorrhiza Manual* (2001) aprakstīto metodi, pēc vairākkārtīgas augsnes skalošanas cauri sietiem, iegūtajam ūdenim ar sporām pievieno saharozes šķīdumu un centrifugē, lai atdalītu augsnes daļiņas no sporām. Pēc centrifugēšanas ūdens nostājas mēģenes augšējā daļā, savukārt saharoze – apakšējā. Ūdeni nolej, bet saharozes šķīdumu ar sporām filtrē cauri filtrpapīram, kā rezultātā sporas paliek uz filtrpapīra. Zem stereomikroskopa sporas sašķiro veselajās un bojātajās. Veselās sporas sagrupē pēc lieluma un krāsas. Tā ir arbuskulārās mikorizas sēņu sugu noteikšana pēc sporu morfoloģijas metodes. Tomēr ir pētījumi, ka šī metode nedod precīzus rezultātus, jo sporas var būt līdzīgas dažādām sēņu sugām. Sākot ar 20. gadsimta beigām sāk lietot molekulārās metodes sēņu sugu noteikšanai visiem mikorizu veidiem. DNS var ekstrahēt gan no sporām, gan no mikorizas sēņu struktūrām, kuras ir izveidotas auga saknē. Tādējādi var uzzināt, kādas mikorizas sēnes ir kolonizējušas konkrēto augu parauglaukumā vai biotopā. Veicot pētījumu tikai ar sporām, var uzzināt, kādas sēņu sugas vispār ir sastopamas pētāmajā vietā. Īpatnība ir tā, ka augsnē var neatrast tās pašas arbuskulārās mikorizas sēņu sporas, kuras ir kolonizējušas saknes. Līdz ar to, plānojot un veicot jaunu pētījumu, jāizvirza mērķis, kas ietver jaunas informācijas iegūšanu par mikorizas sēņu sugām.

Ekstrahēt mikorizas sēņu DNS no sporām un/vai kolonizētām auga saknēm var pēc *Mycorrhiza Manual* (2001) aprakstītajām metodēm vai arī izmantot speciāli ražotus DNS ekstrahēšanas komplektus jeb kitus. Pēc tam iegūtās dezoksiribonukleīnskābes dubultpavedienus pavairo, izmantojot polimerāzes ķēdes reakcijas (PĶR) metodi un pievienojot speciālus mikorizu sēņu nukleotīdu secību atpazīstošus praimerus. Lai pārbaudītu, vai PĶR ir noritējusi veiksmīgi, jauniegūtos paraugus jeb PĶR produktu vizualizē uz elektroforēzes gēla, vispirms iekrāsojot jaunsintezētās DNS molekulas ar SYBR zaļo krāsu vai etīdijbromīdu, tikai tas ir atzīts par mutagēnu vielu. DNS molekulas ir negatīvi lādētas, tādēļ tās migrē uz pozitīvi lādēto elektroforēzes gēla galu.

Dažādu mikroorganismu populāciju pētīšanai dabiskos biotopos izmanto fragmentu garumu galējo robežu sagriešanas polimorfisma metodi (*terminal-restriction fragment length polymorphism*; T-RFLP). Polimorfisms ģenētikā nozīmē divu vai vairāku formu pastāvēšanu vienas populācijas ietvaros, bet ar dažādiem fenotipiem, tas ir, ar atšķirīgām ārējām pazīmēm (Allaby 2004). Lai gan arbuskulārās mikorizas sēnes ir haploīdas, tomēr ar šo metodi var noteikt ģenētisko radniecību starp arbuskulārās mikorizas sēnēm (Smith, Read 2008). Lai veiktu T-RFLP metodi, vispirms veic PĶR metodi, izmantojot ekstrahēto DNS un ar fluorescējošu krāsu iezīmētus praimerus. T-RFLP metode pamatojas uz to, ka restrikcijas endonukleāzes „sagriezīs” ar fluorescējošu krāsu iezīmēto PĶR produktu, parasti 4 - 6

bāžu pāru garos fragmentos (Osborn et.al. 2000). Var lietot vienu vai abus praimerus, iezīmētus ar fluorescējošo krāsu, un katram var būt pat sava, atšķirīga krāsa. Kopā sajauc restrikcijas endonukleāzes ar fluorescējošu krāsu iezīmēto PĶR produktu. Jaunieģūtos fragmentus sadala elektroforēzes gēlā. Ar speciālu ierīci analizē uzrāda tikai galējos iezīmētos restrikcijas fragmentus. Šīs analīzes iznākums ir divos veidos. Pirmais, izveido elektroferogrammu, kurā parāda mikrobu populācijas profilu kā mainīgu augstumu iekrāsotu pīķu rindu.

T-RFLP izveidotie profili var mainīties:

- 1) pēc bāžu pāru skaita un lieluma;
- 2) jebkura konkrētā pīķa augstumā un izvietojumā. Šai variācijai ir liela nozīme skaitliski retas populācijas daļas noteikšanai bioloģiskajā daudzveidībā.

Otrs analīzes iznākums ir tabula, kuru izveido attiecīgā analīzes programma, piemēram, *Genemapper*. Tabula ietver katra pīķa lielumu bāžu pāros, rēķinot no iekšējā standarta lieluma, un katra pīķa augstumu, kas ir proporcionāls lielums fluorescences uztvertajam daudzumam. Kad analizē jebkuru konkrēto profilu, vispirms ir jāsamazina fluorescences fona troksnis. Šajā darbā izslēdza pīķus mazākus par 100 fluorescences vienībām.

Ar molekulārajām metodēm analizē arbuskulāro mikorizas sēņu ribosomālo DNS (Redecker *et al.* 2003). Šī genoma reģiona gēni ir pieejami lielā kopiju skaitā. Tajos ir konservatīvi un mainīgi sektori. Pētījumos neparādās gēnu ekspresijas ietekme, jo genotipu analizē uzreiz.

Galvenais trūkums molekulārajām metodēm ir tāds, ka ir nepieciešami specifiski praimeru, kas atpazītu dažādas arbuskulārās mikorizas sēņu sugas saknes mizas šūnās un neļautu sajauktu tās ar citām sēnēm. Tādēļ arbuskulāro mikorizas sēņu molekulārie pētījumi vispirms identificē sekvenču grupas, nevis sugas (Redecker *et al.* 2003). Pēc tam iegūtos datus salīdzina ar morfosugu grupām datubāzēs. Ja iegūtās sekvenses sakrīt ar morfosugu sekvencēm, tad sugu noteikšana ir precīza.

In vitro pētījumi, kuri ir sākušies kopš 1980-iem gadiem, pavēruši ceļu arbuskulārās mikorizas molekulārās bioloģijas, citoloģijas, ģenētikas, fizioloģijas, sistematikas un biotehnoloģijas pētījumiem. Ar *in vitro* metodēm kontrolētos apstākļos pētī arbuskulārās mikorizas sēņu un izveidotās simbiozes bioloģiju. Eksperimentos lieto:

- 1) arbuskulārās mikorizas monoksēnisku kultūru, kas ir kopkultūra ar saknēm un arbuskulārās mikorizas sēņu sugām;
- 2) sakņu orgānu kultūru, kas ir kultūra sintētiskā barotnē ar transformētām, netransformētām vai izgrieztām saknēm.

Visbiežāk audu kultūru eksperimentos izmanto burkānu saknes. Savukārt, sporas iegūst no sporu bankām – Glomeromycota Starptautiskās bankas jeb (<http://www.kent.ac.uk/bio/beg/index.htm>) un Starptautiskās (vezikulāri) arbuskulārās mikorizas sēņu kultūru kolekcijas (<http://invam.caf.wvu.edu/>). Ir izveidota arī Glomeromycota *in vitro* kolekcija (<http://emma.agro.ucl.ac.be/ginco-bel/>) Beļģijā, otra līdzīga kolekcija ir Kanādā.

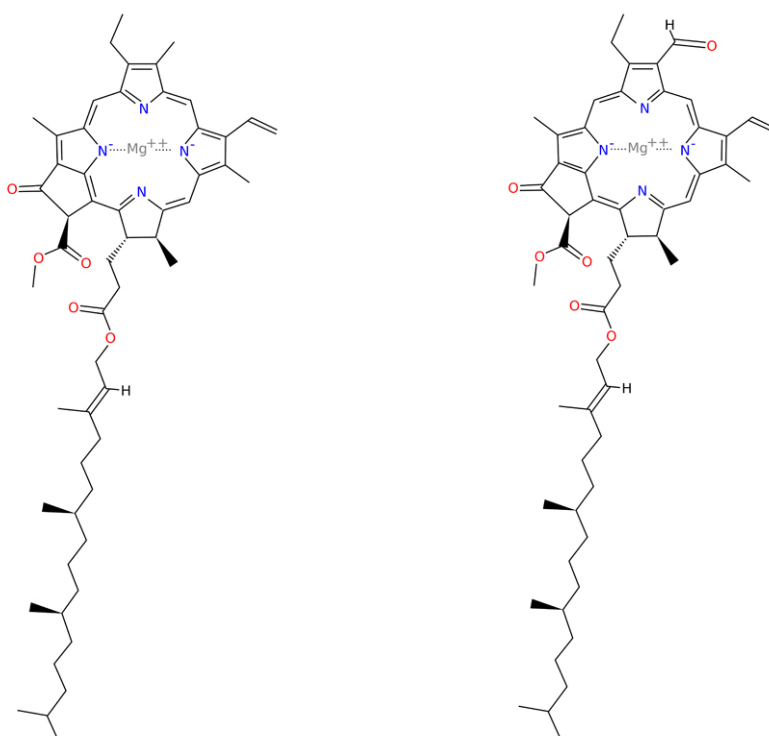
2.4. Fotosintēze un tās fotoķīmiskās reakcijas kā augu vitalitātes iespējamais rādītājs

2.4.1. Fotosintēzes pigmenti: hlorofils

Hlorofils ir augu galvenais fotosintēzes pigments, kas absorbē zilo un sarkano gaismu un atstaro zaļo gaismu. Primārā hlorofila funkcija fotosintēzē ir absorbēt gaismas kvantu enerģiju (fotonu), pārejot ierosinātā stāvoklī. Ierosinātā stāvokļa hlorofils nodod enerģiju (elektronus) citām molekulām, kas var tālāk tikt izmantots pārvēršanai ķīmiskajā enerģijā. Alternatīvi, ierosināto enerģiju var izstarot karstuma veidā vai gaismas veidā (kā fluorescenci, sadaļa 2.4.3).

Bez dažādām hlorofila molekulārajām formām (2.4.1.-1. attēls; augos – hlorofils *a* un hlorofils *b*), hloroplastos fotosintēzes procesa nodrošināšanā piedalās arī karotinoīdu pigmenti karotīni (beta-karotīns) un ksantofili. Hlorofili ir salikti esteri, kuru pamatā ir četri pirola gredzeni, kas veido porfirīna ciklu ar Mg atomu tā centrā. Ja porfirīna cikls ir hidrofilis, tad tam piesaistītā fitolu sānu ķēde – hidrofoba, kas atļauj molekulas saistību ar lipīdiem. Bez tam, abām hlorofila formām ir atšķirīgi gaismas absorbcijas maksimumi – hlorofilam *a* 660 un 420 nm, bet hlorofilam *b* – 640 un 460 nm.

Pigmentu daudzums hloroplastos raksturo auga fizioloģisko stāvokli un fotosintēzes sistēmas vispārējo aktivitāti, kā arī minerālās barošanās apstākļus. Hlorofila saturs augu fotosintezējošajās daļās ir atkarīgs no auga iedzimtības, izmainās ontogēnēzē un to ietekmē vides faktori. Zema hlorofila koncentrācija tieši ietekmē audu fotosintēzes potenciālu, samazinot primāro produkciju. Hlorofila daudzuma samazināšanās lapās var liecināt arī par ievērojamu stresu izraisīto apstākļu ietekmi uz augu.



2.4.1.-1. attēls. Hlorofila *a* (A) un hlorofila *b* (B) struktūrformulas. Attēls no <http://en.wikipedia.org>.

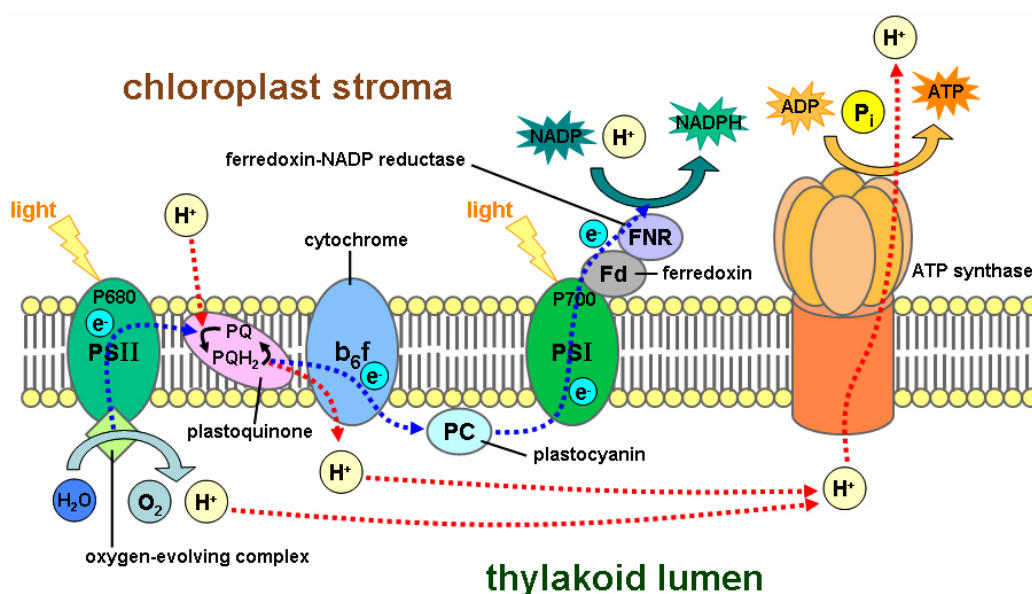
Pēdējā desmitgadē, līdz ar iespēju mērīt hlorofila daudzumu augu lapās neinvazīvā veidā, izmantojot dažādas konstrukcijas hlorofilmetrus, paplašinājies hlorofila analīžu izmantošana ekofizioloģijā, lauksaumniecībā u.c. nozares, kas atļauj viena un tā paša auga un auga daļas daudzkārtēju neinvazīvu mērīšanu visā pētījumu periodā.

2.4.2. Fotosintēzes fotoķīmiskās reakcijas

Gaismas enerģijas saistīšana un pārvēršana ķīmisko saišu enerģijā notiek hloroplastu fotosistēmās – proteīnu-pigmentu kompleksos. Ir divas strukturāli un funkcionāli atšķirīgas fotosistēmas – I un II (2.4.2.-1. attēls). Fotosistēmas I gaismu saistošajos kompleksos ir lielāks hlorofila *a* nekā hlorofila *b* daudzums, un tās gaismas absorbcijas maksimums ir 700 nm, tāpēc fotosistēmas I reakcijas centru apzīmē kā P700. Savukārt, fotosistēmas II aktīvajā centrā ir vienāds hlorofila *a* un hlorofila *b* daudzums, kā arī karotīna molekulas. Fotosistēmas II reakcijas centru apzīmē ar P680, jo tā gaismas absorbcijas maksimums ir 680 nm.

Funkcionāli fotosistēma II ir pirmā fotosistēma, kura ieslēdz fotoķīmiskās reakcijas, hlorofila *a* molekulai reakcijas centrā P680 saņemot gaismas kvantu. Primārais elektronu donors ir ūdens, un tas nāk no skābekļa izdalošā kompleksa ūdens šķelšanas reakcijā. Hlorofila molekula oksidējas, pārejot ierosinātā stāvoklī, un elektrons pāriet augstākā (nestabilā) enerģētiskajā līmenī. Hlorofila molekula zaudē elektronu, nododot to elektronu pārnesei sistēmai, kas ar secīgu redoksreakciju starpniecību nodod to fotosistēmas I citohromam b₆f. Fotosistēmā I elektrons iegūst papildus enerģiju no vēl viena fotona un beigās tiek nodots elektronu akceptoram NADP.

Fotosintēzes process ir ļoti jutīgs pret vides apstākļu izmaiņām un atspoguļo gan īslaicīgas (g.k.



2.4.2.-1. attēls. Fotosistēmas II (PSII) un fotosistēmas I (PSI) shematisks izvietojums hloroplastu tilakoīdu membrānā. Attēls no <http://en.wikipedia.org>.

caur fotoķīmijas regulāciju), gan ilglaicīgas vides izmaiņas. Fotosistēma II ir fotosintēzes aparāta visjutīgākā vieta pret pārmērīgu gaismas daudzumu un reaģē uz to ar fotoinhibēšanu (Carpentier 2005). Atkarībā no tā, kur noteik fotoinhibēšana, izšķir divus mehānismus – akceptora puses un donora puses fotoinhibēšana. Akceptora puses fotoinhibēšana ir dominējošais mehānisms un var notikt tikai skābekļa klātbūtnē. Situācijā, kad gaismas daudzums pārsniedz oglekļa cikla spēju reoksidēt elektronu transporta ķēdes reducētos pārnēsējus, vai arī plastohinona pūls un primārie hinona akceptori ir pilnībā reducēti, ierosinātais stāvoklis izraisa P680 pāreju tripleta stāvoklī, piesaistot skābekli un veidojot singletu skābekli. Singletais skābeklis neatgriezeniski inaktivē P680 reakcijas centru, pilnībā inhibējot fotoķīmiskās reakcijas. Savukārt, donora puses fotoinhibēšana var notikt gan aerobos, gan anaerobos apstākļos. Šajā gadījumā, pilnīgi vai daļēji inaktivējot ūdeni sašķeļošo kompleksu, rodas spēcīgi oksidējošie radikāļi, kas izraisa beta-karotīna vai Chl670 inaktivāciju. Fotosistēmā I notiek superoksīda radikāļa veidošanās ar mehānismu, līdzīgu kā akceptora puses fotoinhibēšana fotosistēmā II.

Eksistē vairāki molekulārās adaptācijas mehānismi fotosintēzes fotoinhibēšanas novēršanai – cikliskā elektronu plūsma fotosistēmā II un termiskā enerģijas izkliede ar gaismas savācošo kompleksu karotenoīdu pigmentu starpniecību (Carpentier 2005). Fotosistēmas II antenu kompleksos karstuma izdalīšana notiek vienlaicīgi ar violaksantīna deepoksidēšanos par zeaksantīnu, kur anteraksantīns ir starpsavienojums.

2.4.3. Hlorofila *a* fluorescence augu efektivitātes un vitalitātes raksturošanā

Kā jau minēts iepriekš, fotonu enerģijas ierosinātā hlorofila *a* molekula var vai nu nodot elektronu redokspārnēsēju sistēmai, izdalīt enerģiju siltuma veidā, vai arī izdalīt enerģiju gaismas veidā kā fluorescenci. Ierosinātais hlorofils *a* daļu enerģijas vienmēr izstaro gaismas veidā ar novirzītu viļņa garuma maksimumu uz garo viļņu pusi pusi (68 - 760 nm). Fluorescences daļai ir visai neliela, tikai 1 - 2 % no kopējās enerģijas apjoma (Maxwell, Johnson 2000). Būtiskākais ir tas, ka fluorescences signāla intensitāte ir apgriezti proporcionāla fotointēzes intensitātei, tāpēc pēc fluorescences intensitātes izmaiņām var spriest par fotosintēzes procesa izmaiņām. Šis sakarības fundamentālais raksturs ir saistīts ar faktu, ka fluorescenci rada tas pats pigmentu ierosinātais stāvoklis, kas rada fotoķīmisko enerģijas pārvēršanos.

Fluorescences pētījumu agrīnajā periodā (1960 - 1985) galvenā uzmanība tika pievērsta fotosintēzes pamatmehānismu atklāšanai (Schreiber 2004). Līdz ar portatīvu un salīdzinoši ne pārāk dārgu iekārtu izstrādāšanu hlorofila fluorescences mērīšanai un to ieviešanu ražošanā, pēdējos gados šo metodi arvien biežāk izmanto ekofizioloģiskos un agronomiskos pētījumos. Svarīgākais ir tas, ka fluorescences analīze ir gan nedestruktīva (nav nepieciešama augu paraugu iegūšana, var atkārtoti analizēt augošu augu audus), gan neinvazīva (fotosintēzes dabiskā gaita netiek traucēta) metode. Neraugoties uz

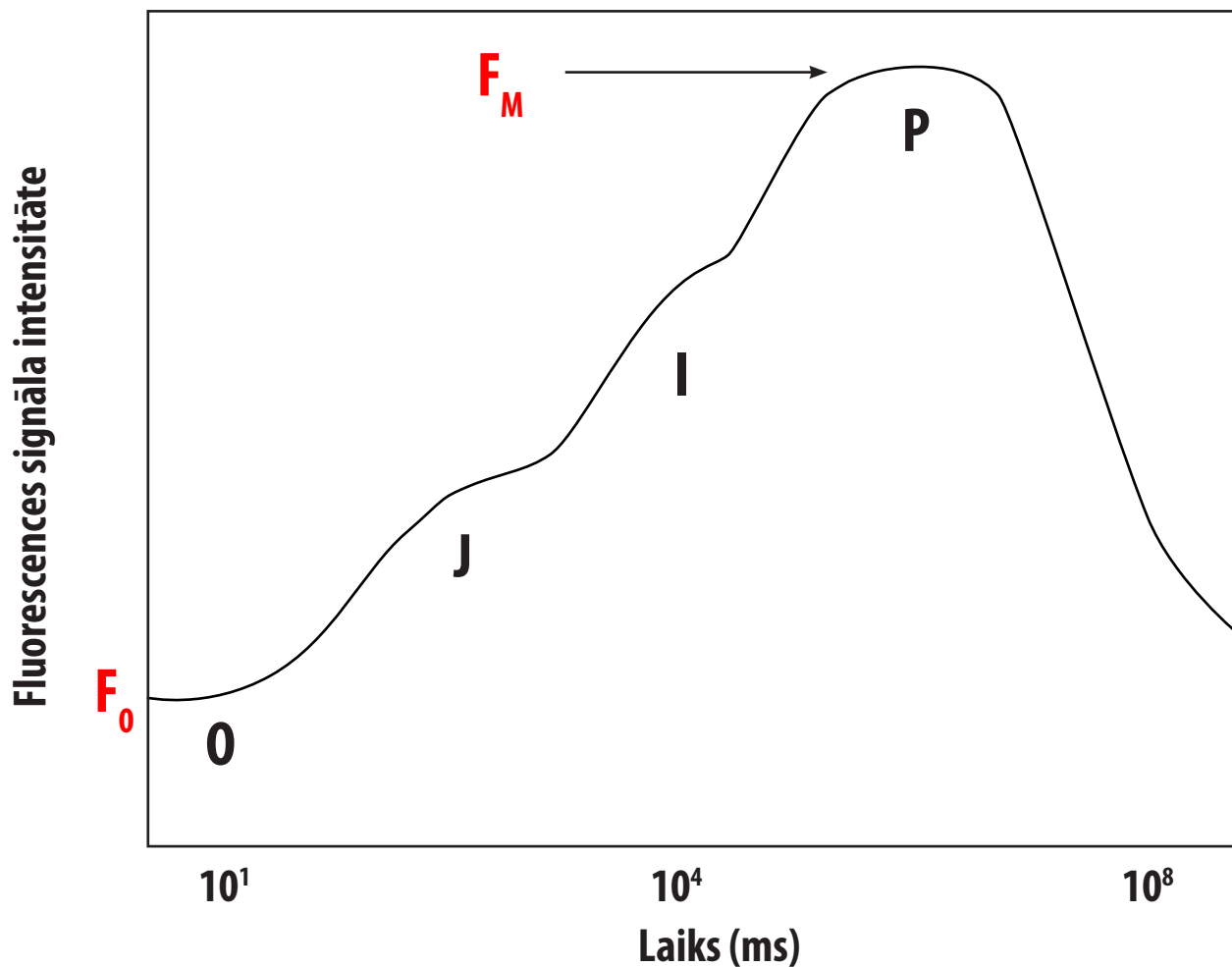
to, fluorescences analīze ir arī kvantitatīva metode, kas, atkarībā no izmantotās mērījumu metodes un eksperimentu dizaina, var dot visai vispusīgu informāciju par fotosintēzes fotoķīmijas procesu dažādiem aspektiem.

Mērot hlorofila fluorescenci kopējo auga fotosintēzes procesu vispārējās efektivitātes raksturošanai, var nonākt arī līdz plašākam vispārinājumam par auga fizioloģisko stāvokli, kas iziet ārpus fotosintēzes jomas. Dažādās zinātņu nozarēs, kur veic pētījumus ar augiem, lieto atšķirīgus terminus augu veikspējas apzīmēšanai, piemēram, “ražā” (lauksaimniecībā), “koksnes krāja” (mežsaimniecībā), “kopējā biomasa” (ekoloģijā), “primārā produktivitāte” (vides zinātne) (Ievinsh 2010). Saprotams, ka visi šie termini, lai arī mēra atšķirīgus parametrus, ir tieši saistīti ar auga fotosintēzes produktivitāti kā vienīgo veidu, kā augs iegūst enerģiju savu funkciju nodrošināšanai. No otras puses, fotosintēzes procesi jutīgi atspoguļo gan ārējo apstākļu izmaiņas, gan auga vispārējo fizioloģisko stāvokli. Lai apzīmētu auga spēju efektīvi izmantot resursus un veikt fotosintētisko oglekļa redukciju konkrētajos augšanas apstākļos, pēdējā laikā augu bioloģijā tiek ieviests termins “vitalitāte” (*fitness*). Auga vitalitāti definē kā maksimālās fotosintēzes efektivitātes spēju jebkurā laika momentā konkrētajos apstākļos, un to atvasina no dažādiem hlorofila fluorescences parametriem.

Hlorofila *a* fluorescences mērījumu potenciālā informativitāte pirmkārt saistīta ar parauga pirmsanalīzes sagatavošanu. Auga lapu (vai citus hlorofilu saturošus audus) inkubē tumsā (uzliekot īpašu aptumšotāju lauka apstākļos), kas apmēram 15 līdz 20 minūšu laikā izraisa visu fotosistēmas reakcijas centru pakāpenisku pāreju pilnībā oksidētā stāvoklī (reakcijas centri atvērti).

Hlorofila fluorescences kinētikas mērīšanai un sekojošai analīzei izmanto divu veidu fluorimetrus – t.s. nepārtrauktās darbības un pulsa-amplitūdas modulētos fluorimetrus (Strasser *et al.* 1995). Lai arī pētāmā parādība ir viena un tā pati – gaismas enerģijas emisija no gaismas ierosinātas hlorofila molekulas ar atšķirīgu viļņa garuma maksimumu, atšķirīgās metodiskās pieejas prasa arī atbilstošas teorijas izmantošanu notiekošo procesu izskaidrošanai.

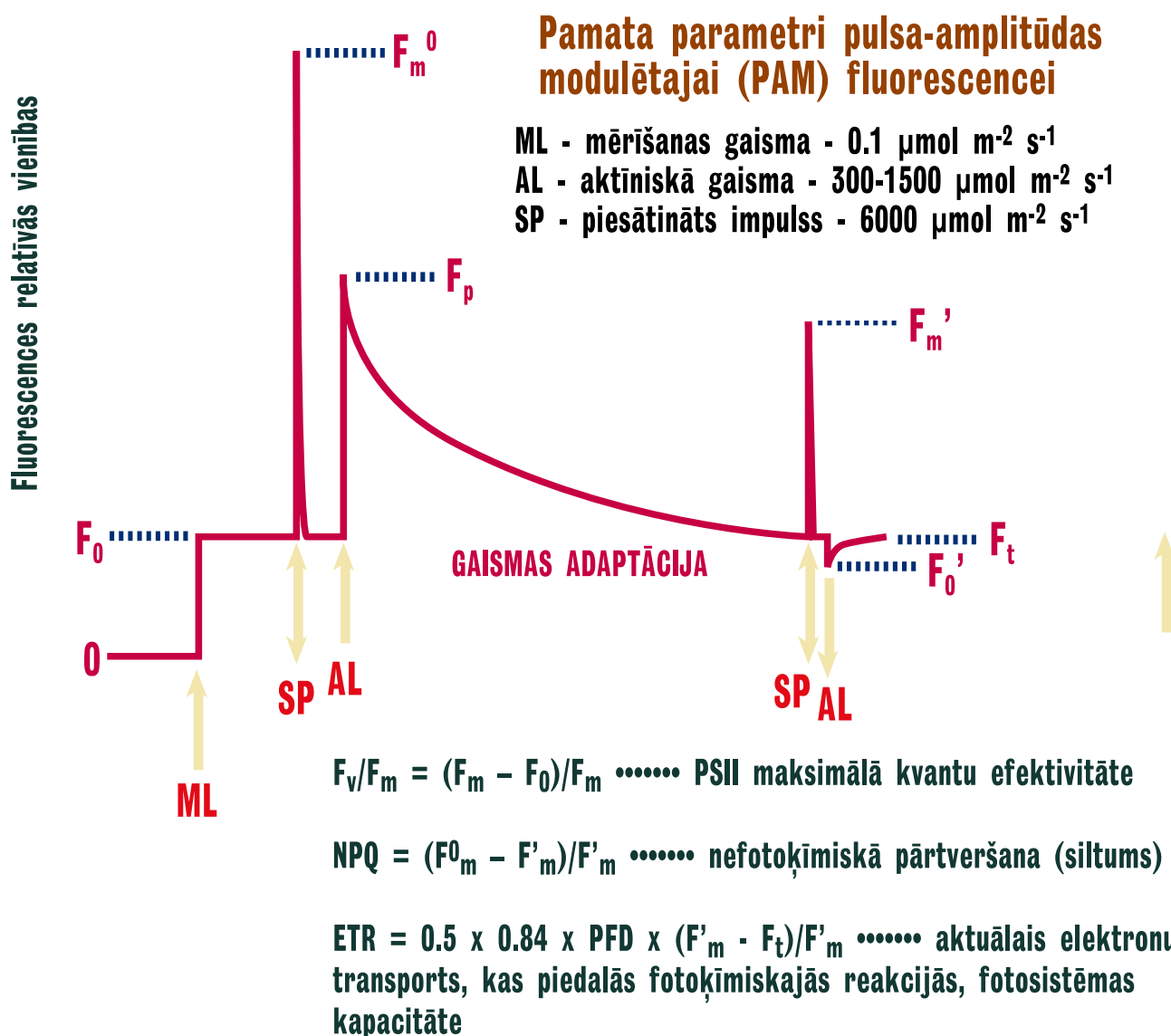
Nepārtrauktās darbības fluorimetrijas princips pamatojas uz R. Štrāsera izstrādāto teoriju par enerģijas plūsmām bioloģiskajās membrānās (Strasser *et al.* 1995). Lai analizētu fluorescences pāreju, izmanto pieņēmumu par to, ka fotosistēmas II reakcijas centru stāvokli nosaka primārā hinona akceptora Q_A redoksstāvoklis. Ja Kautska atklāto fluorescences indukciju mēra, izmantojot augstu laika izšķiršanu (veicot mērījumus ik pa 10 μ s) un rezultātus attēlo logaritmiskajā skalā, var novērot daudzfāzu fluorescences indukcijas likni, t.s. fluorescences pāreju (2.4.3.-1. attēls). Tā kā šai kinētikai ir universāls raksturs, atsevišķos pīkus apzīmē ar burtiem O, J, I, P un fluorescences kinētikas analīzi dēvē par OJIP-testu (Govindjee 1995). F_0 ir fluorescences intensitāte, kad pirmais elektronu akceptors fotosistēmā II – Q_A – ir pilnībā oksidēts, bet F_M – maksimālā fluorescences piesātinājošā gaismā, kad elektronu akceptors QA ir pilnībā reducēts. Atņemot F_0 vērtību no F_M , iegūst mainīgās fluorescences intensitāti F_V . Fluorescences vērtības noteiktos laika punktos [50 μ s, 100 μ s, 300 μ s (pīķis K), 2 ms (pīķis J) un 30 ms (pīķis I)] izmanto, lai atvasinātu vairākus biofiziskos parametrus, kas kvantificē



2.4.3.-1. attēls. Fluorescences indukcijas likne un daudzfāzu fluorescences pārejas nepārtrauktās fluorescences analīzes gaitā.

fotosistēmas uzvedību (specifiskas enerģijas plūsmas) attiecībā pret reakcijas centru. Šie parametri ir absorpcija, uztveršana, izkliedēšana un elektronu transports, kas katrs saistīts ar kādu secīgu enerģijas pārnesanas aspektu fotosistēmā II. Vairāki atvasinātie parametri kalkule specifisku plūsmu attiecības jeb fotoķīmijas iznākumus. Visbeidzot, vairākus būtiskākos OJIP-testa paramterus apvieno rādītājā PI (*Performance Index*), kurš pēc definīcijas vislabāk parāda konkrētā auga vitalitāti dotajos apstākļos. PI apkopotī parāda iekšējo fotosintēzes sistēmas kapacitāti pretoties ārējās vides radītajiem ierobežojumiem un, līdz ar to, audu spēju veikt fotosintētisko enerģijas pārvēršanās procesu. PI ņem vērā reakcijas centru hlorofilu koncentrāciju attiecībā pret antenas hlorofila daudzumu, primārās fotoķīmijas kvantu iznākumu un enerģijas plūsmas efektivitāti pēc Q_A .

Pulsa amplitūdas modulācijas metodes attīstība bija iespējama pēc kompaktu un jaudīgu gaismas avotu (gaismu izstarojošā diode, LED) un jutīgu detektoru sistēmu (*charge-coupled-device*) izstrādāšanas 1980-o gadu beigās (Schreiber 2004). Galvenā atšķirība no nepārtrauktās darbības fluorimetra ir tā, ka gaisma tiek dota īsu (μs intervāla) atkārtotu pulsu veidā ar dažādu frekvenci, bet rezultējošo fluorescences signālu mēra ar ātras darbības fotodiodes detektoru, kas atfiltrē fona



2.4.3.-2. attēls. Tipiskā analīzes gaita, raksturīgās fluorescences izmaiņas mērāmie parametri un atvasināmie parametri pulsa-amplitūdas modulētās (PAM) fluorescences analīzes laikā.

nemodulētos gaismas signālus. Atbilstoši kombinējot aktīvās gaismas pulsus ($80 \mu\text{mol fotonu m}^{-2} \text{s}^{-1}$) un piesātināšanas gaismas pulsus ($8000 \mu\text{mol fotonu m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iespējams izmērīt ierosinājuma enerģijas sadalījumu starp fotoķīmisko reakciju veikšanu [fotosintēzes kvantu iznākums (YII), salīdzinošais elektronu transports fotosistēmā II (ETR)] un izkliedi siltuma veidā (NPQ), kā arī citus fotoķīmiskos procesus raksturojošus parametrus (2.4.3.-2. attēls).

Mainīgās fluorescences (F_v) attiecību pret maksimālo fluorescenci (F_m) tumsai adaptētām lapām (F_v/F_m) jeb tā saukto fotosistēmas II maksimālo kvantu efektivitāti bieži izmanto, lai raksturotu fotosintēzes fotoinhibēšanas pakāpi. No otras puses, tā kā fotosintēzes fotoinhibēšana ir tiešs rezultāts no nelabvēlīgiem augšanas apstākļiem, F_v/F_m samazināšanās raksturo arī nesēnā pagātnē piedzīvota stresa situāciju (Maxwell, Johnson 2000). Lielākajai daļai augu sugu F_v/F_m vērtība optimālos apstākļos ir tuva 0.83, un rādītāja proporcionāla samazināšanās parāda atbilstošu fotosintēzes fotoinhibēšanas pieauguma pakāpi.

3. Materiāls un metodes

3.1. Pētījumu vietas un augu sugas

Pētījumu vietas izvēlējās piekrastē pie Baltijas jūras un Rīgas līča tā, lai iekļautu visus būtiskākos jūras piekrastes biotopus – pludmali, kāpas, sausas piejūras pļavas, kāpu mežu, mitras piejūras pļavas, sāļos mitrājus. Ģeogrāfiski atradnes bija izvietotas pārsvarā Baltijas jūras piekrastē no Nidas dienvidos līdz Miķeļtornim ziemeļos, kā arī Rīgas līča piekrastē pie Mērsraga, Lielupes grīvā un Ainažos (3.1.-1. attēls). Bez tam, vairākas atradnes bija izvietotas atsevišķu piejūras ezeru krastā (Liepājas ezers, Būšnieka ezers, Engures ezers, Slokas ezers). Veģetācijas sezonas laikā 2005. un 2006. gadā apsekoja un ievāca raksturīgu šo biotopu augu sugu sakņu paraugus. Pavisam pētījumā analizēja 30 viendīgļlapju un divdīgļlapju augu sugas no 18 dzimtām, ietverot arī tādas, kas literatūrā minētas kā nemikorizālas (3.1.-1. tabula). Pētāmās sugas izvēlējās tā, lai no vienas dzimtas būtu pārstāvētas gan salīdzinoši sauso, gan mitro piekrastes biotopu sugas, ja vien tas bija iespējams. Tādas sugas bija piemēram, grīšļu dzimtā



3.1.-1. attēls. Paraugu ievākšanas vietas Baltijas jūras un Rīgas jūras līča piekrastē (sarkana līkne) un ekofizioloģijas pētījumu vietas (zvaigznes).

3.1.-1. tabula. Pētījumā izmantotās augu sugas, to taksonomiskā piederība, raksturīgie biotopi un atradnes

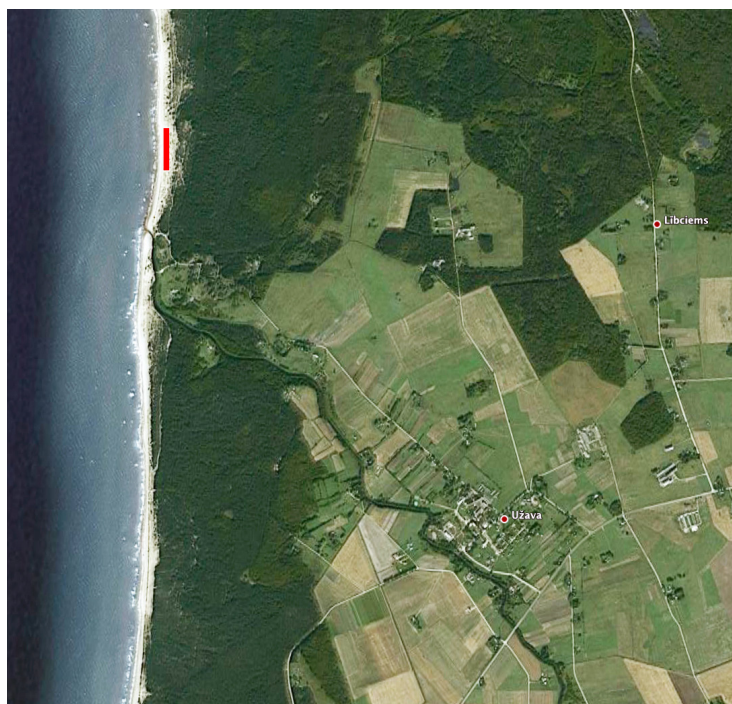
Dzimta	Zinātniskais nosaukums	Latviskais nosaukums	Biotops	Atradne	Koordinātes	
Cyperaceae	<i>Bolboschoenus maritimus</i>	jūrmalas gummeldrs	pludmale	Lielupes grīva	57°00; 23°56	
	<i>Blysmus rufus</i>	rūsganā blizme	sālais mitrājs	Mērsrags	57°20; 23°08	
	<i>Carex ligerica</i>	Ligeras grīslis	sausā piejūras pļava	Ainaži	57°50; 24°20	
	<i>Carex reichenbachii</i>	Reihenbaha grīslis	kāpu mežs	Mērsrags	57°20; 23°08	
Juncaceae	<i>Juncus balticus</i>	Baltijas donis	pludmale	Miķeļtornis	57°36; 21°59	
	<i>Juncus gerardi</i>	Žerāra donis	sālais mitrājs	Lielupes grīva	57°00; 23°56	
Juncaginaceae	<i>Triglochin maritimum</i>	jūrmalas āžloks	sālais mitrājs	Būšnieka ezers	57°26; 21°39	
				Liepene	57°30; 21°39	
Liliaceae	<i>Tofieldia calyculata</i>	kauslapu tofildija	kāpu mežs	Mērsrags	57°20; 23°08	
Poaceae	<i>Phleum arenarium</i>	smiltāja timotiņš	sausā piejūras pļava	Mērsrags	57°20; 23°08	
	<i>Puccinellia capillaris</i>	matveida pukcinellija	sālais mitrājs	Liepājas ezers	56°30; 21°02	
Apiaceae	<i>Eryngium maritimum</i>	jūrmalas zilpodze	kāpas	Oviši	57°34; 21°43	
				Oviši	57°34; 21°44	
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	parastā vairoglape	sālais mitrājs	Lielupes grīva	57°00; 23°56	
Asteraceae	<i>Aster tripolium</i>	jūrmalas sālsastere	sālais mitrājs	Užava	57°15; 21°25	
	<i>Tragopogon heterospermus</i>	pūkainas plostbārdis	kāpas	Ziemupe	56°48; 21°04	
	Brassicaceae	<i>Alyssum gmelinii</i>	Gmelina alise	kāpas	Mērsrags	57°20; 23°08
					Engures ezers	57°16; 23°08
Caryophyllaceae	<i>Gypsophila paniculata</i>	skarainā ģipsene	sausā piejūras pļava	Būšnieka ezers	57°26; 21°39	
	<i>Silene borysthena</i>	sīkziežu plaukšķene	kāpas /	Liepājas ezers	56°30; 21°02	
	<i>Spergularia salina</i>	jūrmalas pagauris	sausā piejūras pļava	Jūrmalciems	56°19; 20°59	
Chenopodiaceae	<i>Atriplex calotheca</i>	skaistaugļu balodene	pludmale	Nida	56°07; 21°03	
				Jaunupe	57°30; 21°39	
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia palustris</i>	purva dievkrēsliņš	mitra piejūras pļava	Užava	57°15; 21°25	
Fabaceae	<i>Anthyllis maritima</i>	jūrmalas pārkonamoliņš	kāpas	Jūrmalciems	56°19; 20°59	
	<i>Lathyrus maritimus</i>	jūrmalas dedestiņa	kāpas	Jūrmalciems	56°19; 20°59	
	<i>Trifolium fragiferum</i>	zemeņu āboliņš	mitra piejūras pļava /	Liepājas ezers	56°30; 21°02	
Gentianaceae	<i>Centaurium litorale</i>	jūrmalas augstiņš	sālais mitrājs			
			kāpas /	Lielupes grīva	57°00; 23°56	
Geraniaceae	<i>Geranium molle</i>	mīkstā gandrene	sausā piejūras pļava	Ainaži	57°52; 24°21	
Plantaginaceae	<i>Plantago maritima</i>	jūrmalas ceļteka	sausā piejūras pļava	Oviši	57°34; 21°44	
Primulaceae	<i>Glaux maritima</i>	jūrmalas pienzāle	sālais mitrājs	Liepājas ezers	56°30; 21°02	
			sālais mitrājs	Mērsrags	57°20; 23°08	
Ranunculaceae	<i>Ranunculus bulbosus</i>	sīpoliņu gundega	sausā piejūras pļava	Liepājas ezers	56°30; 21°02	
				Oviši	57°34; 21°44	
Scrophulariaceae	<i>Linaria loeselii</i>	Lēzela vircele	kāpas	Jaunupe	57°30; 21°39	
				Nida	56°06; 21°03	
				Oviši	57°34; 21°43	

Cyperaceae, graudzāļu dzimtā Poaceae, čemurziežu dzimtā Apiaceae, asteru dzimtā Asteraceae, nelīķu dzimtā Caryophyllaceae, tauriņziežu dzimtā Fabaceae.

Pēc 2005. un 2006. gadā iegūto rezultātu analīzes atsevišķas sugas konkrētās atradnēs izvēlējās ekofizioloģijas pētījumiem 2007. gada veģetācijas sezonā. No sauso piejūras biotopu augiem izvēlējās Gmelina alisi (*Alyssum gmelinii*) Užavā un jūrmalas zilpodzi (*Eryngium maritimum*) Užavā un Ziemupē. Mitros piejūras biotopus pārstāvēja parastā vairoglape (*Hydrocotyle vulgaris*) Mērsragā un pie Būšnieka ezera, kā arī jūrmalas pienzāle (*Glaux maritima*) Mērsragā. Detalizētus vairāku sāļā mitrāja sugu ekofizioloģijas pētījumus veica Liepājas ezera piekrastē, kur analizēja jūrmalas sālsasteri (*Aster tripolium*), jūrmalas pienzāli (*Glaux maritima*), jūrmalas ceļteku (*Plantago maritima*), jūrmalas pagauru (*Spergularia salina*), zemeņāboliņu (*Trifolium fragiferum*), jūrmalas āžloku (*Triglochin maritimum*). Sakņu paraugus ievāca un fizioloģiskos pētījumus veica katra kalendārā mēneša vidū no maija līdz septembrim. Atsevišķu augsnes parametru analīzes pētījumu vietās veica LU pētījumu projekta „Bioloģiskais pamats Latvijas reto un aizsargājamo augu sugu saglabāšanai: jūras piekrastes zona“ ietvaros sadarbībā ar doktorantu Andi Karlsonu (LU Bioloģijas institūta Augu minerālās barošanās laboratorija). Meteoroloģiskos datus no pētījumu vietām tuvākajām meteostacijām ieguva no Latvijas Vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas centra interneta lapas <http://www.meteo.lv>.

3.1.1. Ekofizioloģijas pētījumi ar *Alyssum gmelinii*

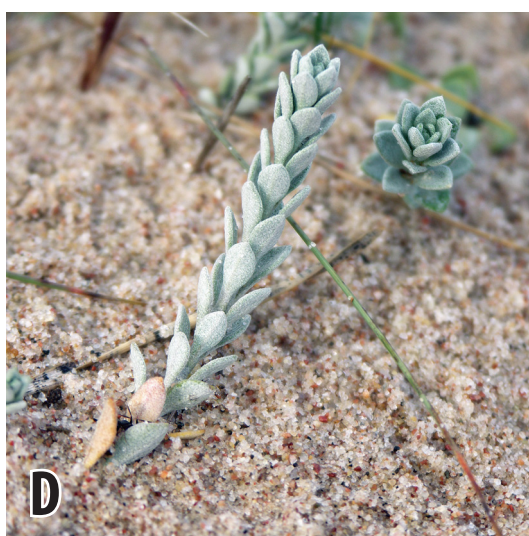
Alyssum gmelinii ir tipiska jūras piekrastes suga, kas satopama salīdzinoši nelielā areālā Baltijas jūras austrumu piekrastē no Polijas līdz Latvijai. Atsevišķi autori to uzskata par Austrumeiropas kalnu



3.1.1.-1. attēls. *Alyssum gmelinii* pētījumu vieta jūras krasta kāpās pie Užavas.

apvidiem raksturīgās *Alyssum montanum* pasugu. Īpatnēji ir tas, ka Latvijas piekrastē *Alyssum gmelinii* sastopama gan priekškāpās (baltajās kāpās), gan daļēji fiksētajās un fiksētajās pelēkajās kāpās. Baltajās kāpās augošie indivīdi ir pakļauti vēja nesto smilšu ietekmei, kas rudenī vai ziemas beigās un pavasara sākumā izraisa to apbēršanu. Tā kā *Alyssum gmelinii* zied salīdzinoši agri (maiņa sākums līdz vidus), apbērtajiem augiem nav iespēju uzziedēt konkrētajā veģetācijas sezonā. Lai arī literatūrā *Alyssum montanum* un citas šīs ģints sugas minētas kā nemikorizālas, iepriekšējo gadu pētījumos novēroja būtisku *Alyssum gmelinii* sakņu kolonizāciju ar mikorizas sēņu struktūrām.

Pretstatā tipiskajām kāpu veidošanas procesā iesaistītajām sugām, kas aug priekškāpās, *Alyssum gmelinii* nav raksturīga obligāta atkarība no apbēršanas ar smiltīm. Tomēr, ņemot vērā indivīdu lokalizāciju gan smilšu pārplūšanas ietekmētās gan neietekmētās mikroaugtenēs, varētu pieņemt, *Alyssum gmelinii* augiem raksturīgs ievērojams adaptīvais plastiskums, kas izpaužas kā spēja mobilizēt resursus intensīvas augšanas nodrošināšanai un izaugšanai ārā no smilšu apbēruma. Tā kā pie



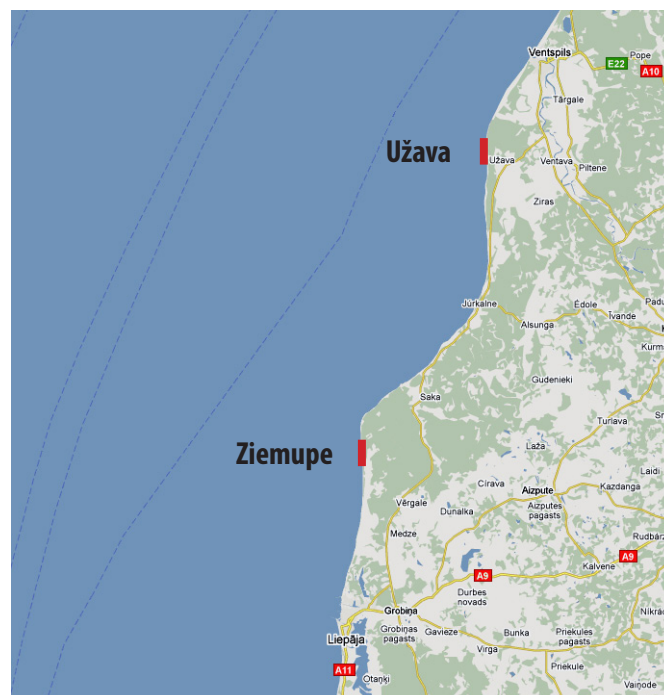
3.1.1.-2. attēls. Tipiskie pētījumos izmantotie *Alyssum gmelinii* augi. Augs pelēkajā kāpā (A), salīdzinoši nesēn apbērts augšs baltajā kāpā (B), neapbērts augšs baltajā kāpā (C), "rudens tipa" augšs baltajā kāpā (D). Ģ. Ieviņa foto.

adaptīvajām īpašībām, kas veicina kāpu augu apbēršanas izturību, minēta arī mikorizu simbioze, *Alyssum gmelinii* ir potenciāli būtisks objekts piekrastes augu mikorizas ekofizioloģijas pētījumos.

Pētījumu vietu ar *Alyssum gmelinii* izvēlējās Baltijas jūras piekrastē Užavas tuvumā, apmēram 400 m uz ziemeļiem no Užavas upes ietekas jūrā (57°14' N; 21°25' E), kur salīdzinoši nelielā platībā satopami indivīdi baltajās kāpās dažādās apbēršanas stadijās, kā arī smilšu ietekmei nepakļauti augi pelēkajās kāpās (3.1.1.-1. attēls). Sakņu paraugus ievāca un veica fizioloģiskās analīzes (hlorofila satura un hlorofila *a* fluorescences analīze) reizi mēnesī veģetācijas sezonas laikā no maija līdz septembrim baltajās kāpās apmēram 50 m attālumā jūras krasta, kurās notiek smilšu pārpūšana un augu apbēršana ar smiltīm, un apmēram 100 m sauszemes virzienā pelēkajās kāpās aiz priežu audzes, kurās ir stabila veģetācija ar ievērojamu sūnu un ķērpju segumu. Baltajās kāpās analizēm izmantoja divu veidu augus, kurus atšķīra pēc morfoloģiskajām īpatnībām – tādus, kas nesēn pakļauti apbēršanai ar smiltīm un neapbērtus (3.1.1.-2. attēls). Fizioloģiskās analīzes veica arī t.s. „rudens tipa“ indivīdiem, kuri bija novērojami baltajā kāpā septembrī – ar ciešāk sakļautām, izteikti matainām lapām. Iespējams, ka šie indivīdi ilgstoši bijuši pakļauti smilšu apbēršanas apstākļiem.

3.1.2. Ekofizioloģijas pētījumi ar *Eryngium maritimum*

Jūrmalas zilpodze (*Eryngium maritimum*) ir tipiska jūras piekrastes daudzgadīga lakstaugu suga, kas izplatīta visapkārt Eiropai – Melnās jūras un Vidusjūras reģiona piekrastēs, gar Atlantijas okeāna Ziemeļāfrikas un Eiropas krastu, kā arī Ziemeļjūras un Baltijas jūras piekrastē (Ieviņa 2009). Latvijā

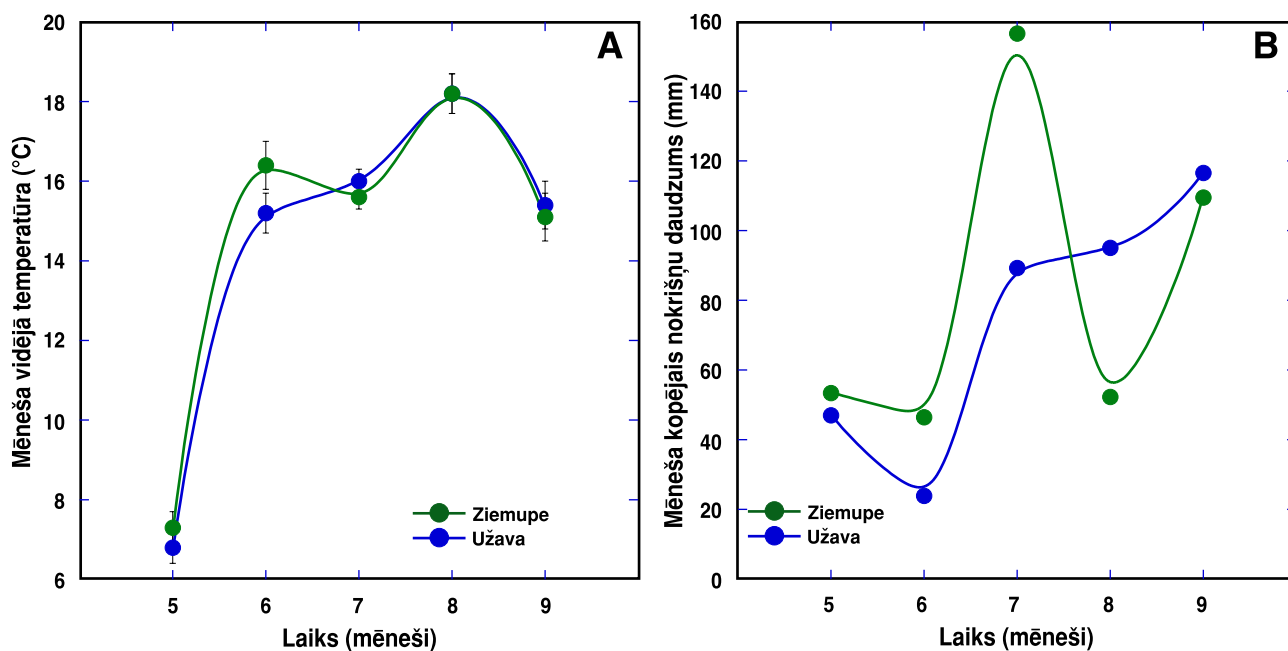


3.1.2.-1. attēls. *Eryngium maritimum* pētījumu vietas atradnēs Ziemepe un Užavā.

Eryngium maritimum sastopama priekškāpās, bet citur Eiropā augs lokalizēts arī smilšainās un oļainās pludmalēs (Ieviņa 2009). Latvijā *Eryngium maritimum* atrodas tuvu izplatības areāla ziemeļaustrumu robežai, vēl tālāk uz ziemeļiem tā novērota Sāremā salā Igaunijas teritorijā.

Ziemeļeiropā jau vairākus gadu desmitus novērojama *Eryngium maritimum* izplatības un indivīdu skaita samazināšanās, kas galvenokārt tiek saistīta ar piemēroto augtņu platības samazināšanos dabisko (krasta erozija) un antropogēno faktoru (rekreācija un apmežošana) ietekmē (Labuz 2007). Tomēr, izteikti arī minējumi, ka *Eryngium maritimum* samazināšanās saistīta ar klimata faktoriem (Aviziene *et al.* 2008).

Latvijā *Eryngium maritimum* sastopama divās atradnēs, Ziemupes un Užavas apkārtnē, kas arī tika izvēlētas mikorizu simbiozes ekofizioloģijas pētījumiem šajā darbā (3.1.2.-1. attēls). Ziemupes apkārtnē indivīdi izvietoti priekškāpās ar izteiktu veģetācijas segumu apmēram 2 km garā joslā gar jūras krastu abpus Grigūlupes ietekai jūrā. Šīs kāpas neapdraud krasta erozija noskalošanās rezultātā. Augu sabiedrībā dominē smiltāja kāpuniedre (*Ammophila arenaria*), smiltāja kāpukviesis (*Leymus arenarius*), lauka vībotne (*Artemisia campestris*), čemurainā mauraga (*Hieracium umbellatum*), pūkainais plostbārdis (*Tragopogon heterospermus*), neistā tūsklape (*Petasites spurius*), biezlapainā sālsvirza (*Honckenya peploides*), jūrmalas dedestiņa (*Lathyrus maritimus*) un krokainā roze (*Rosa rugosa*). Užavas apkārtnē *Eryngium maritimum* sastopama priekškāpās apmēram 3 km joslā uz dienvidiem no Užavas upes ietekas jūrā. Šeit novērojama būtiska kāpu erozija jūras darbības ietekmē. Kāpas ir ar daļēju veģetācijas segumu, kas ir mazāk blīvs kā Ziemupes atradnē. Šeit dominē čemurainā mauraga (*Hieracium umbellatum*), pūkainais plostbārdis (*Tragopogon heterospermus*), Gmelina alise



3.1.2.-2. attēls. Mēneša vidējās temperatūras (A) un mēneša kopējais nokrišņu daudzums (B) sezonas laikā 2007. gadā *Eryngium maritimum* pētījumu vietās Ziemupē un Užavā.

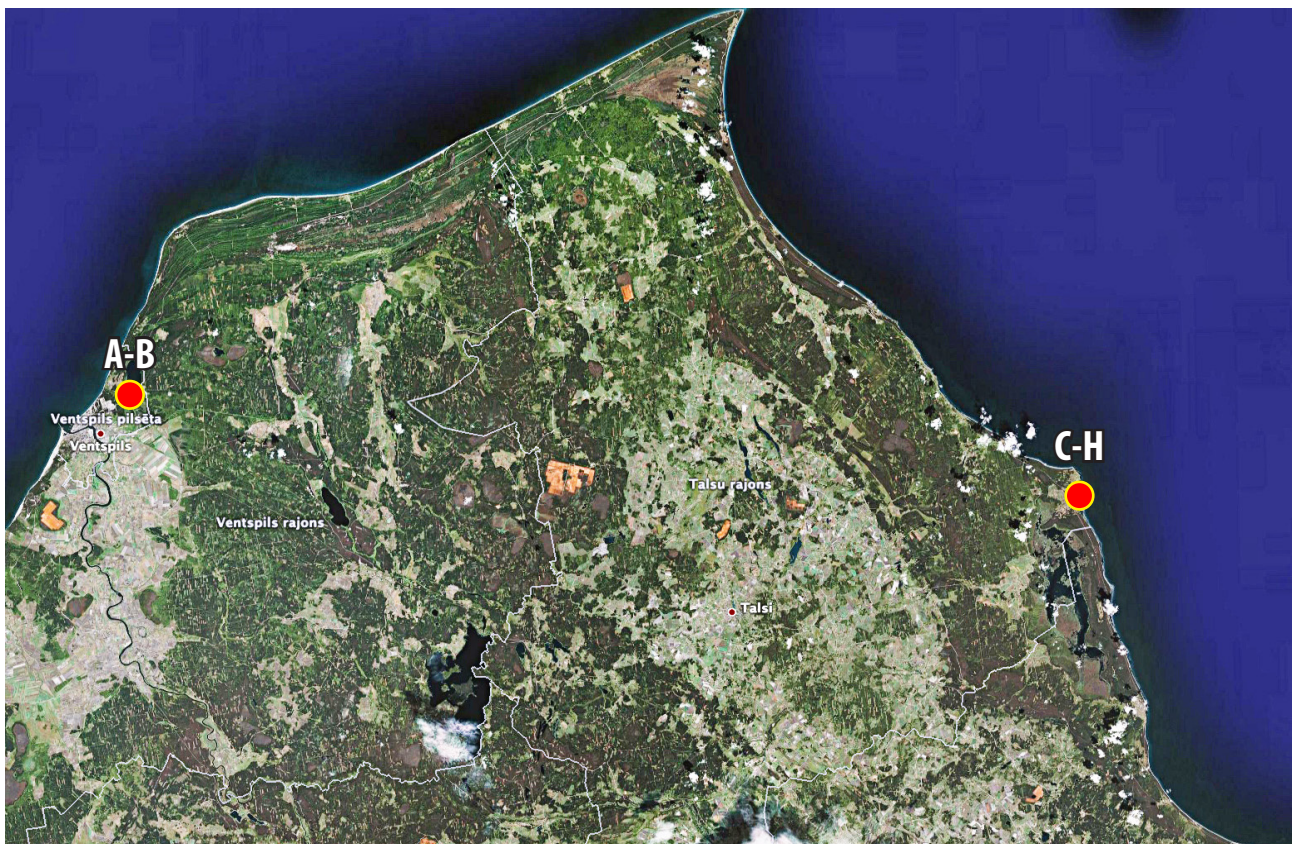
(*Alyssum gmelinii*), zilganā kelērija (*Koeleria glauca*), smilts grīslis (*Carex arenaria*), mazais mārsils (*Thymus serpyllum*).

Lai arī starp abām *Eryngium maritimum* Latvijas atradnēm gaisa līnijā ir ne vairāk par 50 km, tās atšķiras klimata apstākļu ziņā. Pēc 2007. gada veģetācijas sezonas datiem, vidējās mēneša temperatūras bija līdzīgas, bet atšķirās summārais nokrišņu daudzums pa mēnešiem – Ziemupē jūlijā bija ievērojami vairāk nokrišņu, nekā Užavā, turpretī augustā Ziemupē bija sausāks, nekā Užavā (3.1.2.-2. attēls).

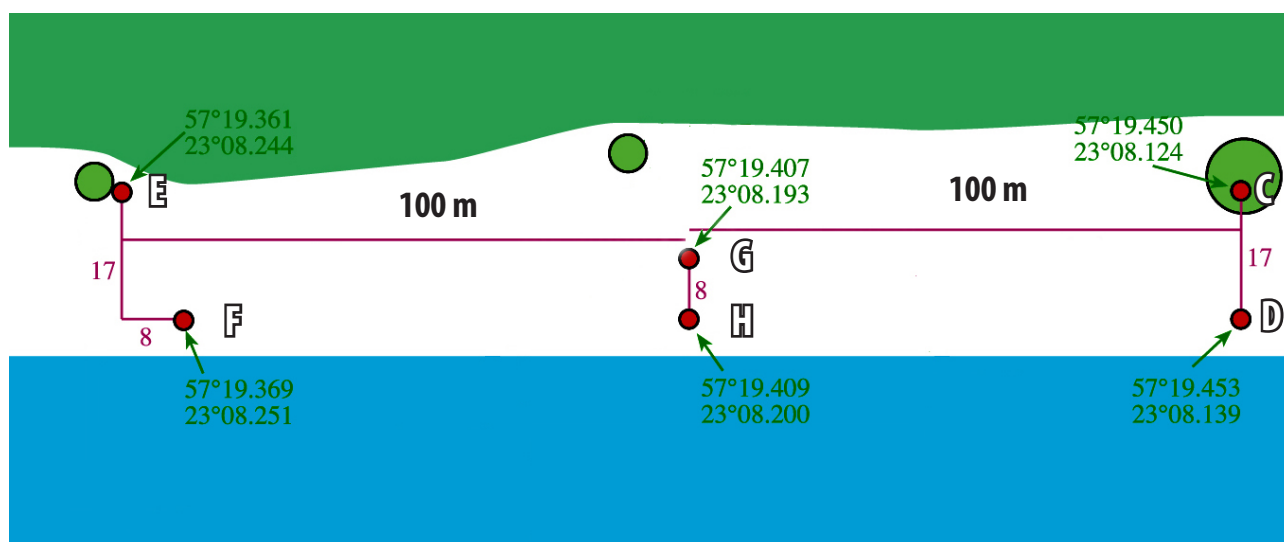
Eryngium maritimum sakņu paraugus ievāca un fizioloģiskās analīzes (hlorofila satura un hlorofila *a* fluorescences analīze lapās) veica reizi mēnesī veģetācijas sezonas laikā no maija līdz septembrim.

3.1.3. Ekofizioloģijas pētījumi ar *Hydrocotyle vulgaris*

Hydrocotyle ir kosmopolītiska ģints ar vairāk nekā 130 daudzgadīgu klonālo augu sugām, kas izplatītas dažādās mitrās augtēs. Pētījumos par dažādu *Hydrocotyle* sugu klonālo fizioloģiju konstatēts, ka ģintij ir salīdzinoši izteikts morfoloģiskais plastiskums, kas parādās kā atbildes reakcija uz vides apstākļu izmaiņām (Lusk, Reekie 2007). Parastā vairoglape (*Hydrocotyle vulgaris*) ir raksturīga piejūras mitrāju suga, kas liecina par tās sāls izturību. Pretstatā citu autoru pētījumiem par to, ka



3.1.3.-1. attēls. Pētījumu vietas ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem. Būšnieku ezera krasts (A-B), Baltijas jūras Rīgas jūras līča piekraste uz dienvidiem no Mērsraga (C-H).



3.1.3.-2. attēls. Parauglaukumu izvietojums pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem Mērsraga piekrastē.

Hydrocotyle vulgaris raksturīga tikai atklātām augtenēm ar neierobežotu apgaismojumu (Dong 1995), Baltijā suga sastopama gan vietās ar dažāda garuma lakstaugu segumu, gan arī zem kokiem ievērojama apēnojuma apstākļos, kas liecina par tās ēnas izturību. Tā kā Baltijas jūras piekrastē *Hydrocotyle vulgaris* sastopama vietās ar no jūras līmeņa izmaiņām atkarīgu svārstīgu augsnes sāļumu, var domāt, ka apstākļos piekrastes mitrāja apstākļos apgaismojums un sāļums ir galvenie auga fizioloģiju ietekmējošie faktori. Šī iemesla dēļ pētīja sugas ekofizioloģiju dabīgās augtenēs saistībā ar mikorizu simbiozes intensitāti saknēs.

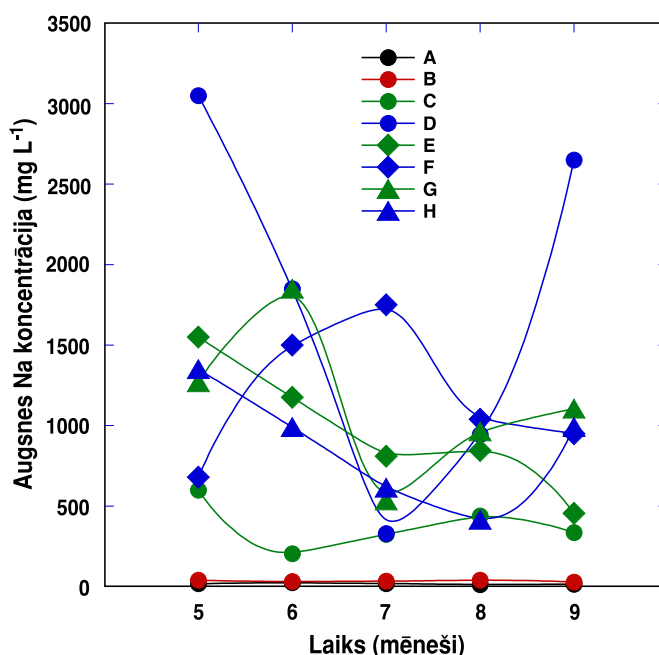
Pētījumu parauglaukumus iekārtoja divās atradnēs – pie Būšnieka ezera un Rīgas liča piekrastes mitrājā pie Mērsraga (3.1.3.-1. attēls). Abi Būšnieka ezera krastā izvietotie parauglaukumi (A un B) bija bez sālsūdens ietekmes un nedaudz atšķīrās tikai ar fotosintētiski aktīvās radiācijas (PAR) intensitāti (3.1.3.-1. tabula) un augsnes N saturu (3.1.3.-2. tabula). Mērsraga tuvumā izvietotie parauglaukumi bija izveidoti tā, ka tos dažādā pakāpē ietekmēja periodiska applūšana ar jūras ūdeni, kas izraisīja

3.1.3.-1. tabula. Parauglaukumu vispārējais raksturojums pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera un Mērsraga piekrastē

Parauglaukums	Attālums no jūras (m)	Veģetācijas apēnojums un PAR intensitāte	Applūšana ar jūras ūdeni
A	–	Koki, 19 %	Nav
B	–	Koki, 11 %	Nav
C	18	Koki, 9 %	Tikai ziemas sezonā
D	< 2	Īsi lakstaugi, 59 %	Ievērojama
E	18	Koki, 30 %	Tikai ziemas sezonā
F	< 2	Īsi lakstaugi, 68 %	Ievērojama
G	> 10	Gari lakstaugi, 42 %	Vidēja līdz ievērojama
H	< 2	Īsi lakstaugi, 72 %	Ievērojama

3.1.3.-2. tabula. Augsnes raksturīgās īpašības parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera un Mērsraga piekrastē. Dati ir vidējie no 5 neatkarīgiem mērījumiem visā sezonas laikā katram parauglaukumam. Rezultāti iegūti sadarbībā ar A. Karlsonu (LU BI)

Parauglaukums	Augsnes EC (dS m ⁻¹)	pH	Na (mg L ⁻¹)	N (mg L ⁻¹)	P (mg L ⁻¹)
A	0.40 ± 0.05	6.67 ± 0.07	18 ± 2	21 ± 2	85 ± 8
B	0.99 ± 0.11	6.32 ± 0.17	35 ± 2	68 ± 8	67 ± 8
C	1.15 ± 0.16	5.91 ± 0.06	381 ± 66	31 ± 1	134 ± 14
D	6.92 ± 2.02	5.96 ± 0.04	1765 ± 508	54 ± 14	60 ± 4
E	3.69 ± 0.82	6.22 ± 0.08	967 ± 185	39 ± 3	143 ± 12
F	5.24 ± 1.16	6.16 ± 0.12	1184 ± 194	40 ± 3	92 ± 13
G	3.67 ± 0.60	6.11 ± 0.09	1145 ± 214	40 ± 6	129 ± 25
H	3.88 ± 0.93	6.10 ± 0.10	872 ± 163	34 ± 4	107 ± 6



3.1.3.-3. attēls. Na koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera un Mērsraga piekrastē. Rezultāti iegūti sadarbībā ar A. Karlsonu (LU BI).

augsnes sāļuma izmaiņas veģetācijas sezonas laikā (3.1.3.-2. attēls, 3.1.3.-1. tabula). Kā redzams no augsnes Na satura izmaiņām sezonas laikā (3.1.3.-3. attēls), jūras ūdens ietekme tikai ziemas-pavasara sezonā bija parauglaukumos C un E, parauglaukos D un H tā bija arī veģetācijas sezonas beigās, bet parauglaukos F un G – arī veģetācijas sezonas sākumā un vidū. Jūlijā un septembrī pilnībā applūduši bija parauglaukumi D, F un H. Augsnes Na koncentrācijas izmaiņas liecina, ka tas vismaz daļēji bija saistīts ar jūras ūdens ietekmi.

Būtiskas atšķirības starp parauglaukumiem bija arī fotosintētiski aktīvās radiācijas intensitātes ziņā, kuru mērīja ar hlorofila fluorescences mērītājā PAM-2100 iebūvēto PAR sensoru vairākas reizes sezonā un izteica kā procentus no PAR intensitātes saulainā laikā neapēnotā vietā 1.5 m augstumā virs zemes līmeņa (3.1.3.-1. tabula). Tā piemēram, parauglaukums C atradās alkšņu pudura iekšpusē un tur augošie augi saņēma tikai 9 % PAR, kamēr parauglaukumā H ar īsu lakstaugu veģetāciju PAR

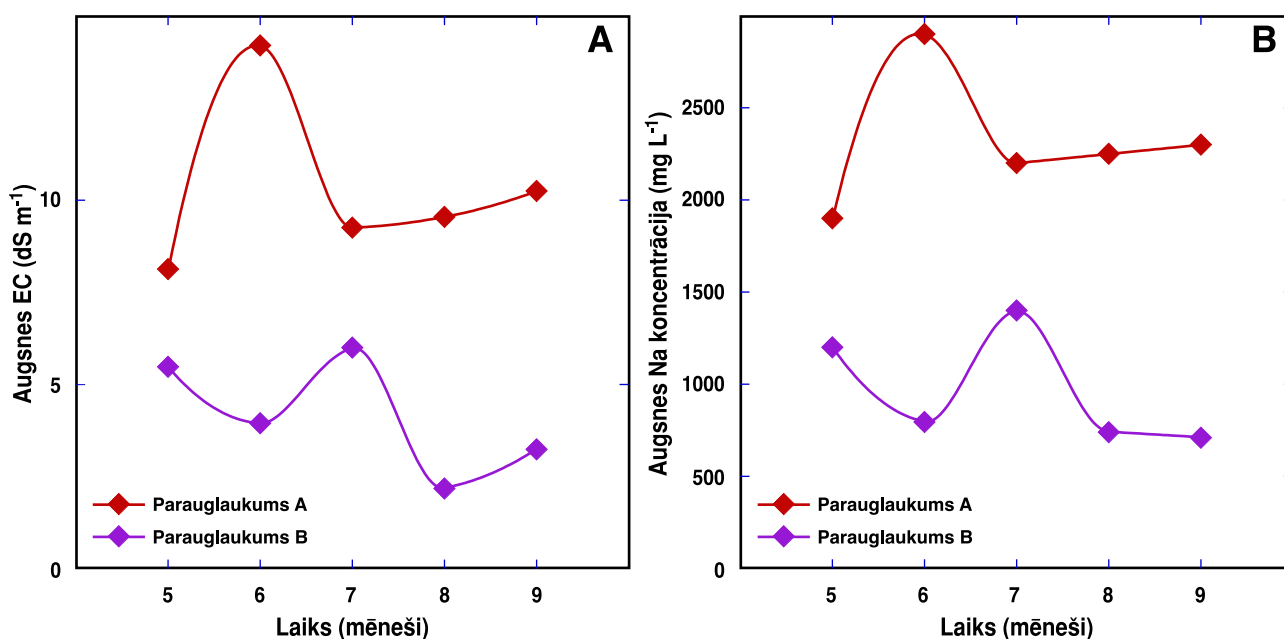
sasniedza 72 %.

Sakņu paraugus ievāca un fizioloģiskās analīzes veica četras vai piecas reizes veģetācijas sezonas laikā no maija līdz spetembrim. Tā kā *Hydrocotyle vulgaris* augu veģetācija dabiskos apstākļos sākas vēlu, lielākajā daļā parauglaukumu augu lapas parādījās tikai jūnijā.

3.1.4. Ekofizioloģijas pētījumi ar *Glaux maritima*

Glaux maritima ir daudzgadīgs prīmulu dzimtas augs, kas izplatīts ziemeļu puslodes sāļajos piekrastes biotopos. Galvenais faktors, kas ietekmē *Glaux maritima* izplatību, ir periodiska applūšana ar sālsūdeni, kas izmaina augsnes sāļumu, minerālvielu un skābekļa daudzumu tajā (Jerling 1988). No ekoloģiskā viedokļa, suga raksturota kā oportūniska ar vāju konkurences spēju. Augi pielāgojušies paaugstināta sāļuma apstākļiem, izmantojot osmotisko aizsardzību, sukulenci un sāļu izslēgšanu caur lapu dziedzeriem, un tāpēc spēj konkurēt ar sugām, kuras ir mazāk sālsizturīgas (Rozema et al. 1978). Interesanti, ka augsnes sāļuma pieaugums šai sugai stimulē veģetatīvo vairošanos. Tā kā mikorizu simbioze ir minēta kā viens no faktoriem, kas saistīta ar halofītu funkcionēšanu sāļajos mitrājos, bija interesanti izpētīt, kā augsnes sāļuma izmaiņas dabiskos apstākļos jūras līmeņa izmaiņu rezultātā ietekmē *Glaux maritima* mikorizu simbiozi un izmaina augu vitalitāti.

Šim nolūkam Mērsraga applūstošajās pļavās Rīgas līča krastā (57°20' N; 23°08' E) iekārtoja divus parauglaukumus, kas atrodas 200 m attālumā viens no otra un kuriem bija raksturīgs dažāds applūšanas režīms. Augu sabiedrībā dominēja sarkanā auzene (*Festuca rubra*), dzelzszāle (*Carex nigra*), Žerāra donis (*Juncus gerardii*), maura retējs (*Potentilla anserina*). Kā redzams no augsnes elektrovadītspējas



3.1.4.-1. attēls. Augsnes elektrovadītspējas (EC) izmaiņas (A) un nātrija jonu satura izmaiņas augsnē (B) sezonas laikā parauglaukumos A un B pētījumā ar *Glaux maritima* augiem Baltijas jūras Rīgas jūras līča piekrastē Mērsragā. Rezultāti iegūti sadarbībā ar A. Karlsonu (LU BI).

(EC) un Na satura sezonālajām izmaiņām, parauglaukumu A visā sezonas laikā ievērojami vairāk ietekmēja applūšana, nekā B parauglaukumu B (3.1.4.-1. attēls). Bez tam, sālsūdens ietekme īpaši izpaudās jūnijā parauglaukumā A un jūlijā – parauglaukumā B.

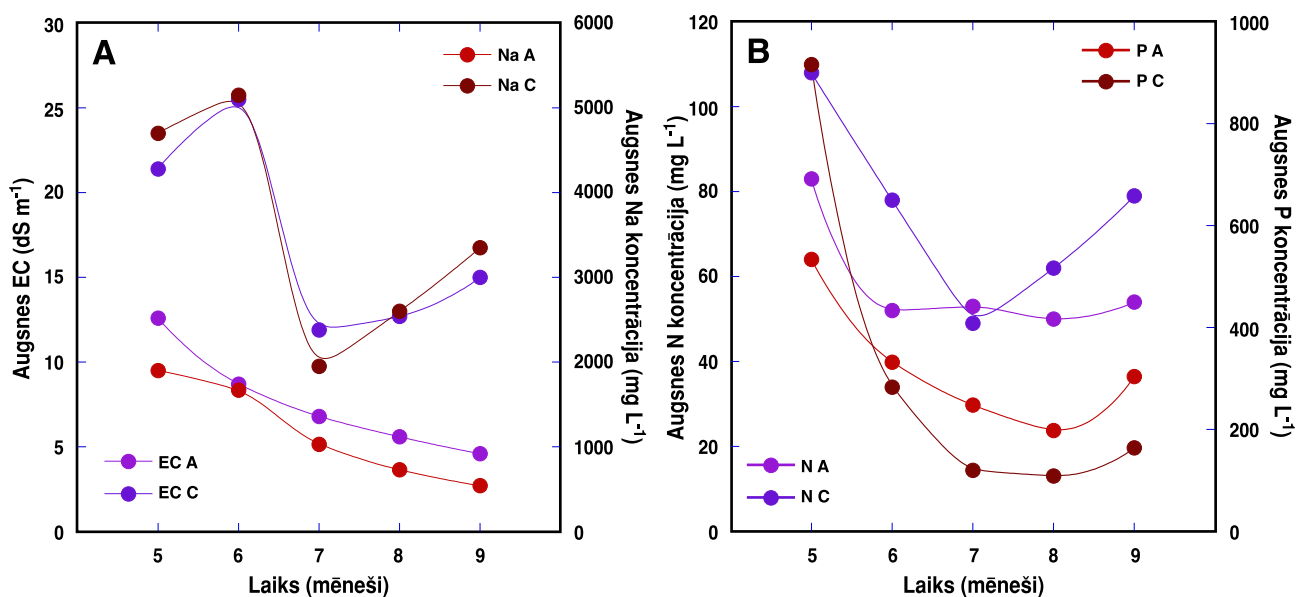
Glaux maritima sakņu paraugus ievāca un fizioloģiskās analīzes veica četras reizes veģetācijas sezonas laikā no jūnija līdz septembrim.

3.1.5. Ekofizioloģijas pētījumi Liepājas ezera piekrastes mitrājā

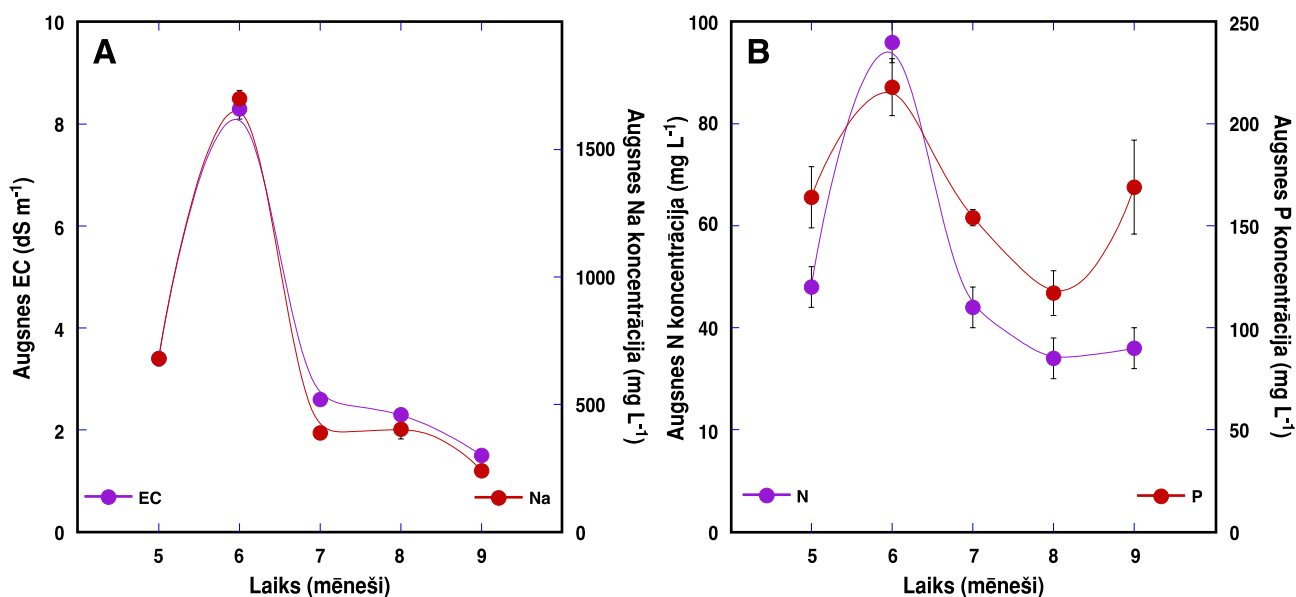
Kā mikorizu ekofizioloģijas pētījumu vieta Liepājas ezera piekraste Liepājas pilsētas teritorijā gar Eduarda Tisē ielu izvēlēta tāpēc, ka šajā vietā salīdzinoši nelielā teritorijā sastopams ievērojams daudzums reto un aizsargājamo halofītisko augu sugu (3.1.5.-1. attēls). Šeit sastopamas jūrmalas sālsastere (*Aster tripolium*), jūrmalas pienzāle (*Glaux maritima*), jūrmalas pagauris (*Spergularia salina*), jūrmalas āžloks (*Triglochin maritimum*), jūrmalas ceļteka (*Plantago maritima*) un zemeņu āboliņš (*Trifolium fragiferum*). Periodiski applūstošās pļavas atrodas jūras ietekmē, jo ostas kanāls Liepājas ezeru savieno ar Baltijas jūru, bet ziemeļrietumu vēji sadzen jūras ūdeni ezerā, tādēļ tas ir iesāļš. Maksimālais kopējais augsnes sāļums ($EC = 7.4 \text{ dS m}^{-1}$) bija novērojams jūnijā pēc sālsūdens ieplūšanas jūras līmeņa paaugstināšanās rezultātā, kas notika maija otrajā pusē. Savukārt, sezonas otrajā pusē nokrišņu pieauguma rezultātā (jūnija beigās, jūlijā un augusta beigās un septembra sākumā) augtēnes



3.1.5.-1. attēls. Liepājas pilsētas teritorija ar pētījumu vietām pie Liepājas ezera (B). Nogrieznis atbilst 100 m.



3.1.5.-2. attēls. Augsnes EC, Na koncentrācijas (A), N un P koncentrācijas (B) izmaiņas sezonas laikā parauglaukumos A un C pie Liepājas ezera. Rezultāti iegūti sadarbībā ar A. Karlsonu (LU BI).

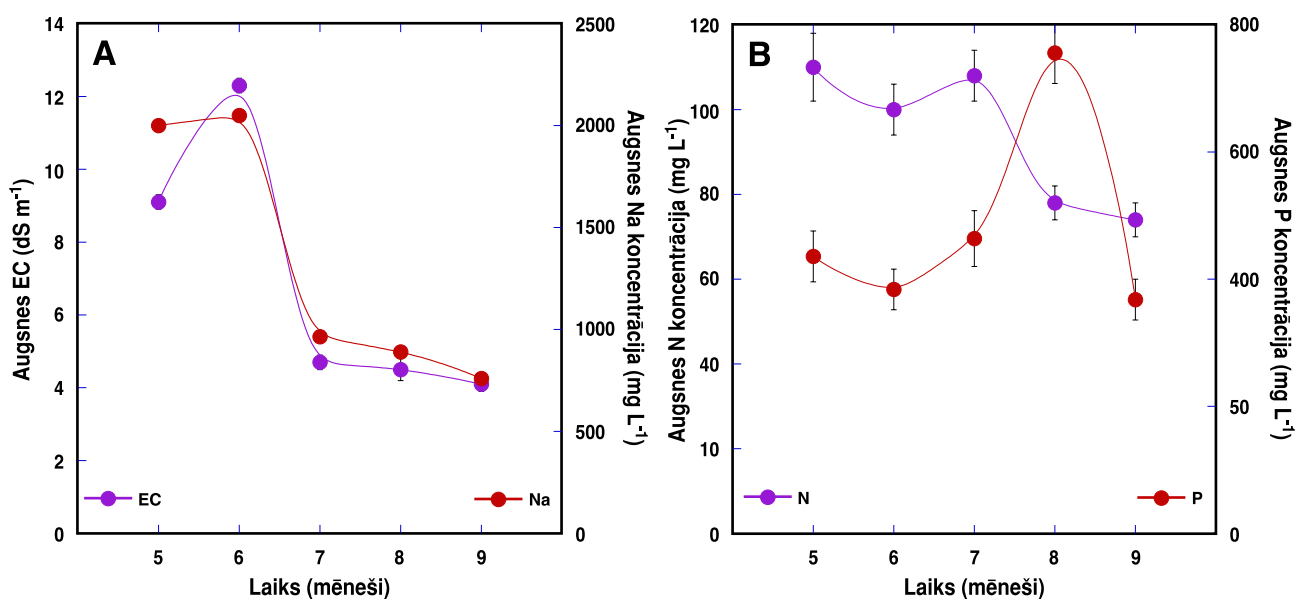


3.1.5.-3. attēls. Augsnes EC, Na koncentrācijas (A), N un P koncentrācijas (B) izmaiņas sezonas laikā parauglaukumā B pie Liepājas ezera. Rezultāti iegūti sadarbībā ar A. Karlsonu (LU BI).

pārplūdumu izraisīja saldūdens.

Parauglaukumos A un C pētīja sugu *Spergularia salina*, parauglaukumā B – *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Trifolium fragiferum* un *Triglochin maritimum*, bet parauglaukumā D – *Plantago maritima*. Parauglaukumos bija atšķirīga sālsūdens ietekme sezonas laikā, ko varēja secināt pēc augšnes EC un Na satura izmaiņām, kā arī dažādas N un P satura izmaiņas (attēli 3.1.5.-2, 3.1.5.-3, 3.1.5.-4). Parauglaukumā C sezonas laikā bija novērojama stipra antropogēnā ietekme – nomīdīšana, kas ievērojami samazināja citu augu augšanu un uzlaboja *Spergularia salina* apgaismojuma apstākļus.

Triglochin maritimum sakņu paraugus ievāca no maija līdz septembrim, bet lielākajai daļai sugu –



3.1.5.-4. attēls. Augšnes EC, Na koncentrācijas (A), N un P koncentrācijas (B) izmaiņas sezonas laikā parauglaukumā D pie Liepājas ezera. Rezultāti iegūti sadarbībā ar A. Karlsonu (LU BI).

no jūnija līdz septembrim. Tā kā *Trifolium fragiferum* veģetācija sākās salīdzinoši vēlāk, nekā citām sugām, šīs sugas augu analīzes varēja veikt tikai no jūlija līdz septembrim. Atsevišķās reizēs dažām sugām veica arī fizioloģiskās analīzes.

3.2. Sakņu paraugu ievākšana

Veģetācijas sezonas laikā 2005. un 2006. gadā katrā dažādo piekrastes biotopu atradnē ievāca pa vienam sakņu paraugam no katras augu sugas, pēc iespējas minimāli bojājot augu un tā sakņu sistēmu.

Ekofizioloģijas pētījumiem katrā paraugu ievākšanas reizē ņēma sakņu paraugus no trim *Hydrocotyle vulgaris* un *Glaux maritima* indivīdu sakņu sistēmām. Viena indivīda sakņu sistēmu ievāca no *Alyssum gmelinii*, *Eryngium maritimum*, *Aster tripolium*, *Plantago maritima*, *Trifolium fragiferum*, *Spergularia salina* un *Triglochin maritimum*. No katras ievāktās sakņu sistēmas piecus atsevišķus sakņu fragmentus sagatavoja molekulārajām analīzēm, bet pārējos – arbuskulārās mikorizas analīzēm.

Divām sugām sakņu paraugus ieguva ar minimāliem bojājumiem augam – *Eryngium maritimum* saknes no vienas puses atraka un ar pinceti ievāca smalkas sānsaknes. *Alyssum gmelinii* saknes atraka no sāniem un sakņu paraugus ieguva līdzīgā veidā. Pēc tam šīs augu saknes sagatavoja uzglabāšanai pirms analīžu veikšanas. Pārējo pētāmo augu saknes izraka, jo applūstošajās pļāvās augsne bija blīvāka un daudzu augu sugu saknes bija cieši kopā, kas apgrūtināja atrast pētāmos indivīdus. Īpaši ievēroja saudzīgu attieksmi pret pētāmajiem augiem un biotopiem kopumā.

Mikorizu simbiozes analīzēm paredzētās augu saknes ievietoja polietilēna maisiņos kopā ar augsni. Tos uzglabāja laboratorijas ledusskapī 4 °C līdz tālākai apstrādei. Molekulārajām analīzēm paredzētos sakņu paraugus uzreiz pēc ievākšanas notīrīja no augsnes ar salveti. Nosusinātas un tīras saknes ietina

tīrā salvetē, ielika nelielā aizspiežamā polietilēna maisiņā, kurā bija silikagēls ar mitruma indikatoru. Pēc tam šo maisiņu ievietoja lielākā maisiņā ar marķējumu. Šādi strauji izžāvētus sakņu paraugus var ilgi uzglabāt, tie ir kompakti un parocīgi transportēšanai.

3.3. Mikorizu simbiozes analīze

Saknes attīrīja no augsnes, noskaloja krāna ūdenī un sagrieza apmēram 1 cm garos gabalos. Pētāmo augu saknes sagatavoja mikorizu simbiozes analīzēm pēc Hayman (1970) metodes. Tās atkrāsoja, karsējot vienu stundu 10 % KOH šķīdumā uz elektriskās plīts pirmajā karstuma režīmā. Pēc tam saknes noskaloja zem krāna ūdens un iekrāsoja ar 0.05 % triptānzilo krāsu piecas minūtes. No saknēm noskaloja lieko krāsu ar krāna ūdeni. Tās dzidrināja un uzglabāja lakto-glicerolā [1:1:1 (v/v/v) pienskābes, glicerīna un destilēta ūdens maisījums] līdz tālākai paraugu apstrādei. Mikorizas sēņu hifas satur fenoliem līdzīgas vielas (melanīnu, suberīnu, lignīnu), pie kurām piesaistās triptānzilā krāsviela (Vierheilig et al. 2005). Arbuskulārās mikorizas mikroskopēšanu veica ar Nikon Eclipse E200 mikroskopu, palielinājums 400×. Uz priekšmetstikla uzlika 10 sakņu paraugus. Katram sakņu paraugam veica mikroskopēšanu 10 redzeslaukos. Vienu atkārtojumu veidoja 100 redzeslauki. Katram paraugam bija deviņi atkārojumi, no kuriem izrēķināja vidējo vērtību un standartnovirzi. Paraugiem, kuriem bija mazāk sakņu, veica vidējās vērtības un standartnovirzes rēķināšanu sākot no trim atkārtojumiem plus katrs nākamais pilnais atkārtojums.

Arbuskulārās mikorizas intensitāti noteica, izmantojot 3.3.-1. attēlā redzamo shēmu. Katrā mikroskopa redzeslaukā novērtēja, cik daudz vezikulu ar hifām, arbuskulas vai tikai hifas aizņem telpu saknes fragmentā, izteiktu procentos. Atbilstoši novērojumiem pētāmajos sakņu fragmentos, pierakstīja tabulā norādīto klasi. No iegūtajiem datiem datorprogrammā „Mycocalc“ (Trouvelot *et al.* 1986) izrēķināja mikorizas intensitāti analizētajos sakņu fragmentos (m%) un visā sakņu sistēmā (M%), mikorizas frekvences jeb mikorizas struktūru sastopamības biežumu visā sakņu sistēmā (F%), arbuskulu daudzumu apskatītajos sakņu fragmentos (a%) un arbuskulu daudzumu visā sakņu sistēmā (A%).

Datorprogramma „Mycocalc“ izmanto sekojošas formulas mikorizu simbiozes parametru aprēķināšanai.

1. AM intensitāte (vezikulās un hifās) visā sakņu sistēmā (M%):

$$M\% = (95 \times n_5 + 70 \times n_4 + 30 \times n_3 + 5 \times n_2 + n_1) / (nb \text{ kopā}).$$

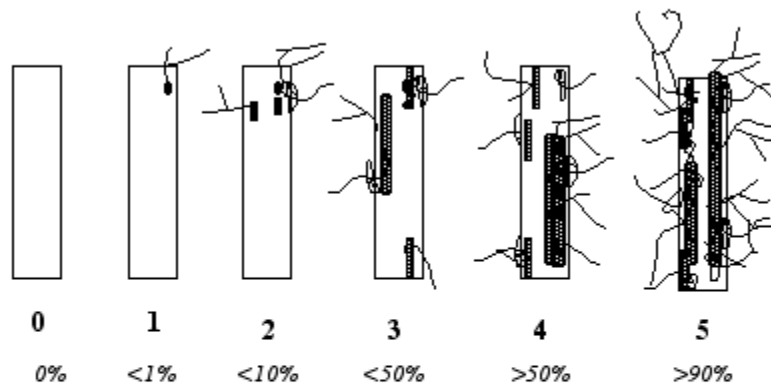
n_5 – redzeslauku skaits, ko novērtēja ar piekto klasi;

n_4 – redzeslauku skaits, ko novērtēja ar ceturto klasi utt.;

nb kopā – kopējais redzeslauku skaits vienā atkārtojumā (šajā pētījumā tie bija 100 redzeslauki vienā atkārtojumā).

2. AM intensitāte (vezikulas un hifās) apskatītajos sakņu fragmentos (m%)

**SCORING MYCORRHIZAL COLONIZATION
IN CLASSES FROM 0 TO 5**



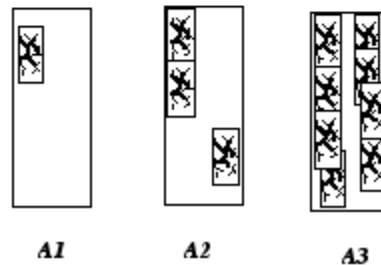
SCORING ARBUSCULE ABUNDANCE

None : A0

Few arbuscules : A1

Frequent : A2

Abundant : A3



3.3.-1. attēls. Mikorizu kolonizācijas pakāpes noteikšana pēc redzeslaukiem mikroskopā saskaņā ar Trouvelot et al. (1986) metodi. Attēla avots *Mycorrhiza Manual* (2001).

$m\% = M \times (\text{nb kopā}) / (\text{nb miko})$.

M – arbuskulārās mikorizas intensitāte visā sakņu sistēmā;

nb miko – redzeslauku skaits, kuros vispār konstatēja arbuskulārās mikorizas struktūras.

3. AM struktūru sastopamības biežums jeb frekvence visā sakņu sistēmā (F%):

$F\% = (\text{nb miko} / \text{nb kopā}) \times 100$.

4. Arbuskulu daudzumu apskatītajos sakņu fragmentos (a%):

$a\% = (100 m_{A3} + 50 m_{A2} + 10 m_{A1}) / 100$.

Katrs m_{A3} , m_{A2} , m_{A1} parametrs ir m% no redzeslaukiem, kuri novērtēti attiecīgi ar A3, A2 un A1, kas aprēķināts pēc šādas formulas:

$m_{A3} = [(95 \times n_5 \times A_3 + 70 \times n_4 \times A_3 + 30 \times n_3 \times A_3 + 5 \times n_2 \times A_3 + n_1 \times A_3) / \text{nb miko}] \times 100$
/ m.

Tāda pati formula izmantota, lai aprēķinātu m_{A2} un m_{A1} .

5. Arbuskulu daudzums visā sakņu sistēmā (A%):

$A\% = a \times (M / 100)$.

Statistisko datu apstrādi tālāk veica, izmantojot M%, A% un F% parametrus.

Raksturīgās un specifiskās arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras pētāmo augu sakņu sistēmās fotografēja ar digitālo fotokameru *RICOH Caplio RZ1*. Tās izšķirtspēja ir 4.0 MPix. Lai uzņemtu fotogrāfijas, fotokameru uzmontēja uz mikorizu uzskaiti izmantotā mikroskopa.

Citu sēņu endofīti jeb tumši septētie endofīti (TSE) ir dažādas askomicēšu bezdzimumvairošanās sēņu grupas, kas kolonizē sakņu audus iekšā un starp šūnām (Jumpponen 2001). TSE raksturīga tumša hifa ar septām jeb šķērssienām, kas ir raksturīgi askomicētēm (Smith, Read 2008). TSE sakņu audus nedezorganizē. TSE neizdodas izveidot pabeigtu Hartiga tīkla uznavu, bet starp šūnām izveido mikrosklerociju struktūras (Jumpponen 2001). TSE kolonizācija variē no negatīvas līdz neitrālai vai pat pozitīvai, kad nosaka barības vielu saturu saimniekauga audos. Mijiedarbības veids ir atkarīgs no sēņu dzimtas. Iespējams, ka TSE var veidot arī mutuālistisku mijiedarbību ar augu kā tas ir mikorizu simbiozes gadījumā. Citi autori raksturo TSE mijiedarbību kā ektendomikorizu, lai gan ogļhidrātu plūsma starp partneriem vēl nav tieši pierādīta. TSE var kolonizēt dažādu saimniekaugu saknes.

Šajā darbā tikai piefiksēja TSE struktūru klātbūtni sakņu paraugos pēc atšķirīgo tumši septēto hifu klātbūtnes, bet to uzskaiti vai analīzi neveica.

3.4. Hlorofila satura noteikšana un hlorofila *a* fluorescences analīze

Piekrastes augu fotosintēzes produktivitātes netiešai raksturošanai, kā arī augu vitalitātes pakāpes noteikšanai izmantoja nedestruktīvo lapu hlorofila analīzi un nedestruktīvo lapu hlorofila *a* fluorescences analīzi.

Nedestruktīvās optiskās metodes hlorofila daudzuma noteikšanai pamatojas uz intaktas lapas noteikta viļņa garuma gaismas absorbcijas vai atstarošanas spējas noteikšanu. Hlorofilmetri, kas darbojas pēc absorbcijas mērīšanas principa, izmanto divu veidu gaismu ar atšķirīgu viļņa garumu: 650 nm (sarkanā gaisma, atbilst hlorofila absorbcijas maksimumam) un 940 nm (infrasarkanā gaisma, hlorofils to neabsorbē). Abi gaismas signāli secīgi izet cauri mērāmajai lapai un tiek uztverti receptorā – silīcija fotodiodē, kura gaismu pārvērš analogā elektriskajā signālā. Pēc pastiprināšanas un digitalizācijas signāls nonāk mikroprocesorā, kur tiek aprēķināts absorbētās gaismas daudzums attiecīgā viļņa garuma gaismai. Infrasarkanā gaismu izmanto kalibrēšanai, lai varētu precizēt aktīvās gaismas absorbciju atbilstoši lapas biezumam un struktūras īpatnībām. Rezultāti parādās ekrānā kā SPAD vienības.

Hlorofila satura noteikšanai izmantoja hlorofilmetru SPAD-502 (*Konica-Minolta*, Japāna). Hlorofilu mērija 10 lapām katram pētāmajam augam. Uz katras lapas veica vismaz piecus veiksmīgus nolasījumus. Izrēķināja vidējo vērtību, izmantojot hlorofilmetrā pieejamo iebūvēto funkciju. Rezultātus izteica SPAD vienībās, kas ir tieši lineāri proporcionālas lapu kopējā hlorofila koncentrācijai (Samsone et al. 2007).

Hlorofila *a* fluorescences mērīšanai izmantoja divas atšķirīgas metodes – pulsa-amplitūdas

modulācijas (PAM) metodi un nepārtrauktās darbības metodi. Ar PAM metodi analizēja fluorescenci *Eryngium maritimum* un *Alyssum gmelinii* ekofizioloģijas pētījumos, ar nepārtrauktās darbības metodi – *Eryngium maritimum*, *Glaux maritima*, *Aster tripolium* un *Triglochin maritimum* pētījumos.

Fluorescences analīzei ar PAM metodi izmantoja portatīvo fluorometru PAM 2100 (Walz, Vācija) un lapu klipša turētāju 2030-B ar iebūvēto kvantu-temperatūras mikrosensoru (Walz, Vācija). Mērījumus vadīja ar portatīvo datoru (Fujitsu Siemens Lifebook S771), kas bija apgādāts ar atbilstošu programmatūru (DA-2000, Walz, Vācija). Pirms analīzes uz lapām nostiprināja aptumšošanas klipšus, kas nodrošināja tumsas adaptāciju 20 līdz 30 min laikā. Ar zemas intensitātes modulēto gaismu noteica minimālās fluorescences (F_0) līmeni audos, bet maksimālās fluorescences līmeni (F_M) ar piesātinātas intensitātes gaismas impulsu. Aprēķināja attiecību F_V/F_M , kur F_V ir starpība starp maksimālo un minimālo fluorescenci. Stabilā stāvokļa fluorescenci (F_S) analizēja pēc 6 min gaismas adaptācijas, bet maksimālo fluorescences līmeni gaismas adaptētā stāvoklī (F'_M) noteica pēc piesātinošā gaismas impulsa un minimālo fluorescences līmeni (F'_0) – pēc atbilstoša tālās sarkanās gaismas impulsa. Maksimālo relatīvo elektronu transporta ātrumu fotosistēmā II (ETR) aprēķināja pēc vispārējā fotoķīmiskā kvantu iznākuma ($\Delta F / F'_M$, kur $\Delta F = F'_M - F'_0$) un PAR atbilstoši formulai $ETR = \Delta F / F'_M \times 0.5 \times 0.84$, pieņemot, ka viena elektrona transportam nepieciešama divu kvantu absorpcija (faktors 0.5) un ka 84 % kvantu tiek absorbēti lapā (faktors 0.84). Nefotoķīmisko gaismas enerģijas pārtveršanu (NPQ) analizēja, izmantojot programmā iebūvēto pārtveršanas analīzes funkciju un aprēķināja pēc formulas $NPQ = F_M - F'_M / F'_M$.

Hlorofila *a* fluorescences analīzei ar nepārtrauktās darbības metodi izmantoja Handy PEA (Hansatech, Lielbritānija) portatīvo fluorescences mērītāju. Uz augu lapām 20 līdz 30 min turēja aptumšojošus klipšus, kas nodrošināja audu tumsas adaptāciju, saskaņā ar ražotāja instrukcijām. Pirms analīzes iestādīja inducējošās gaismas intensitāti. Minimālajai intensitātei jābūt tādai, lai pilnībā reducētu visus reakcijas centrus lapas mērāmajā laukumā. Tipiskiem paraugiem šī intensitāte ir 2500 - 3000 $\mu\text{mol fotonu m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Gaismas intensitāti var noteikt arī eksperimentāli, analizējot F_V/F_M , izmantojot pieaugošas gaismas intensitātes. Minimālā gaismas intensitāte ir tā, pie kuras vairs nenotiek F_V/F_M pieaugums. Analīzes ilgumu var izvēlēties robežās no 0.1 līdz 300 s. Tipiskai standarta analīzei ilgums ir 1 s. Šādā laika periodā aparāts veic 120 fluorescences mērījumus ar dažādu intervālu (no 10 μs pirmās 300 μs , pēc tam pakāpeniski palielinoties). Robežās no 0.4 (paraugiem ar augstu hlorofila saturu) līdz 10 (paraugiem ar zemu hlorofila saturu) var izmainīt arī pastiprinājuma koeficientu. Tipiskā gadījumā šo parametru iestāda uz 1.

Mērījumu veica, precīzi savietojot sensora galvu ar lapas klipša savietošanas gredzenu. Viegli saspiežot sensora galvu un lapas klipsi kopā, pārliecinājās, ka abi komponenti ir pareizi savietoti. Starp sensora galvu un lapas klipsi nedrīkst veidoties sprauga, kas ļautu iespīdēt gaismai no ārpuses. Turot kopā sensora galvu un lapas klipsi, pilmībā atvēra lapas klipša aizslēdzi un veica analīzi, nospiežot atbilstošo taustiņu uz tastatūras (OK). Pēc analīzes beigām vadības bloka ekrānā parādījās analīzes

rezultāti. Tos saglabāja ierīces atmiņā turpmākai izmantošanai, nospiežot OK taustiņu uz tastatūras. Atkārtota OK taustiņa nospiešana sagatavoja iekārtu nākamajam mērījumam.

Datus pārsūtīja uz datoru, izmantojot datu kabeli RS232-USB un mērītāja komplektā iekļauto datorprogrammu *PEA Plus* (*Hansatech Instruments*, Lielbritānija). Datus analizēja ar attiecīgās programmatūras (*Hansatech*, Lielbritānija) palīdzību, izmantojot OJIP-testu. Noteica F_v/F_m un citus fotosistēmas II enerģijas plūsmu raksturojošus parametrus: kvantitatīvus enerģijas plūsmas rādītājus attiecībā pret reakcijas centru daudzumu absorbcijai (Abs/RC), uztveršanai (TRo/RC), izkļiedēšanai (DIO/CS) un elektronu transportam (ETo/RC). Uz plūsmas parametru pamata aprēķināja plūsmu attiecības jeb iznākumus – primārās fotosintēzes maksimālo iznākumu; efektivitāti, ar kādu uztvertais ekzitons var pārvietot elektronu elektronu transporta ķēdē tālāk par QA^- ; elektronu transporta kvantu iznākumu. Viens no universālākajiem parametriem, kas raksturo parauga vitalitāti, ir PI (*Performance Index*). PI atvasina no Nernsta vienādojuma, kas apraksta Gībsa brīvās enerģijas redoksreakcijas un kustību bioķīmiskajās sistēmās. PI veidojas no trim spēka komponentiem un tie ir: reakcijas centru koncentrācija uz vienu antenas hlorofila molekulu, primārās fotoķīmijas kvantu iznākums, tumsas redoksreakciju intensitāte.

3.5. Mikorizas sēņu sabiedrību ģenētiskās daudzveidības noteikšana

Mikorizu simbiozi veidojošo AM sēņu sabiedrību ģenētiskās daudzveidības noteikšanai izmantoja molekulārās metodes pēc sekvenču variācijām rDNS 18S apgabalā. Attiecīgos pētījumus veica Skotijas Laukaugu zinātnes institūtā (Scottish Crop Research Institute; SCRI) Lielbritānijā Dr. Tima Daniela (Tim Daniell) vadībā 2008. gadā.

Vispirms veica sēņu DNS ekstrakciju no augu sakņu paraugiem. Saknes sagatavoja AM sēņu DNS ekstrakcijai atbilstoši sekojošai procedūrai. Silikagēlā izžāvētās saknes ievietoja mazās plastmasa mēģenēs ar vāku. Paraugu sasmalcināšanu veica ar lodišu dzirnavām *Mixer Mill* (*Retsch GmbH*, Vācija). Sagatavoja lodītes (1 mm diametrā): nomazgāja no taukiem ar deterģentu, skaloja destilētā ūdenī. Tad pielēja etanolu, divas reizes paskaloja un otrajā reizē etanolu nolēja nost. Atlikušo mitrumu nosūca ar papīra salveti. Tad lika lodītes žāvēties. Katrā mēģenē pie sausiem sakņu paraugiem ievietoja astoņas līdz 10 lodītes. Plastmasas mēģenes ievietoja dzirnavās, kas tās kratīja un lodītes saknes audus samala putekļos. DNS ekstrahēja, izmantojot *Genomic DNA from Plant* komplektu (*Macherey-Nagel*, Vācija) atbilstoši *NucleoSpin® 96 Plant Protocol* (DNS attīrīšana, izmantojot centrifugēšanu). Sekoja ražotāja instrukcijām.

Mikorizas sēņu DNS atbilstošo fragmentu amplifikāciju veica ar polimerāzes ķēdes reakciju (PĶR). Lai veiktu PĶR metodi, izveidoja mikorizas sēņu DNS ampifikācijai nepieciešamo vielu maisījumu jeb „master mix”. Katrā paraugā bija 2.5 µl 10x bufera (*Roche*, Vācija), 0.5 µl dNTP, 0.5 µl BSA, 0.2 µl polimerāze EXPAM (*Roche*, Vācija), praimeru AM1 and NS31 (katrs 0.5 µl), 1.5 µl $MgCl_2$ (*Roche*,

Vācija), 17.8 µl destilēts ūdens un 1 µl DNS templeita. PĶR cikls bija 2 min 94 °C, 30 s 94 °C, 30 s 58 °C, 30 cikli pa 45 s 72 °C, 7 min 72 °C, izmantojot *Eppendorf* termocikleri. Par pozitīvo kontroli izmantoja sēņu klonu, ko laipni piešķīra Dr. Maarja Öpik. Negatīvā kontrole bija destilēts ūdens. PĶR produktu (5 µl) iezīmēja ar 1.5 µl SYBR safe, un sadalīja ar 1.5 % agarozes gēla elektroforēzi. Agarozes gēla malās ievietoja 3 µl marķiera ar soli 150 bp.

Praimeris AM1 (5'-GTTTCCCGTAAGGCGCCGAA-3') ir specifisks AM sēņu 18S ribosomālās DNS amplificēšanai (Helgason *et al.* 1998). Praimeris NS31 (5'-TTGGAGGGCAAGTCTGGTGCC-3') ir universāls eikariotu 18S ribosomālās DNS praimeris (Simon *et al.* 1992). AM1 un NS31 praimeru pāris amplificē arbuskulārās mikorizas 18S rRNS gēna apmēram 580 bp fragmentu.

T-RFLP metodi izmantoja, lai noteiktu AM sēņu sabiedrību ģenētisko struktūru ievāktajos sakņu paraugos (Osborn *et al.* 2000). Lai sāktu T-RFLP metodi, ir nepieciešams PĶR produkts, kurā izmantoti fluorescējoši praimeri. PĶR reakcijas maisījums un PĶR protokola cikls bija tāds pats kā aprakstīts iepriekš, tikai AM1 un NS31 bija fluorescējoši praimeri, iezīmēti attiecīgi ar zilu vai zaļu krāsu. Fluorescenti iezīmētos PĶR produktus šķēla ar restrikcijas enzīmu sekojošā reakciju maisījumā: PĶR produkts 5 µl, atbilstošs ×10 buferis 0.1 µl, *HinfI* vai *Hsp92II* (*Promega*, Lielbritānija) restrikcijas enzīmi 0.5 µl un destilēts ūdens 0.4 µl. Paraugus inkubēja 1 h 37 °C, tad denaturēja 10 min 65 °C PĶR mašīnā un atšķaidīja 1:10 ar destilētu ūdeni. Tālāk paraugus sagatavoja DNS fragmentu analīzei – 1 µl šķēltā, atšķaidītā PĶR produkta sajauc ar 9 µl formamīda un LIZ marķiera maisījumu (447.5 µl formamīda, 2.5 µl LIZ marķiera, kas ir iezīmēts 500 iekšējā izmēra standarts). Fluorescenti iezīmēto DNS fragmentu analīzi veica SCRI sekvinēšanas centrā.

T-RFLP metodi izdarīja visiem sakņu paraugiem – katru paraugu analizēja gan ar *HinfI*, gan ar *Hsp92II* enzīmiem, katrā variantā iekļāva pozitīvo un negatīvo kontroli. T-RFLP profilā jeb elektroferogrammā izslēdza pīķus, kas bija zemāki par 10000 fluorescences vienībām, lai samazinātu fona troksni.

AM 18S rajona klonēšanu un sekvenēšanu veica Dr. Suzanne Donna 30 sakņu paraugiem, kurus izvēlējās pēc T-RFLP matemātiskās apstrādes un kuriem bija novērojamas atšķirības, izmantojot dispersijas analīzi *GenStat* datorprogrammā 10.2 versija. No katra klonētā parauga sekvenču analīze tika veikta 12 kloniem. Pēc sekvenēšanas ieguva 720 sekvenču, kuras salīdzināju ar NCBI nukleotīdu datubāzē (www.ncbi.nlm.nih.gov/) esošajām sekvenču, izmantojot BLAST rīku (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>). Ņemot vērā lielo 18S ribosomālās DNS sekvenču skaitu NCBI nukleotīdu datubāzē, lai paātrinātu homologijas meklēšanu ar AM DNS sekvenču, turpmākā sekvenču salīdzināšana tika veikta ar lokālu AM sekvenču datubāzi (Öpik *et al.* 2009), izmantojot NCBI BLAST. No visām salīdzinātajām sekvenču izveidoja dendrogrammu Skotijas Laukaugu pētījumu institūtā.

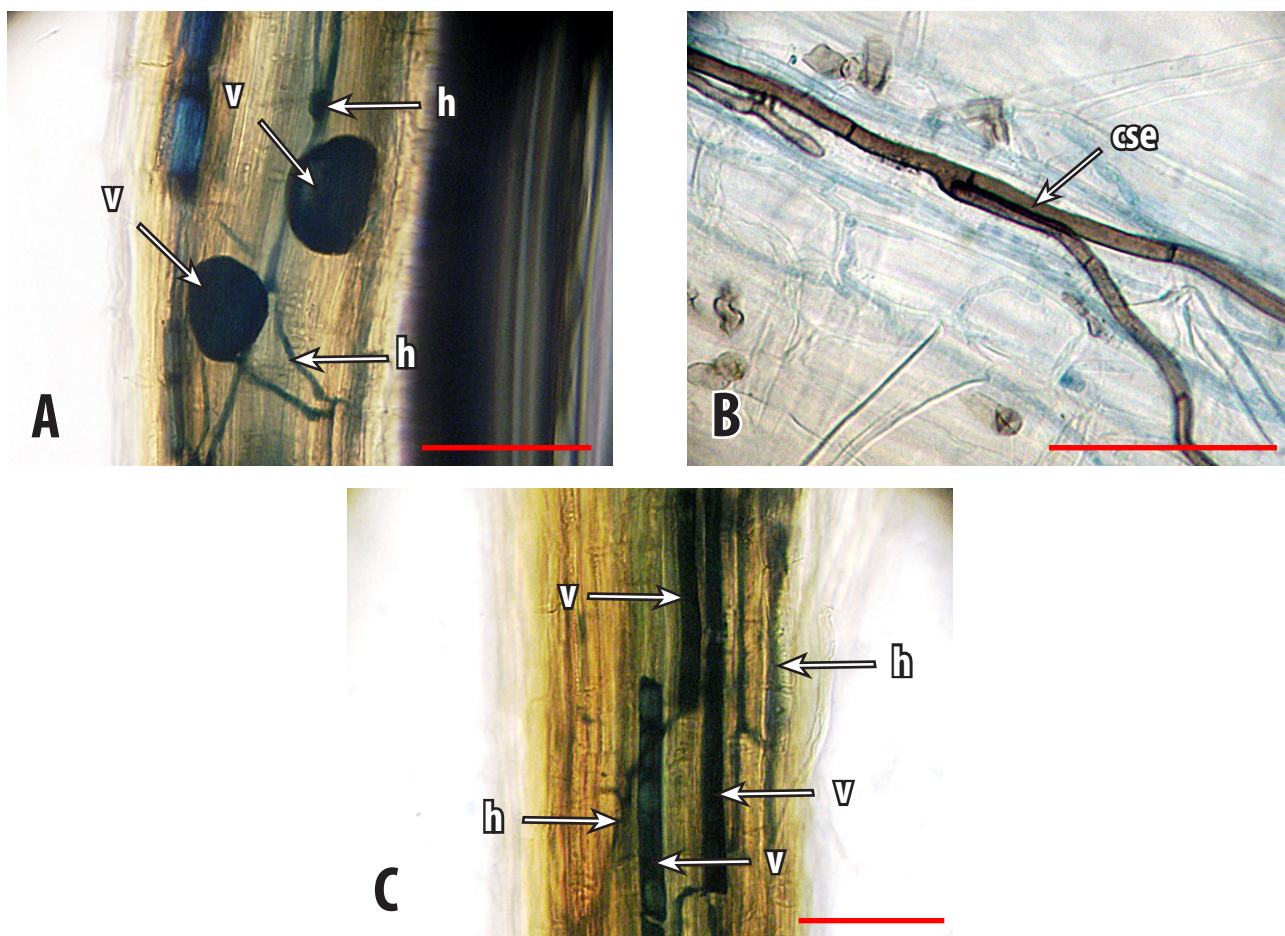
4. Rezultāti

4.1. Mikorizu simbiozes morfoloģija augiem dažādos jūras piekrastes biotopos

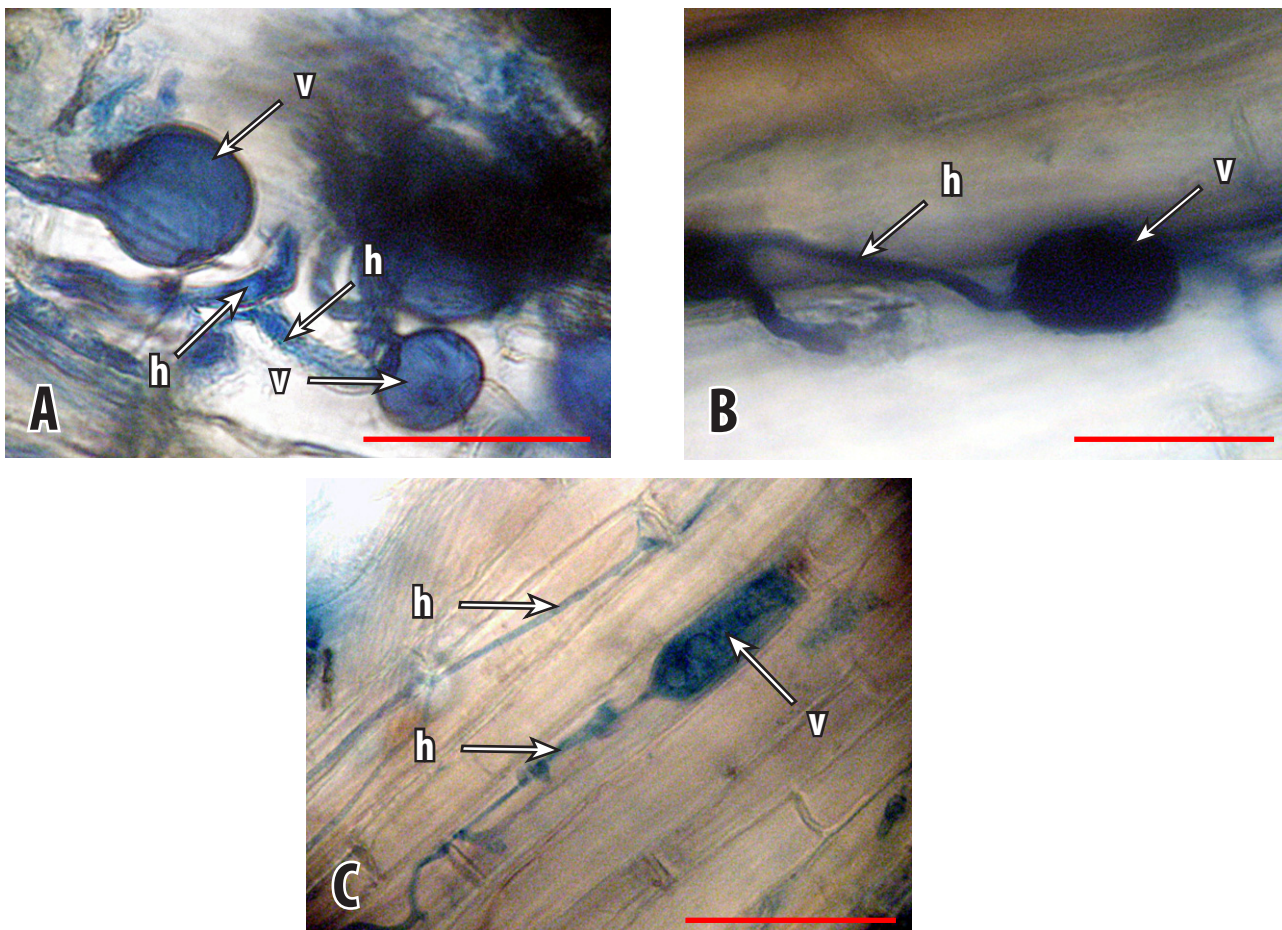
4.1.1. Kāpas, sausās piejūras pļavas, kāpu mežs

Salīdzinoši sausajos piejūras biotopos (kāpas, kāpu mežs, sausa piejūras pļava) analizēja tiem raksturīgu 15 augu sugu mikorizas simbiozi.

Kāpu meža auga *Carex reichenbachii* sakņu fragmentos novērotās arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija pārsvarā lineāras (4.1.1.-1. attēls A, C), kas ir raksturīgi *Arum* tipam. Vezikulas bija galvenokārt neregulāras formas (4.1.1.-1. attēls A, C). Saknes šūnās novēroja arī citu sēņu endofītus (4.1.1.-1. attēls B). Arbuskulas *Carex reichenbachii* sakņu paraugos nekonstatēja.



4.1.1.-1. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras kāpu meža auga *Carex reichenbachii* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), citu sēņu endofīti (cse). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



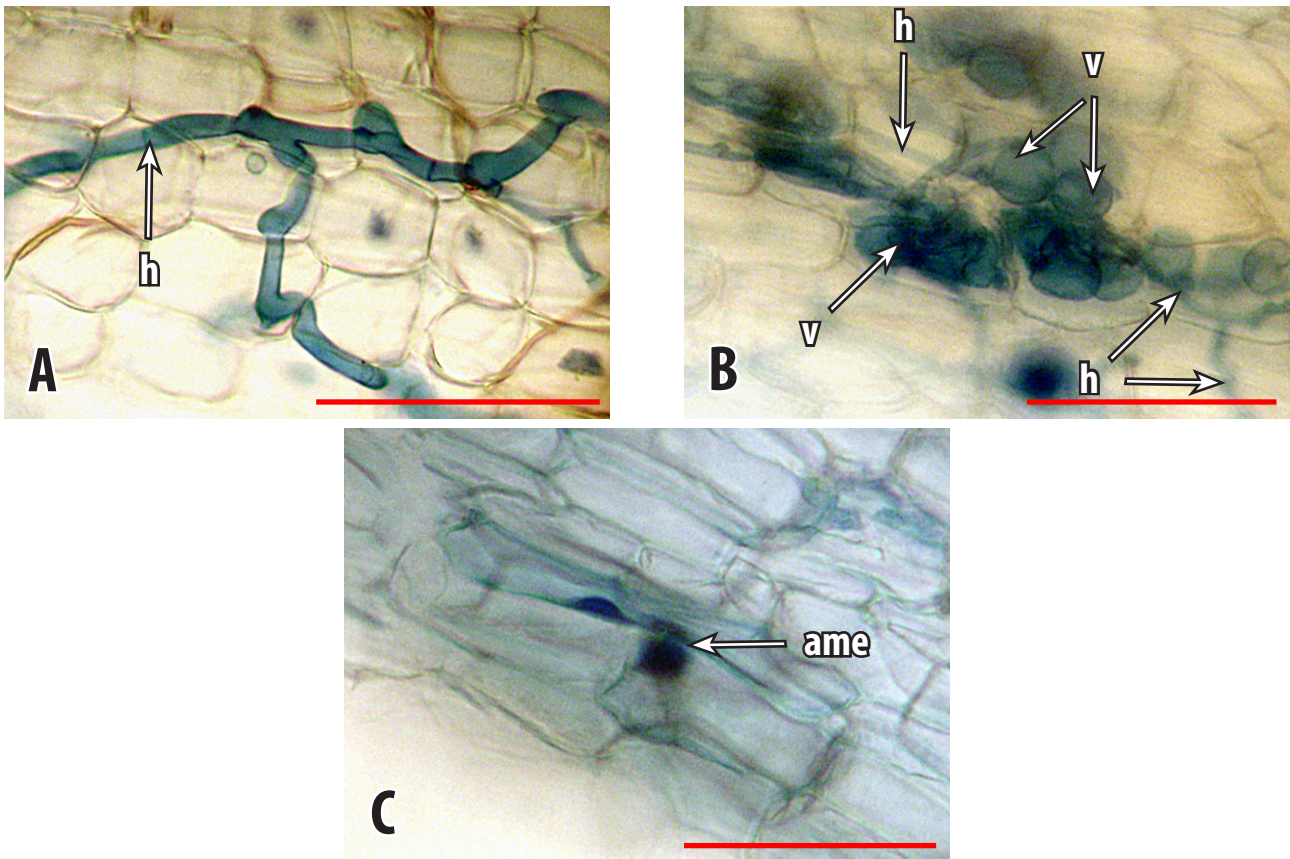
4.1.1.-2. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sausās piejūras pļavas auga *Carex ligerica* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).

Sausās piejūras pļavas auga *Carex ligerica* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija lineāras (4.1.1.-2. attēls A), kas raksturīgi *Arum* tipam. Vezikulas bija regulāras formas (4.1.1.-2. attēls A - C). Arbuskulas un citas sēņu struktūras *Carex ligerica* saknēs nenovēroja.

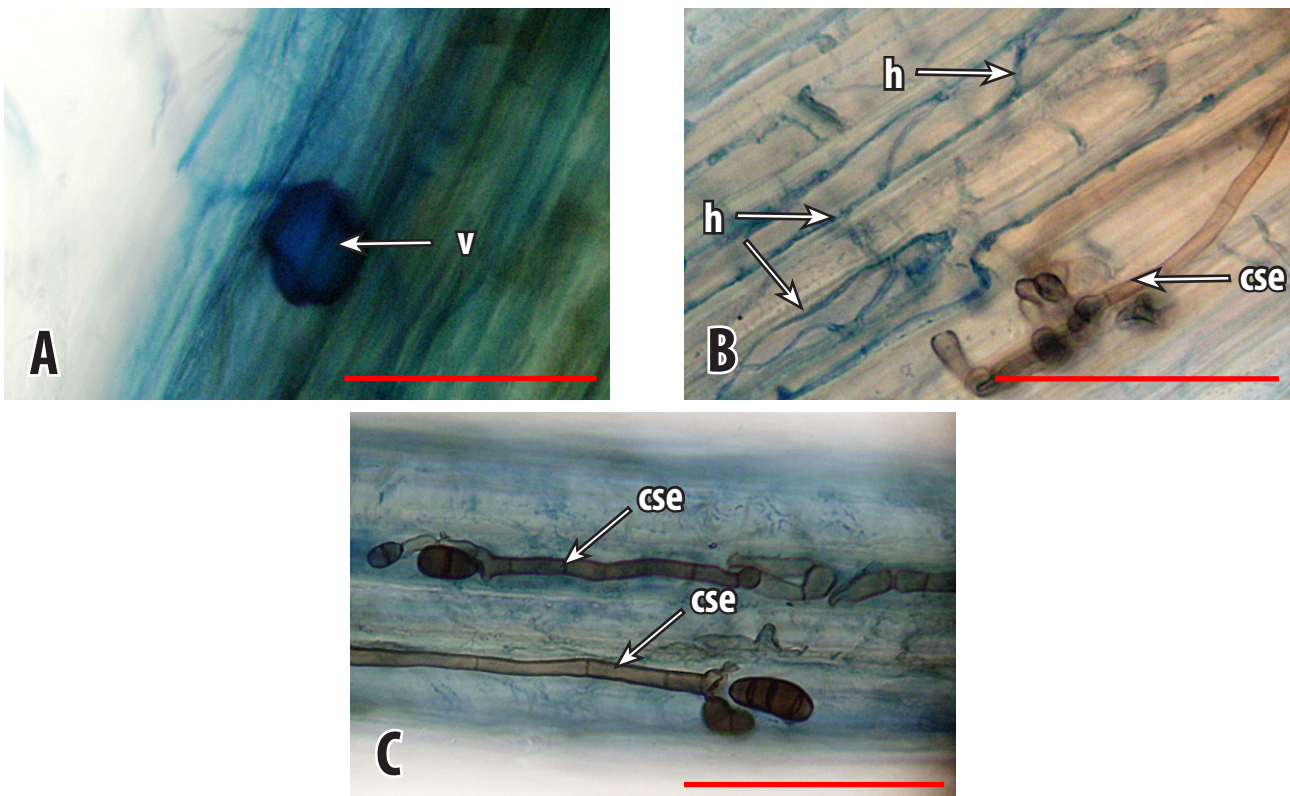
Kāpu meža auga *Tofieldia calyculata* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas veidoja salīdzinoši mazus hifu tinumus (4.1.1.-3. attēls A), kas raksturīgi *Paris* tipam. Vezikulas bija pārsvarā regulāras formas (4.1.1.-3. attēls B). Arbuskulas sakņu paraugos nenovēroja, toties bija raksturīgas citu sēņu endofītu struktūras (4.1.1.-3. attēls A). Konstatēja struktūru, līdzīgu arbuskulārās mikorizas endofītam *Glomus tenue* (4.1.1.-3. attēls C).

Sausās piejūras pļavas auga *Phleum arenarium* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija lineāras (4.1.1.-4. attēls B), kas raksturīgi *Arum* tipam. Vezikulas bija regulāras formas (4.1.1.-4. attēls A). Arbuskulas sakņu paraugos nekonstatēja, toties novēroja citu sēņu endofītus (4.1.1.-4. attēls B, C).

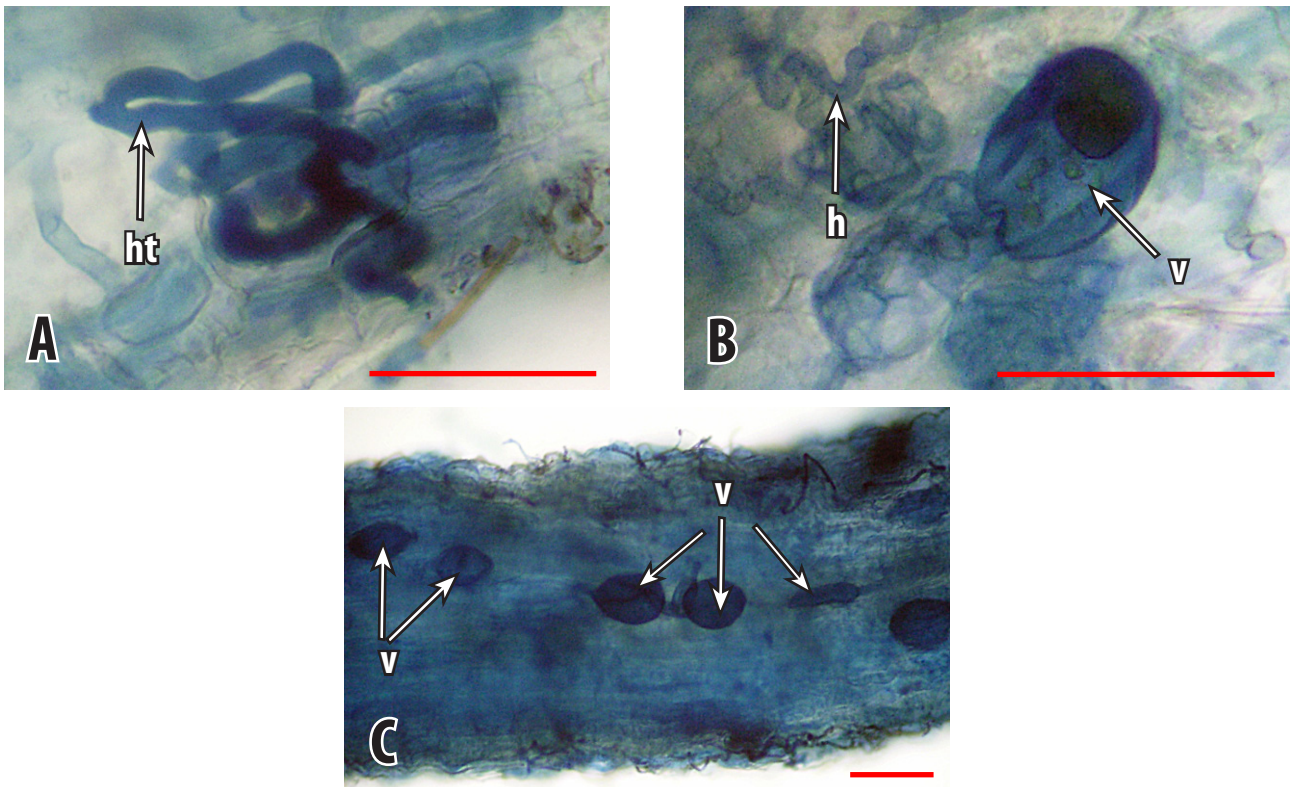
Kāpu auga *Eryngium maritimum* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas pēc iespiešanās saknes mizas šūnās veidoja izteiktus hifu tinumus, kas raksturīgi *Paris* tipam (4.1.1.-5. attēls A, B). Novēroja gan regulāras, gan neregulāras formas vezikulas (4.1.1.-5. attēls B, C). Vezikulās konstatēja nelielu lipīdu rezervju klātbūtni (4.1.1.-5. attēls B). Arbuskulas *Eryngium*



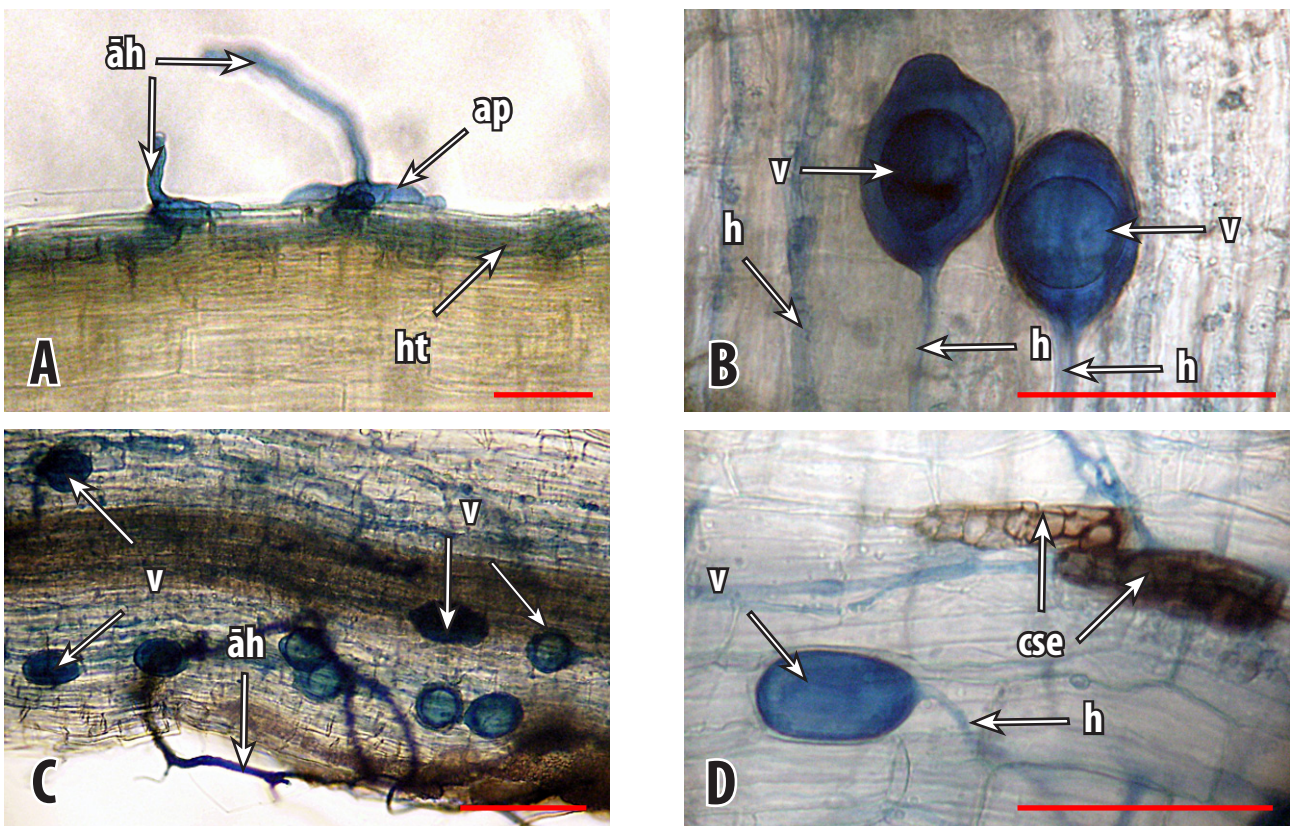
4.1.1.-3. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras kāpu meža auga *Tofieldia calyculata* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), arbuskulārās mikorizas endofīti (ame). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



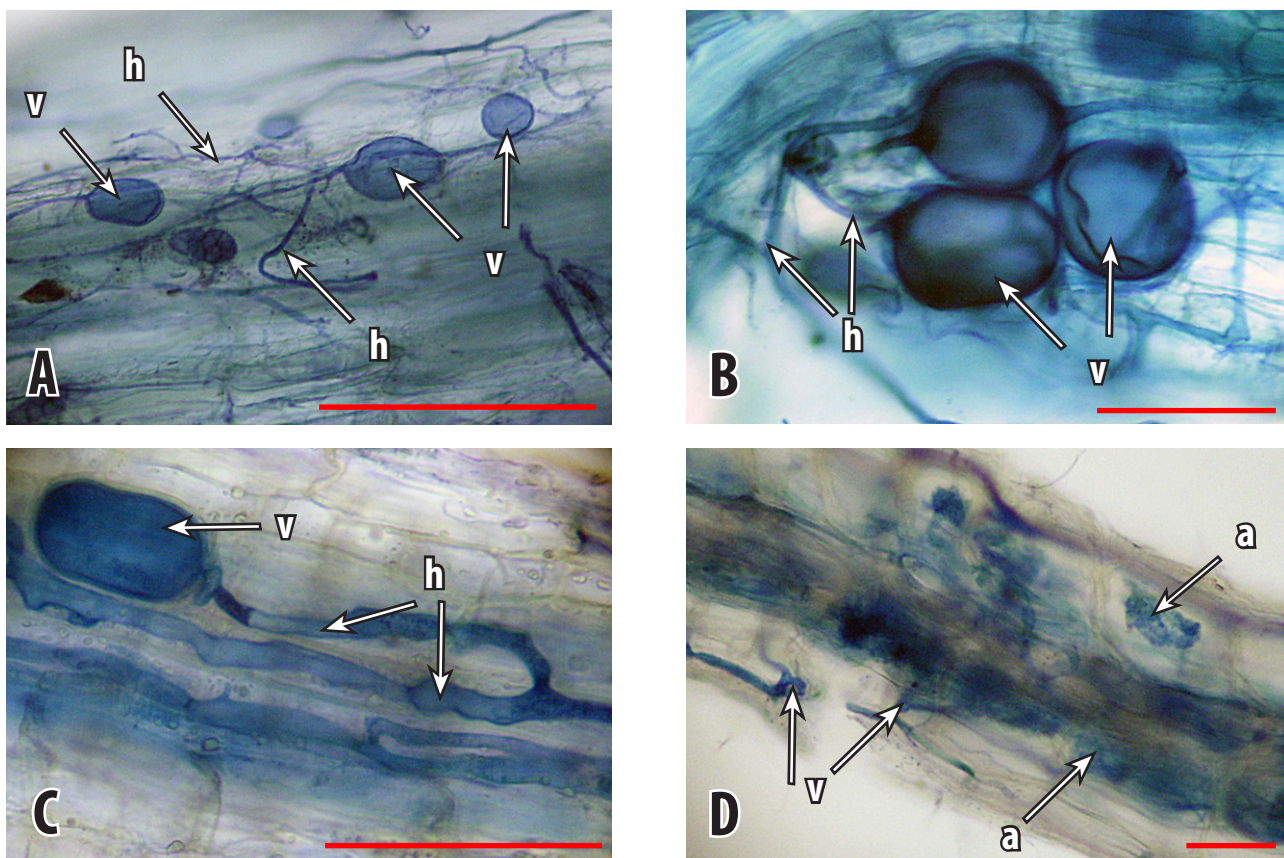
4.1.1.-4. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras *Phleum arenarium* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), mikorizas sēņu hifas (h), citu sēņu endofīti (cse). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



4.1.1.-5. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras kāpu auga *Eryngium maritimum* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), hifu tinumi (ht). Nogriežņa garums 100 μ m (A, B, C).



4.1.1.-6. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras kāpu auga *Tragopogon heterospermus* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), ārējās hifas (āh), hifu tinumi (ht), apresorijs (ap), citu sēņu endofīti (cse). Nogriežņa garums 100 μ m (A, B, C, D).



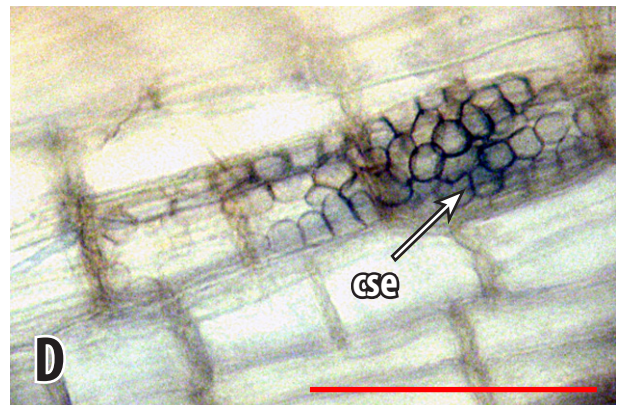
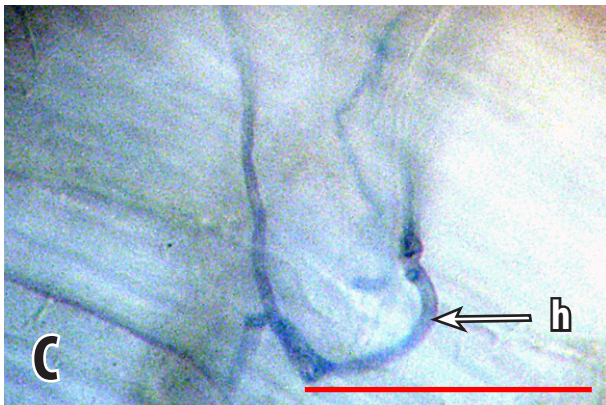
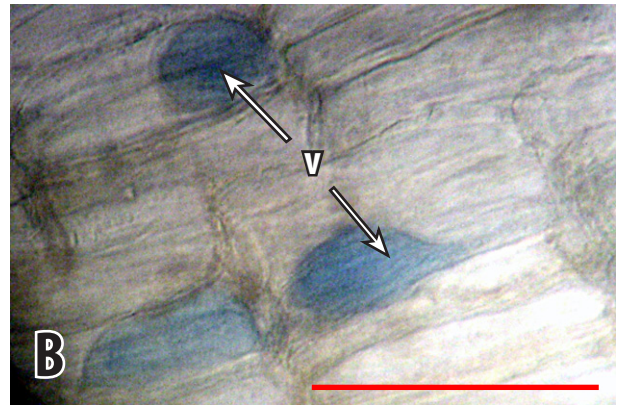
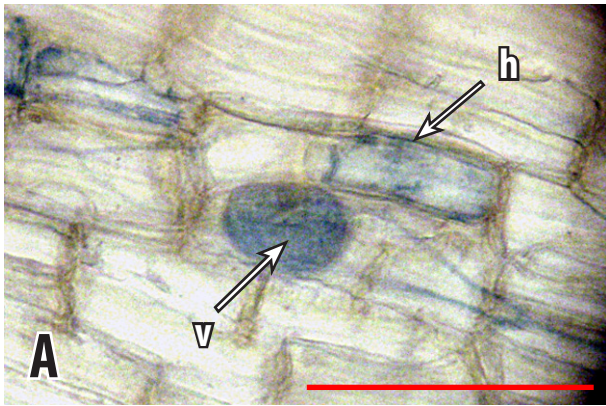
4.1.1.-7. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras kāpu augs *Alyssum gmelinii* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), arbuskulas (a). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D).

maritimum sakņu paraugos nenovēroja.

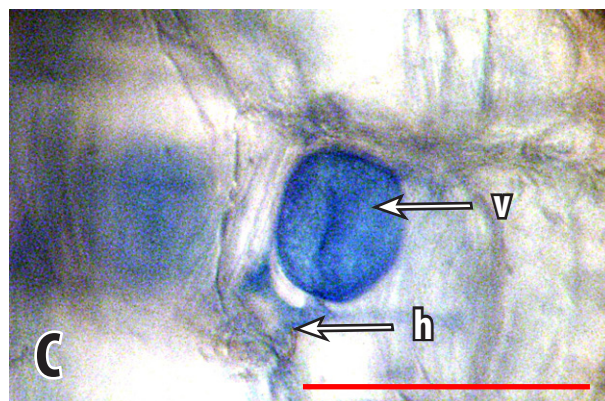
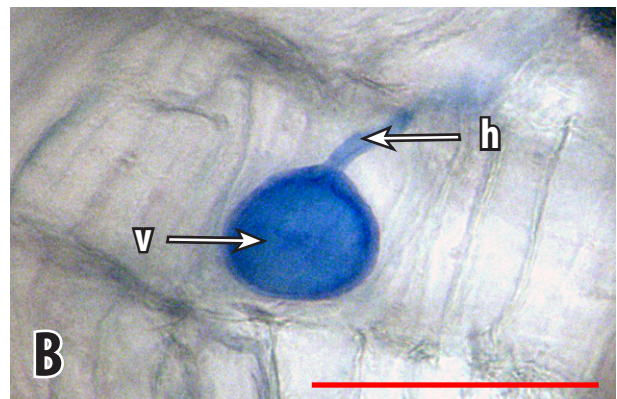
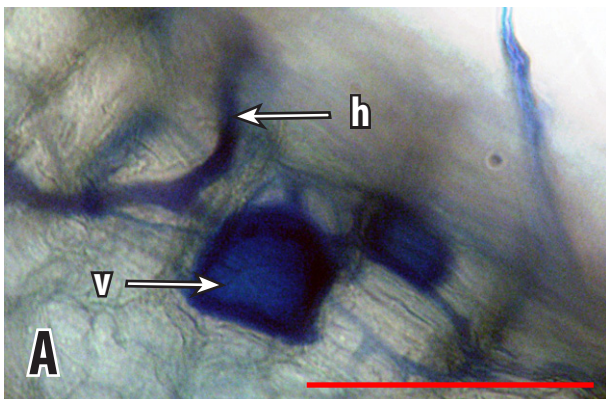
Kāpu augs *Tragopogon heterospermus* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas izveidoja hifu uzbiezinājumus (4.1.1.-6. attēls A), pēc tam tās iespiedās sakņu audos. Hifas bija lineāras, kas raksturīgi *Arum* tipam. Vezikulas bija gan regulāras, gan neregulāras formas (4.1.1.-6. attēls B - D). Atsevišķās vezikulās bija novērojamas nelielas lipīdu rezerves (4.1.1.-6. attēls B). Novēroja arī citu sēņu endofītu struktūru klātbūtni (4.1.1.-6. attēls D). *Tragopogon heterospermus* sakņu fragmentos arbuskulas nekonstatēja.

Kāpu augs *Alyssum gmelinii* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija gan lineāras, kas atbilda *Arum* tipam (4.1.1.-7. attēls A, C), gan arī tādas, kur hifas sakņu audus šķērsoja no šūnas uz šūnu (4.1.1.-7. attēls A - D), kas raksturīgi *Paris* tipam. Novēroja gan regulāras, gan neregulāras formas vezikulas (4.1.1.-7. attēls A - C). *Alyssum gmelinii* sakņu paraugos konstatēja arī arbuskulas, kuras bija smalki zarotas (4.1.1.-7. attēls D). Citu sēņu endofītu struktūras nenovēroja.

Kāpu un sausu piejūras pļavu augam *Gypsophila paniculata* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija lineāras (4.1.1.-8. attēls A - C), kas raksturīgi *Arum* tipam. Vezikulas bija gan regulāras, gan neregulāras formas (4.1.1.-8. attēls A, B). Arbuskulas sakņu paraugos nekonstatēja, toties bija vērojami citu sēņu endofīti (4.1.1.-8. attēls D).



4.1.1.-8. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras kāpu un sausu piejūras pļavu auga *Gypsophila paniculata* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), citu sēņu endofīti (e). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D).



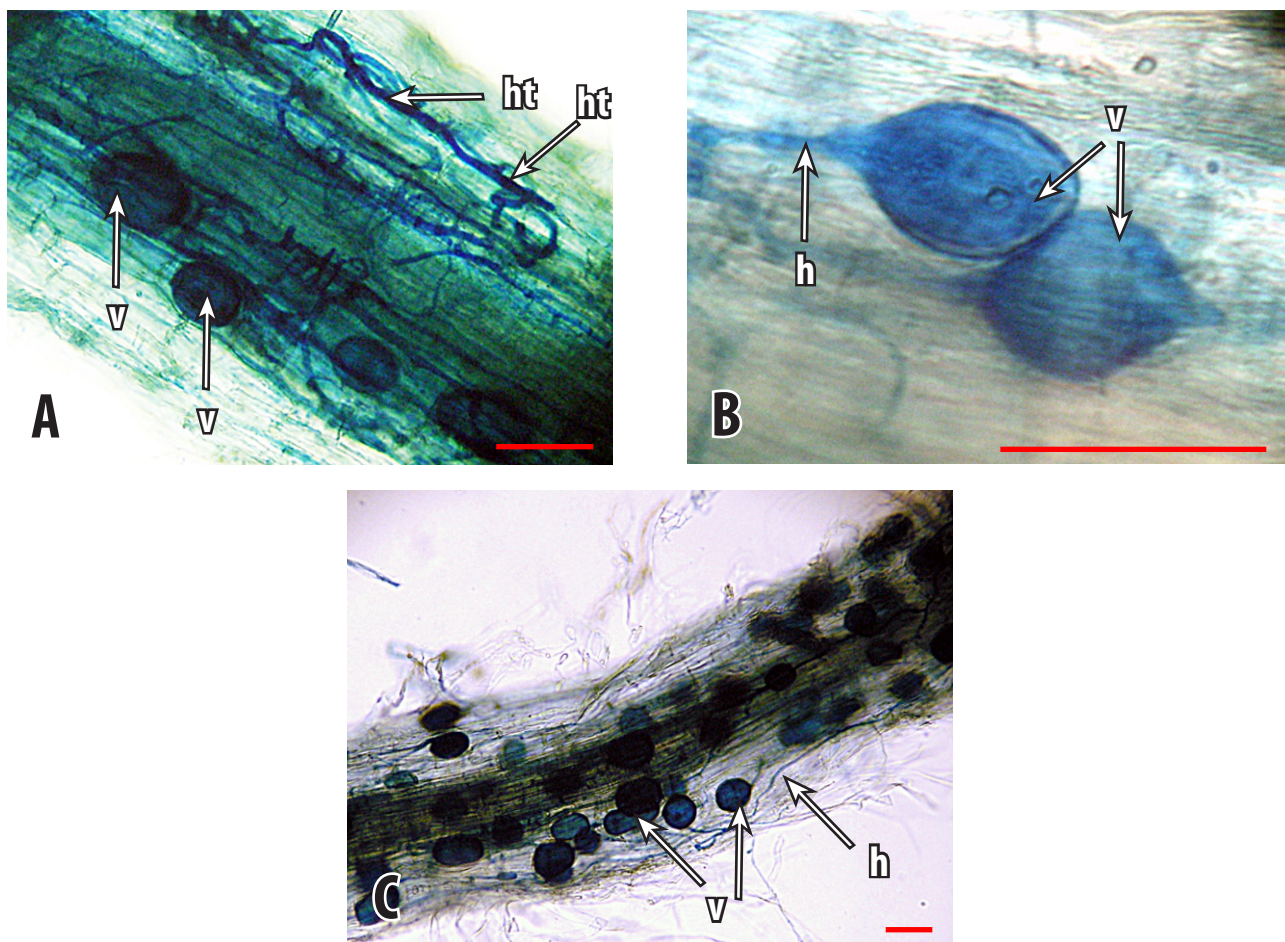
4.1.1.-9. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras kāpu un sausas piejūras pļavas auga *Silene borysthena* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), mikorizas sēņu hifas (h). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).

Kāpu un sausu piejūras pļavu auga *Silene borysthenica* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas veidoja nelielus tinumus (4.1.1.-9. attēls A), kas raksturīgi *Paris* tipam. Vezikulām bija regulāras un neregulāras formas (4.1.1.-9.attēls A - C). Arbuskulas un citu sēņu endofītus struktūras sakņu paraugos nenovēroja.

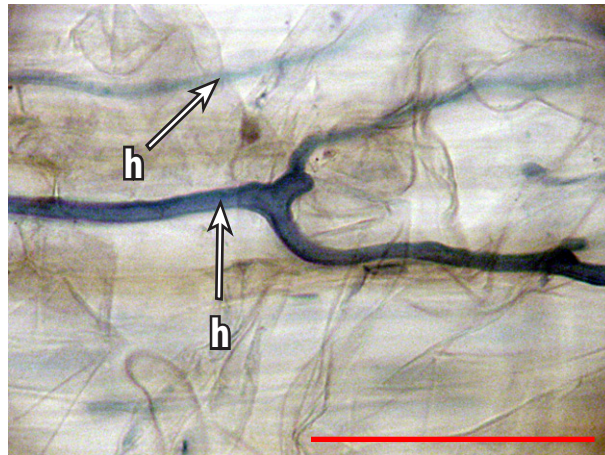
Kāpu auga *Anthyllis maritima* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas veidoja hifu tinumus (4.1.1.-10. attēls A, C), kas raksturīgi *Paris* tipam. Vezikulām bija regulāra forma (4.1.1.-10. attēls A - C). Arbuskulas un citu sēņu endofītus sakņu paraugos nenovēroja.

Kāpu auga *Lathyrus maritimus* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija lineāras (4.1.1.-11. attēls), kas raksturīgi *Arum* tipam. Vezikulas, arbuskulas vai citas sēņu struktūras sakņu fragmentos nenovēroja.

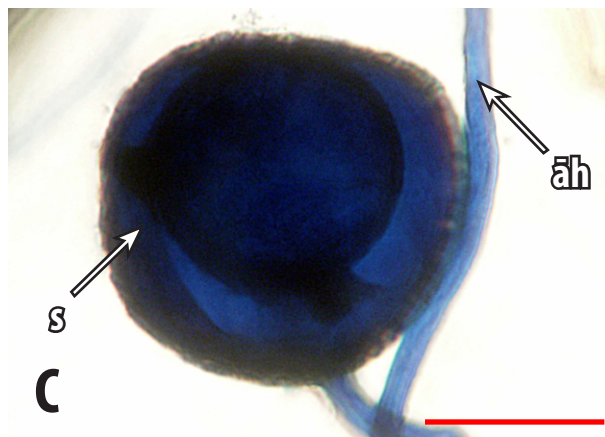
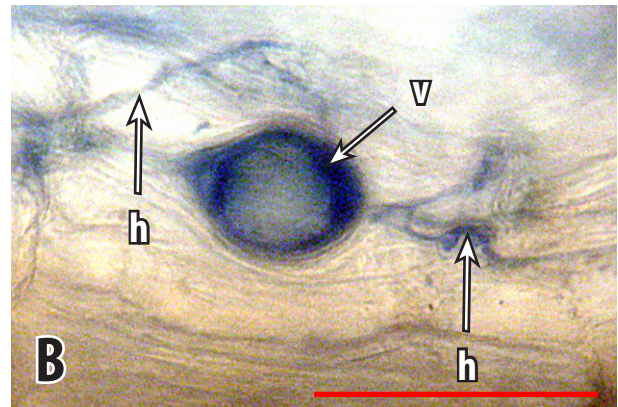
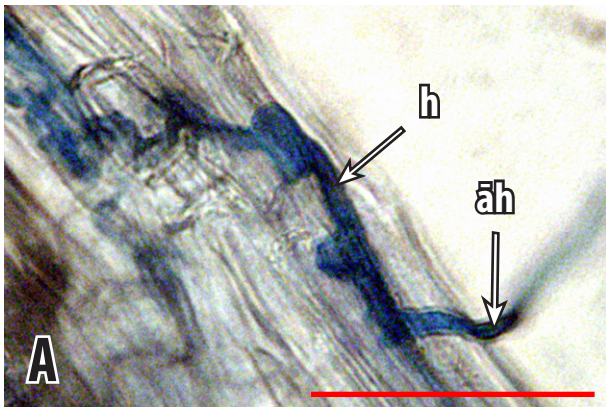
Kāpu un sausu piejūras pļavu auga *Centaureum litorale* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifa pēc iespiešanās sakņu audos dihomotiski zarojās un lineāri izplatījās, kas raksturīgi *Arum* tipam (4.1.1.-12. attēls A). Vezikulām bija regulāra forma un daudz lipīdu rezerves vielu (4.1.1.-12. attēls B). Novēroja jaunu sporu (4.1.1.-12. attēls C). Arbuskulas un citu sēņu struktūras *Centaureum litorale* sakņu fragmentos nekonstatēja.



4.1.1.-10. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras kāpu auga *Anthyllis maritima* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), hifu tinumi (ht). Nogriežņa garums 100 μ m (A, B, C).

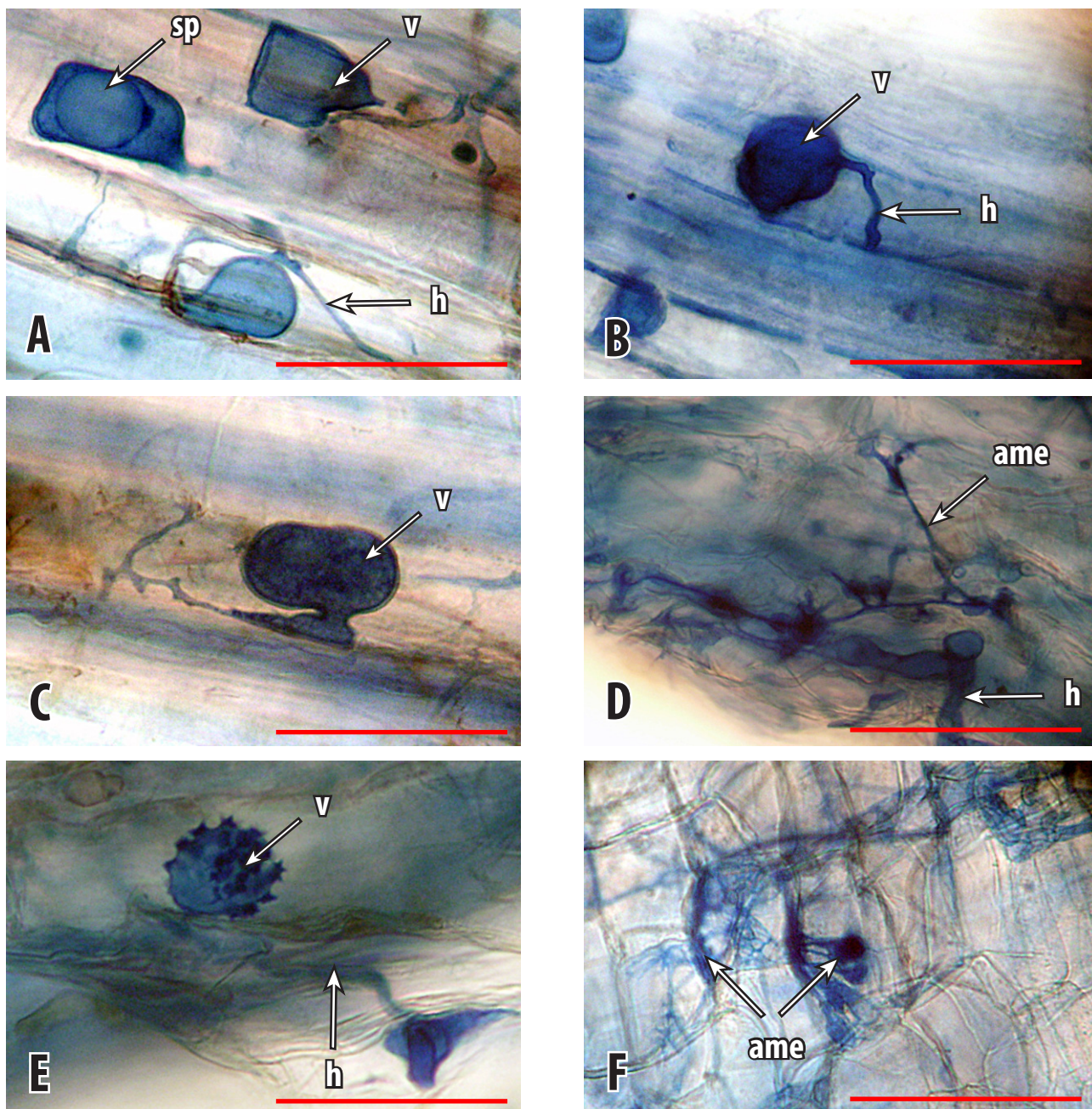


4.1.1.-11. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūra kāpu auga *Lathyrus maritimus* saknes fragmentā. Mikorizas sēņu hifas (h). Nogriežņa garums 100 μm .



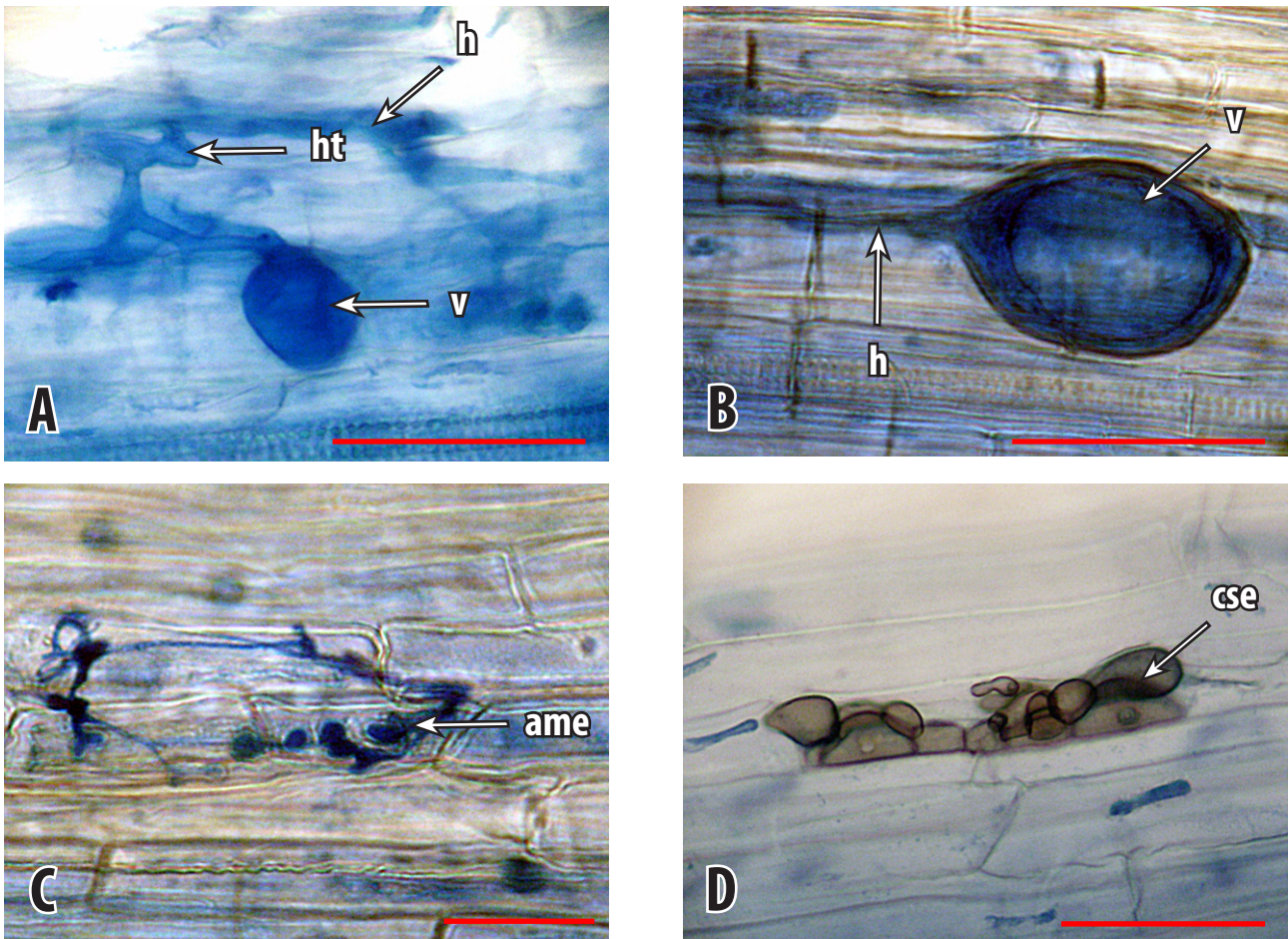
4.1.1.-12. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras kāpu un sausu piejūras pļavu auga *Centaurium litorale* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), spora (s), ārējās hifas (āh). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).

Sausas piejūras pļavas auga *Geranium molle* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas veidoja hifu tinumus, kas raksturīgi *Paris* tipam (4.1.1.-13. attēls A - F). Vezikulām bija neregulāra forma (4.1.1.-13. attēls A - C). Atsevišķos sakņu paraugos varēja novērot jaunu sporu veidošanos vezikulu iekšienē (4.1.1.-13. attēls A). Varēja novērot arī vezikulas ar ievērojamām lipīdu rezervēm (4.1.1.-13. attēls C). Sakņu fragmentos novēroja arī struktūras, kas bija līdzīgas arbuskulārās



4.1.1.-13. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sausas piejūras pļavas augs *Geranium molle* sakņu fragmentos. Vezikulas (V), hifas (h), sporokarps (sp), arbuskulārās mikorizas endofīti (ame). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D, E, F).

mikorizas endofītam *Glomus tenue* (4.1.1.-13. attēls D, F). Līdzīgas struktūras novēroja arī sipoliņu gundegas un kauslapu tofildijas sakņu fragmentos. Raksturīgi, ka no uzbiezinātām (4.1.1.-13. attēls F) un neuzbiezinātām (4.1.1.-13. attēls D) hifām atzarojās jaunas hifas, kuru galos bija neregulāri hifu paplašinājumi. Novēroja vezikulai līdzīgu struktūru ar M veida „dzeloņiem” (4.1.1.-13. attēls E). Atšķirībā no „dzeloņainās” struktūras Baltijas doņa sakņu fragmentos, mīkstās gandrenes saknēs esošajai struktūrai bija klāt hifa. Tas varētu liecināt, ka šī struktūra bija arbuskulārās mikorizas palīgķermenis. Tomēr „dzeloņu” forma bija atšķirīga. *Geranium molle* sakņu fragmentos arbuskulas nenovēroja.

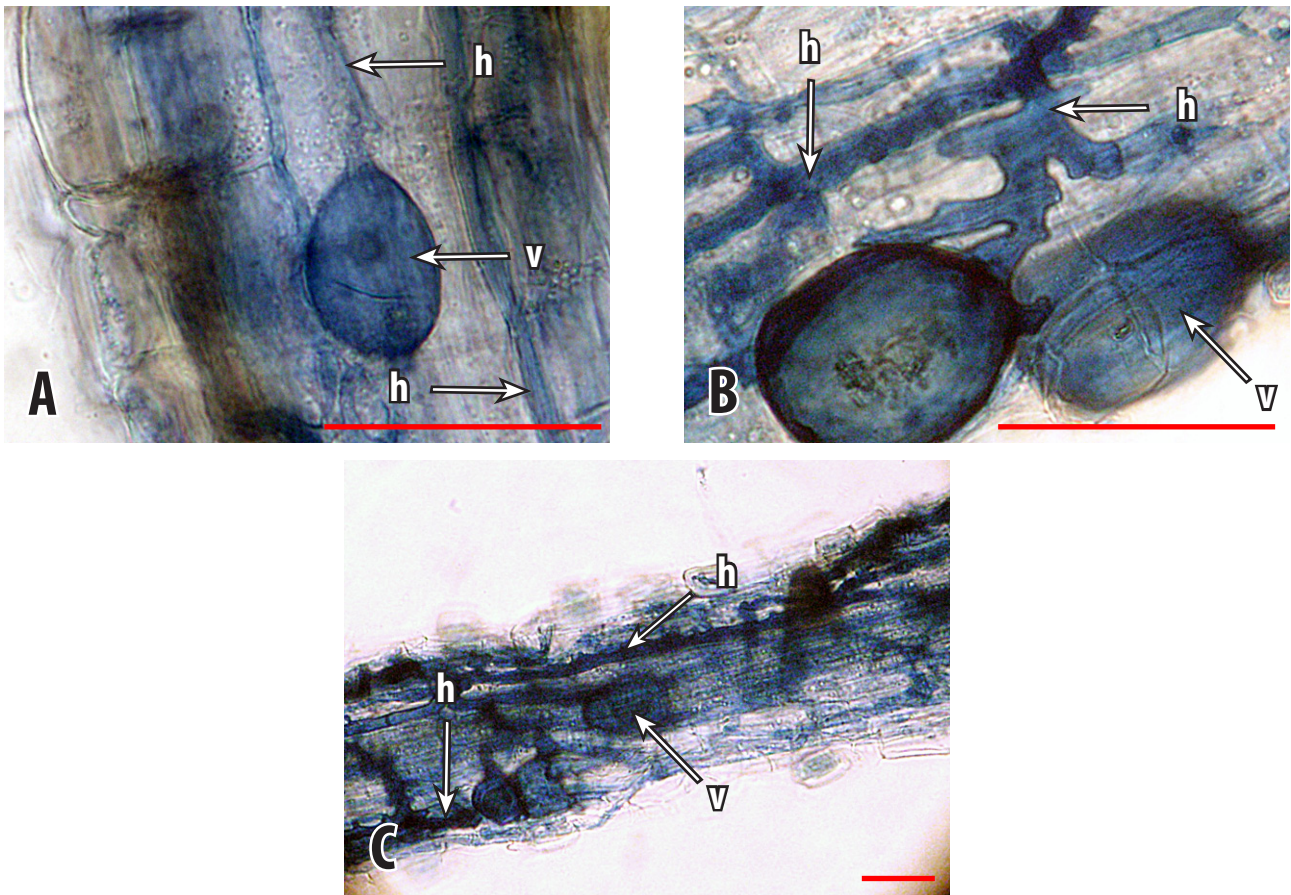


4.1.1.-14. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras sausu piejūras pļavu auga *Ranunculus bulbosus* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), mikorizas sēņu hifas (h), hifu tinumi (ht), arbuskulārās mikorizas endofīti (ame), ecītu sēņu endofīti (cse). Nogriežņa garums 100 μ m (A, B, C, D).

Sausu piejūras pļavu auga *Ranunculus bulbosus* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas veidoja nelielus hifu tinumus, kas raksturīgi *Paris* tipam (4.1.1.-14. attēls A, B). Vezikulām bija regulāra forma (14. attēls A, B). Atsevišķās vezikulās novēroja lielu lipīdu rezervju klātbūtni (4.1.1.-14. attēls B). *Ranunculus bulbosus* sakņu paraugos bija saskatāmas arbuskulārās mikorizas endofītam *Glomus tenue* līdzīgas struktūras – lineāras hifas ar nevienmērīgiem hifu paplašinājumiem (4.1.1.-14. attēls C). Novēroja arī citu sēņu endofītu struktūras (4.1.1.-14. attēls D). Toties sīpoliņu gundegas sakņu fragmentos nekonstatēja arbuskulu klātbūtni.

Kāpu auga *Linaria loeselii* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas hifas bija lineāras, kas raksturīgi *Arum* tipam (4.1.1.-15. attēls A - C). Vezikulām bija regulāra forma un nelielas lipīdu rezerves (4.1.1.-15. attēls A - C). Arbuskulas un citas struktūras *Linaria loeselii* saknēs nenovēroja.

Mikorizu morfoloģijas rezultāti apkopoti 4.1.1.-1. tabulā. Sausajos piejūras biotopos no 15 pētāmajām augu sugām abus arbuskulārās mikorizas sēņu hifu tipus – *Arum* un *Paris* – konstatēja tikai kāpu auga *Alyssum gmelinii* saknēs. Pārējo sugu sakņu paraugos bija pārstāvēts tikai viens tips. Arbuskulārās mikorizas sēņu hifas lineāri šķērsoja sakņu mizas šūnas starpsūnu telpās,



4.1.1.-15. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras kāpu auga *Linaria loeselii* saknes fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).

veidojot *Arum* tipu sekojošām sugām: *Carex reichenbachii*, *Carex ligerica*, *Phleum arenarium*, *Tragopogon heterospermus*, *Gypsophila paniculata*, *Lathyrus maritimus*, *Centaureum litorale*, *Linaria loeselii*. Savukārt, hifu tinumus jeb *Paris* tipa mikorizu sakņu mizas šūnās veidoja sugas *Eryngium maritimum*, *Anthyllis maritima*, *Geranium molle*, *Silene borysthena*, *Ranunculus bulbosus*, *Tofieldia calyculata*.

Gan regulāras, gan neregulāras vezikulu formas klātbūtni konstatēja sugu *Tragopogon heterospermus*, *Silene borysthena* un *Gypsophila paniculata* sakņu paraugos. Tikai neregulāras formas vezikulas bija *Geranium molle* un *Carex reichenbachii* saknēs. Pārējo sugu sakņu paraugos bija regulāras formas vezikulas, izņemot *Lathyrus maritimus*, kur vezikulas nenovēroja. Sauso piejūras biotopu pētāmo augu saknēs otru mikorizas veidoto struktūru – arbuskulas – konstatēja tikai *Alyssum gmelinii* saknēs.

Atsevišķām sugām novēroja arbuskulārās mikorizas vairošanās orgānus: ārējās sporas *Centaureum litorale* sakņu paraugā, bet *Geranium molle* saknēs bija izveidojušās jaunas sporas, tās atradās vēl vezikulās. Septiņu sugu – *Eryngium maritimum*, *Linaria loeselii*, *Tragopogon heterospermus*, *Geranium molle*, *Carex ligerica*, *Carex reichenbachii* – sakņu paraugos vezikulās novēroja lipīdu

4.1.1.-1. tabula. Jūras piekrastes augu sugu arbuskulārās mikorizas morfoloģijas apkopojums. M.I., mikorizu simbiozes intensitāte ballēs

Suga	Biotops	Hifu veids		Vezikulas	Arbuskulas	Citas struktūras	M.I.
		Arum	Paris				
<i>Alyssum gmelinii</i>	kāpas	+	+	reg.	smalki zarotas hifas	-	2
<i>Anthyllis maritima</i>	kāpas	-	+	reg.	-	-	2
<i>Aster tripolium</i>	sāļais mitrājs	+	-	reg., nereg. lipīdi	maz zarotas	-	4
<i>Atriplex calotheca</i>	liedags	+	-	reg., nereg.	-	veidojas sporas	3
<i>Blysmus rufus</i>	sāļais mitrājs	+	+	-	-	citū sēņu endofiti	1
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	liedags	+	+	nereg.	-	citū sēņu endofiti	3
<i>Carex ligerica</i>	sausā piejūras pļava	+	-	reg. lipīdi	-	-	2
<i>Carex reichenbachii</i>	kāpu mežs	+	-	nereg. lipīdi	-	citū sēņu endofiti	2
<i>Centaurium litorale</i>	kāpas, sausā piejūras pļava	+	-	reg. lipīdi	-	sporas	1
<i>Eryngium maritimum</i>	kāpas	-	+	reg. lipīdi	-	-	2
<i>Euphorbia palustris</i>	mitrā piejūras pļava	+	+	nereg.	smalki zarotas hifas	-	4
<i>Geranium molle</i>	sausā piejūras pļava	-	+	nereg. lipīdi	-	<i>Glomus tenue</i> līdzīgas struktūras, sporas	4
<i>Gypsophila paniculata</i>	kāpas, sausā piejūras pļava	+	-	reg., nereg.	-	citū sēņu endofiti	1
<i>Glaux maritima</i>	sāļais mitrājs	+	+	reg. lipīdi	smalki zarotas	-	2
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	sāļais mitrājs	+	+	reg., nereg.	smalki zarotas hifas	iekššūnas sporokarpi, <i>Glomus tenue</i> līdzīgas struktūras	3
<i>Juncus balticus</i>	liedags	+	-	reg., nereg. lipīdi	-	vezikulām līdzīgas struktūras ar „dzeloņiem”	2
<i>Juncus gerardi</i>	sāļais mitrājs	+	-	-	-	-	1
<i>Lathyrus maritimus</i>	kāpas	+	-	-	-	-	1
<i>Linaria loeselii</i>	kāpas	+	-	reg. lipīdi	-	-	2
<i>Phleum arenarium</i>	sausā piejūras pļava	+	-	reg.	-	citū sēņu endofiti	3
<i>Plantago maritima</i>	sāļais mitrājs	+	-	nereg. lipīdi	divu veidu hifu zarojumi	-	4
<i>Puccinellia capillaris</i>	sāļais mitrājs	+	-	reg., nereg.	-	sporas	1
<i>Ranunculus bulbosus</i>	sausā piejūras pļava	-	+	reg.	-	<i>Glomus tenue</i> līdzīgas struktūras, citū sēņu endofiti	3
<i>Silene borysthena</i>	kāpas, sausā piejūras pļava	-	+	reg., nereg.	-	-	1
<i>Spergularia salina</i>	sāļais mitrājs	+	+	-	-	-	1
<i>Tofieldia calyculata</i>	kāpu mežs	-	+	reg.	-	<i>Glomus tenue</i> līdzīgas struktūras	2
<i>Tragopogon heterospermus</i>	kāpas	+	-	reg., nereg. lipīdi	-	citū sēņu endofiti	3
<i>Trifolium fragiferum</i>	mitrā piejūras pļava, sāļais mitrājs	+	-	nereg. lipīdi	-	iekššūnas sporokarpi	3
<i>Triglochin maritimum</i>	sāļais mitrājs	+	-	reg. lipīdi	smalki zarotas hifas	-	1

rezerves vielu uzkrāšanos.

Trīs sugu – *Geranium molle*, *Ranunculus bulbosus* un *Tofieldia calyculata* – sakņu paraugos novēroja arbuskulārās mikorizas endofītam *Glomus tenue* līdzīgas struktūras, kuru uzskata par atšķirīgu no citām *Glomus* dzimtas sēņu sugām. Šīs struktūras veidojošās sēņu hifas bija smalkākas, nekā *Arum* vai *Paris* tipu veidojošajās arbuskulārās mikorizas sēņu hifām. No uzbiezīnātās hifas zarojās jaunas, kurām bija nevienmērīgi hifu paplašinājumi, kas līdzinājās maza izmēra vezikulām. Parāli arbuskulārās mikorizas simbiozei novēroja citas sēņu struktūras pētāmo augu saknēs. Sugu *Tragopogon heterospermus*, *Phleum arenarium*, *Ranunculus bulbosus*, *Gypsophila paniculata*, *Carex reichenbachii* sakņu paraugos bija citu sēņu endofīti.

Geranium molle sakņu paraugā novēroja vezikulu, kurai bija M veida izaugumi, kas līdzinājās „dzeloņiem”. Līdzīgas struktūras sauc par palīgķermeņiem, bet parasti vizuāli tie ir atšķirīgi no šajā paraugā konstatētās struktūras. Līdz ar to, palika atklāts jautājums par šīs struktūras dabu.

Kopumā augiem sausajos piejūras biotopos bija raksturīga zema arbuskulārās mikorizas intensitāte (4.1.1.-1. tabula). No 15 analizētajām sugām, četrām simbiozes intensitāte bija ļoti zema, septiņām – zema, trīs sugām – vidēja, bet tikai vienai sugai (*Geranium molle*) – augsta arbuskulārās mikorizas intensitāte visā sakņu sistēmā.

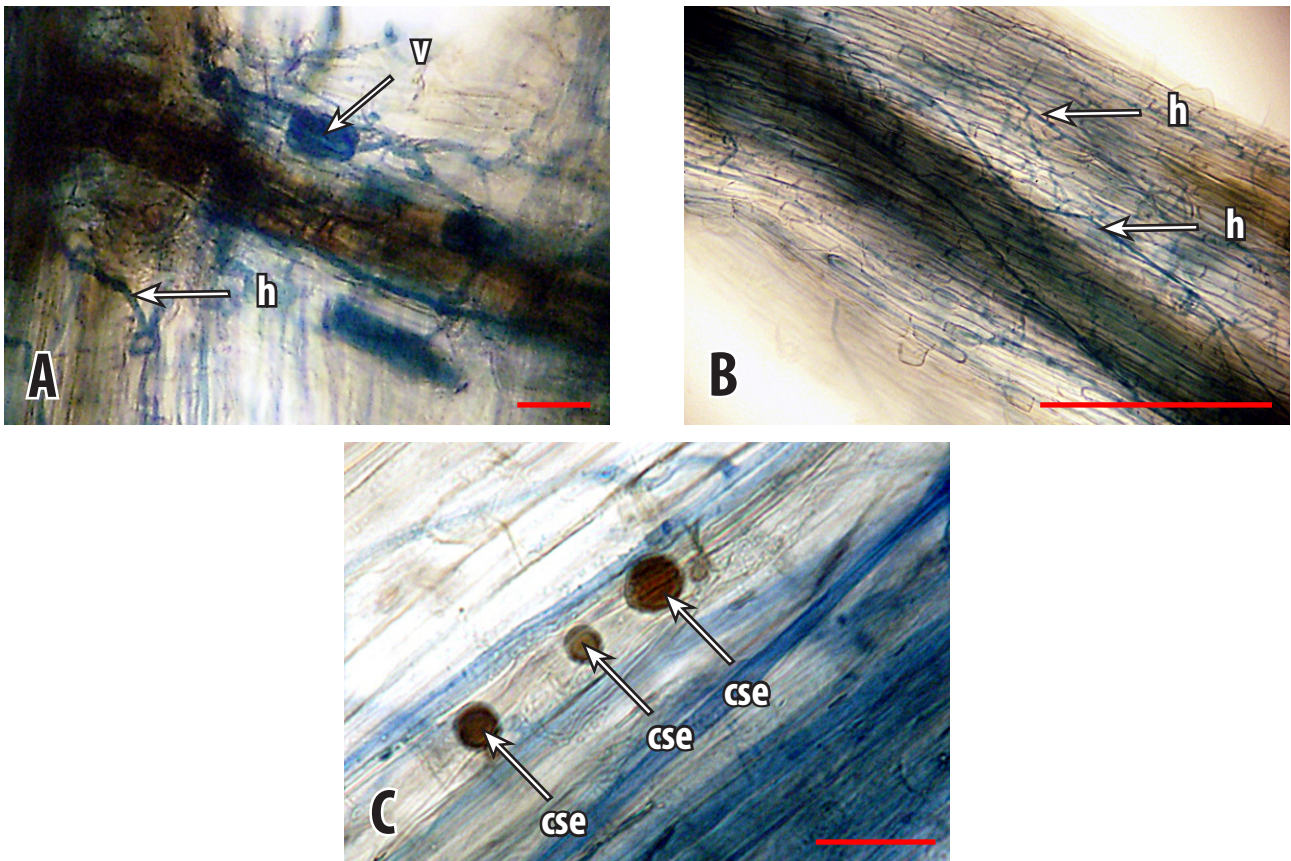
4.1.2. Liedags, sāļie mitrāji, mitrās piejūras pļavas

Ar mitrumu salīdzinoši labi un pārbagāti nodrošinātajos biotopos (liedags, mitra piejūras pļava, sāļais mitrājs) mikorizu simbiozi analizēja 14 tipiskām augu sugām.

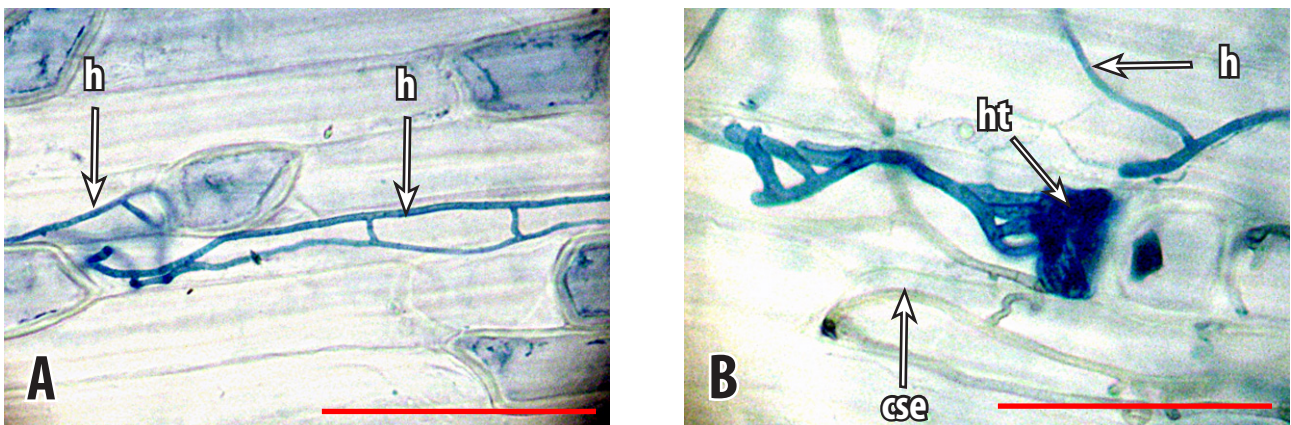
Pludmalē augošajam augam *Bolboschoenus maritimus* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas šķērsoja šūnas lineāri, kas raksturīgi *Arum* tipam (4.1.2.-1. attēls B). Hifas veidoja arī salīdzinoši nelielus hifu tinumus, kas raksturīgi *Paris* tipam (4.1.2.-1. attēls A). Vezikulām bija neregulāra forma (4.1.2.-1. attēls A). Arbuskulas *Bolboschoenus maritimus* sakņu fragmentos nenovēroja, toties bija redzami citu sēņu endofīti (4.1.2.-1. attēls C).

Sājā mitrāja auga *Blysmus rufus* arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija gan lineāras (4.1.2.-2. attēls A), gan veidoja hifu tinumus (4.1.2.-2. attēls B). Tādējādi, bija pārstāvēti abi (*Arum* un *Paris*) mikorizas tipi. Arbuskulas un vezikulas nekonstatēja, toties bija novērojama citu sēņu endofītu klātbūtne (4.1.2.-2. attēls B).

Pludmales auga *Juncus balticus* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas hifas bija lineāras, kas raksturīgi *Arum* tipam (4.1.2.-3. attēls A - C). Vezikulām bija gan regulāra, gan neregulāra forma, tajās novēroja lipīdu rezerves vielu uzkrājumus (4.1.2.-3. attēls A - C). Sakņu fragmentos novēroja vezikulām līdzīgas struktūras ar izaugumiem, kas atgādināja mazus „dzelonīšus” (4.1.2.-3. attēls D). Tās vizuāli bija līdzīgas arbuskulārās mikorizas palīgstruktūrām, tikai tās savā starpā nesaistīja sēņu hifas. Tādēļ palika atklāts jautājums, kas tās bija par struktūrām, jo tās nebija līdzīgas citu sēņu



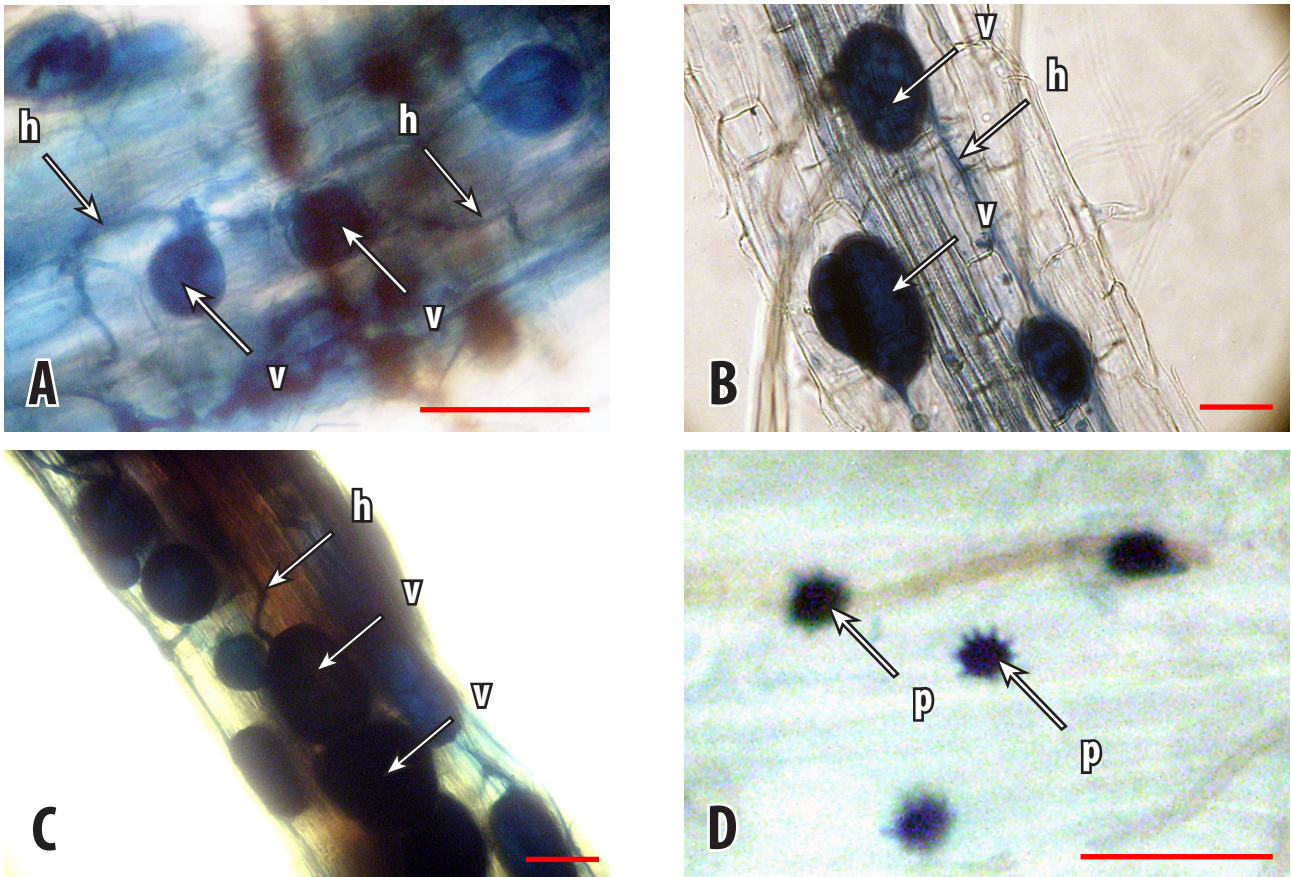
4.1.2.-1. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras liedaga auga *Bolboschoenus maritimus* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), citu sēņu endofīti (cse). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



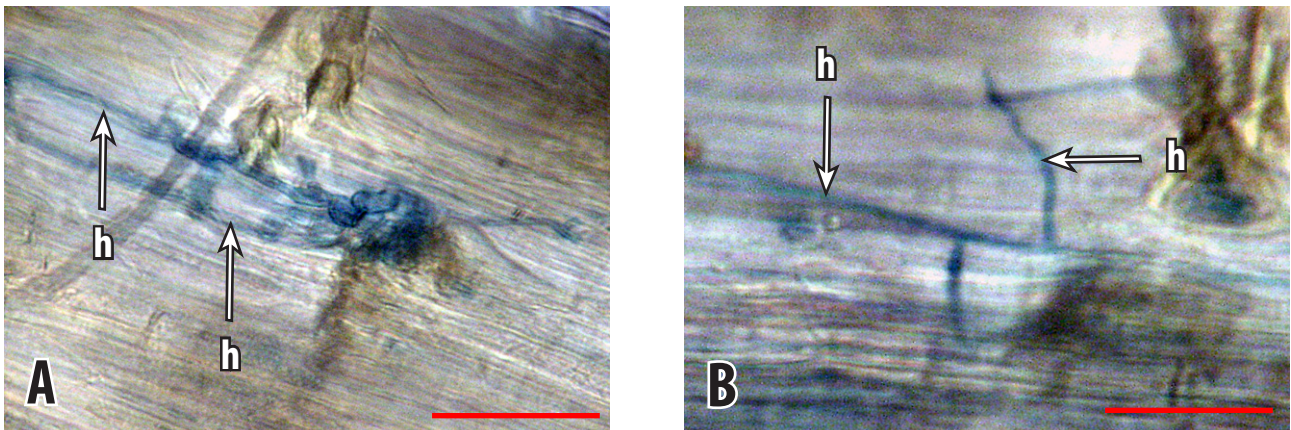
4.1.2.-2. attēls. Arbuskulārās mikorizas un citu sēņu endofītu struktūras sāļā mitrāja auga *Blysmus rufus* sakņu fragmentos. Hifas (h), hifu tinumi (ht), citu sēņu endofīti (cse). Nogriežņa garums 100 μm (A, B).

endofītiem. Arbuskulas *Juncus balticus* saknēs nenovēroja.

Sāļā mitrāja auga *Juncus gerardi* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija izvietotas lineāri starpšūnu telpā, kas raksturīgi *Arum* tipam (4.1.2.-4. attēls A, B). Vezikulas un arbuskulas sakņu paraugos nenovēroja.

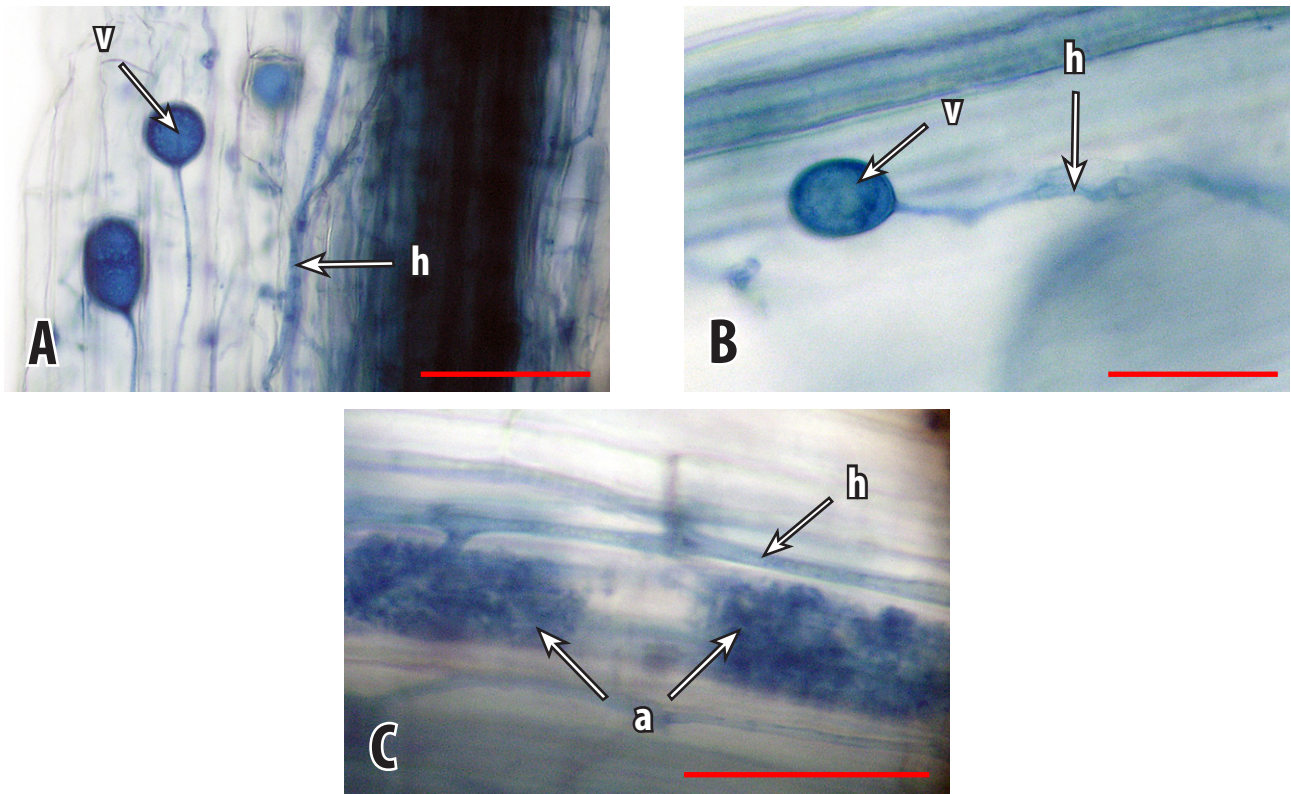


4.1.2.-3. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras pludmales auga *Juncus balticus* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), iespējamās palīgstruktūras (p). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D).

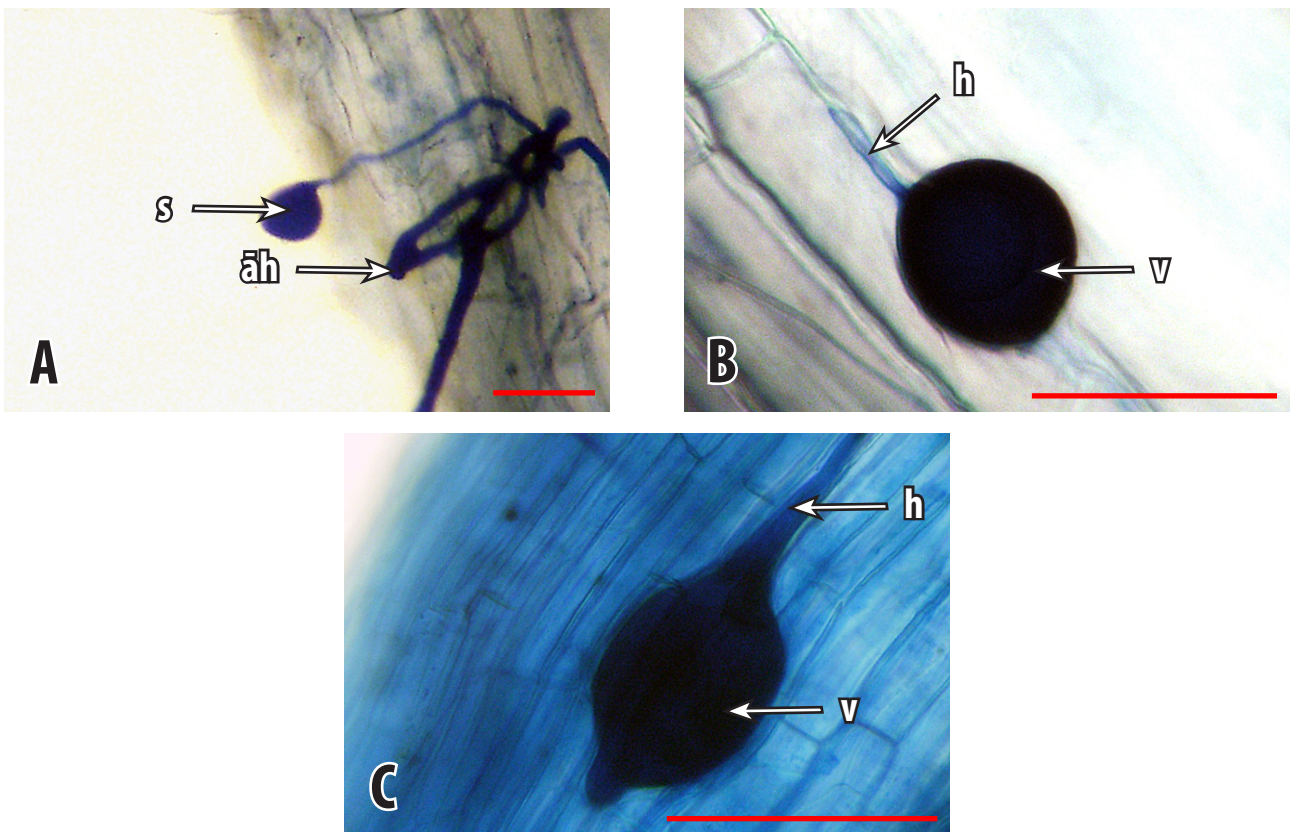


4.1.2.-4. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja auga *Juncus gerardi* sakņu fragmentos. Hifas (h). Nogriežņa garums 100 μm (A, B).

Sāļā mitrāja auga *Triglochin maritimum* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija lineāras, kas raksturīgs *Arum* tipam (4.1.2.-5. attēls A - C). Vezikulām bija raksturīga regulāra forma un lipīdu rezerves vielu ieslēgumi (4.1.2.-5. attēls A, B). Hifas bija izveidojušas smalki dihotomiski zarotas arbuskulas (4.1.2.-5. attēls C).



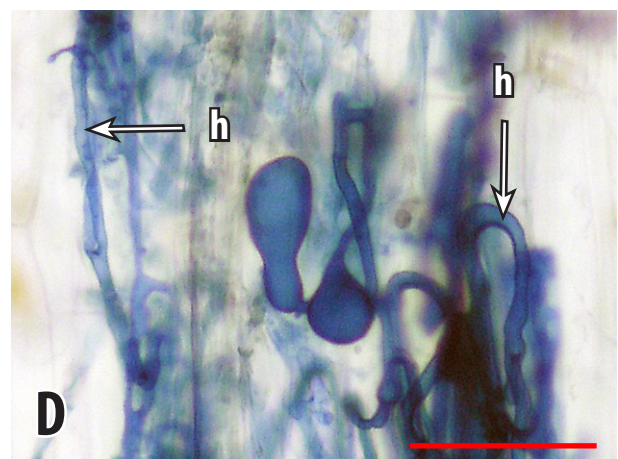
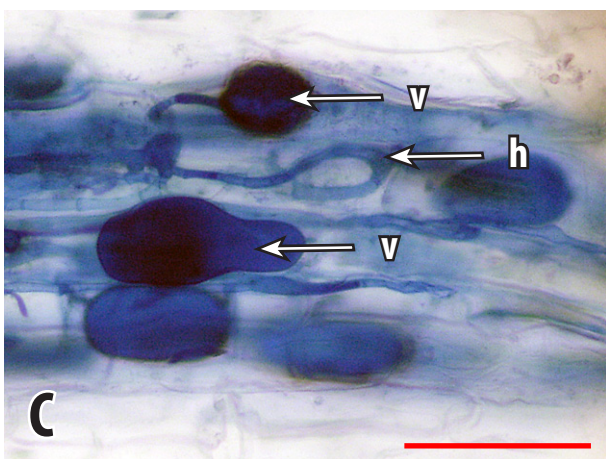
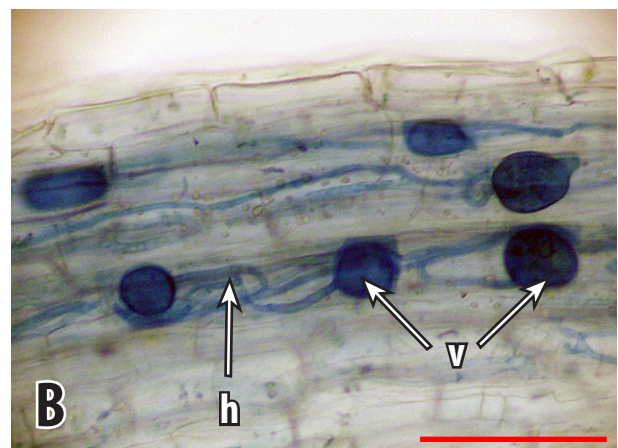
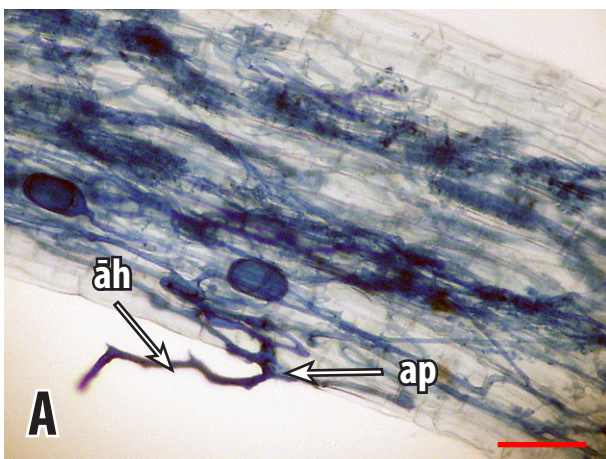
4.1.2.-5. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja augs *Triglochin maritimum* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), arbuskulas (a). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



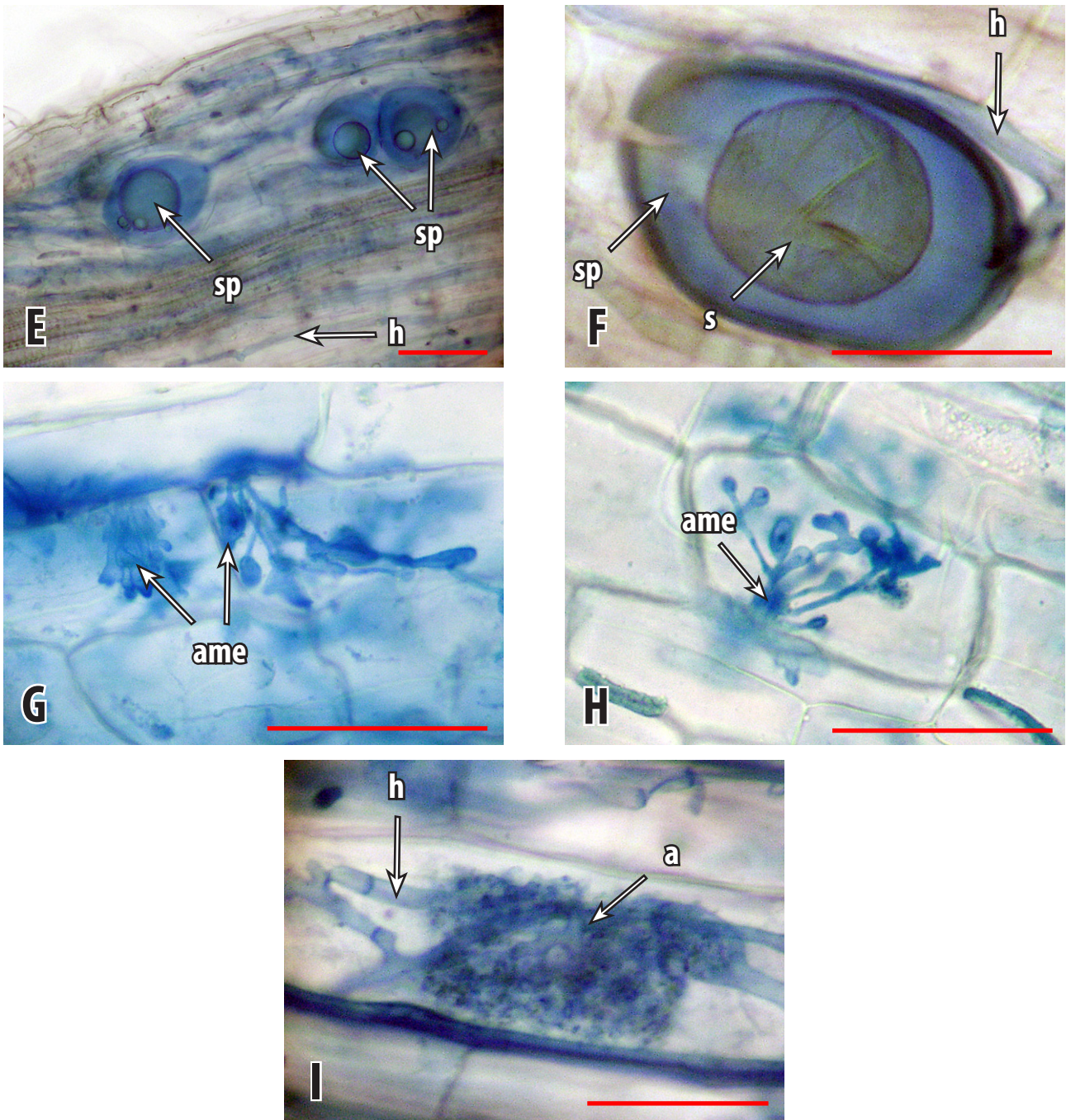
4.1.2.-6. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja sugas *Puccinellia capillaris* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), ārējās hifas (āh), spora (s). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).

Sājā mitrāja sugas *Puccinellia capillaris* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija lineāras, kas raksturo *Arum* tipu (4.1.2.-6. attēls A, B). Vezikulām bija gan regulāra, gan neregulāra forma (4.1.2.-6. attēls B, C). Novēroja vezikulā izveidojušos sporu (4.1.2.-6. attēls C). Arbuskulas sakņu fragmentos nekonstatēja.

Sāļo mitrāju auga *Hydrocotyle vulgaris* sakņu fragmentos novēroja gan lineāras, gan tinumus veidojošas arbuskulārās mikorizas sēņu hifas (4.1.2.-7. attēls A - F, I). Tādējādi, bija pārstāvēti abi (*Arum* un *Paris*) mikorizas tipi. Ārējā hifa (4.1.2.-7. attēls A) pēc apresorija izveidošanas iespaidās saknes mizas šūnās, no kurienes tā, dihotomiski zarojoties, kolonizēja sakni. Vezikulām bija gan regulāra (4.1.2.-7. attēls A, B), gan neregulāra forma (4.1.2.-7. attēls C - E). Dažas vezikulas bija pārveidojušās par iekšsūnas sporokarpiem (4.1.2.-7. attēls E, F), kuros izveidojās sporas. Arbuskulas bija veidotas no salīdzinoši garām un smalki zarotām hifām (4.1.2.-7. attēls I). Atsevišķos *Hydrocotyle vulgaris* sakņu fragmentos novēroja arī deformētas struktūras, kuras bija izveidojušās no uzbiezinātām hifām (4.1.2.-7. attēls G, H). Tām bija neregulāri hifu paplašinājumi, kas līdzinājās maza izmēra vezikulām. Deformētās struktūras aizņēma vienas šūnas telpu. Iespējams, ka tās bija sāls ietekmētas arbuskulāro mikorizu struktūru modifikācijas vai arī arbuskulārās mikorizas



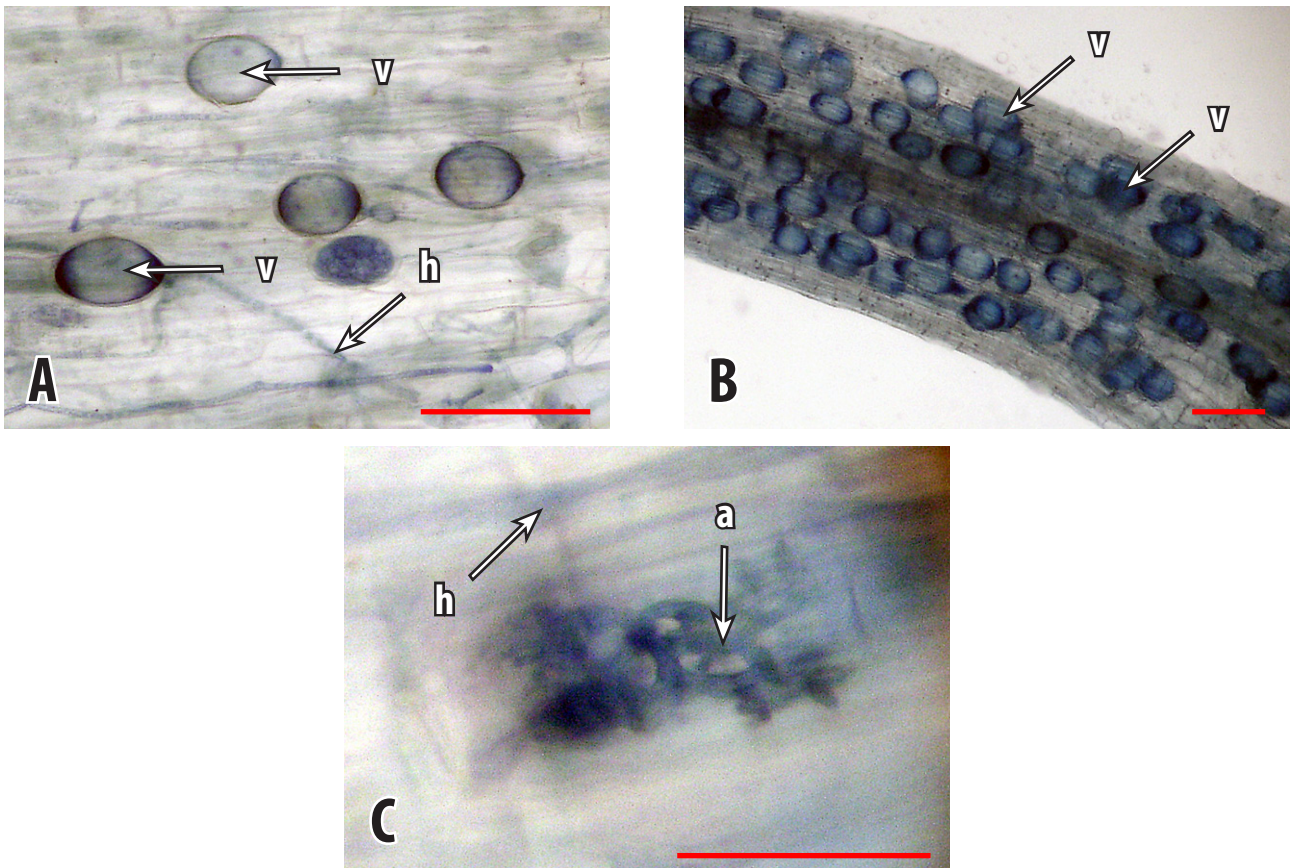
4.1.2.-7. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja sugas *Hydrocotyle vulgaris* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), ārējās hifas (āh), apresorijs (ap). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D).
turpinās nākamajā lappusē



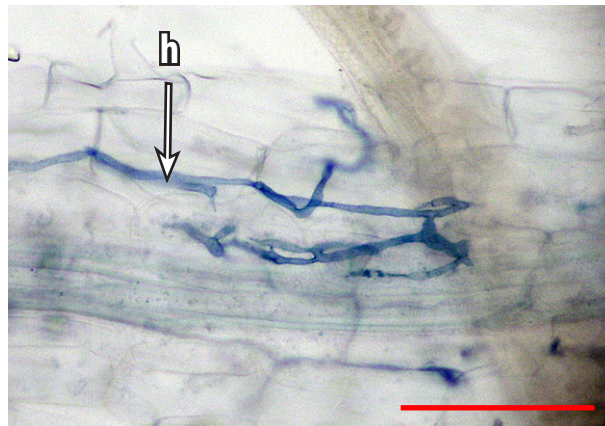
4.1.2.-7. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sājā mitrāja sugas *Hydrocotyle vulgaris* sakņu fragmentos. Hifas (h), sporas (s), sporokarpi (sp), arbuskulas (a), arbuskulārās mikorizas endofīti (ame). Nogriežņa garums 100 μm (E, F, G, H, I). turpinās no iepriekšējās lappuses

endofīts *Glomus tenue*.

Sājā mitrāja auga *Aster tripolium* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas šķērsoja šūnas starpšūnu telpā, tādēļ tās bija izvietotas lineāri (4.1.2.-8. attēls A). Šāds hifu veids raksturīgs *Arum* tipam. Vezikulām bija gan regulāra, gan neregulāra forma (4.1.2.-8. attēls A). Lipīdu rezerves vielas aizņēma lielāko daļu no vezikulu telpas, tādēļ vezikulu gali bija tumšāk iekrāsojušies (4.1.2.-8. attēls B). *Aster tripolium* sakņu fragmentos varēja novērot arbuskulas, kuras bija salīdzinoši maz zarotas (4.1.2.-8. attēls C).



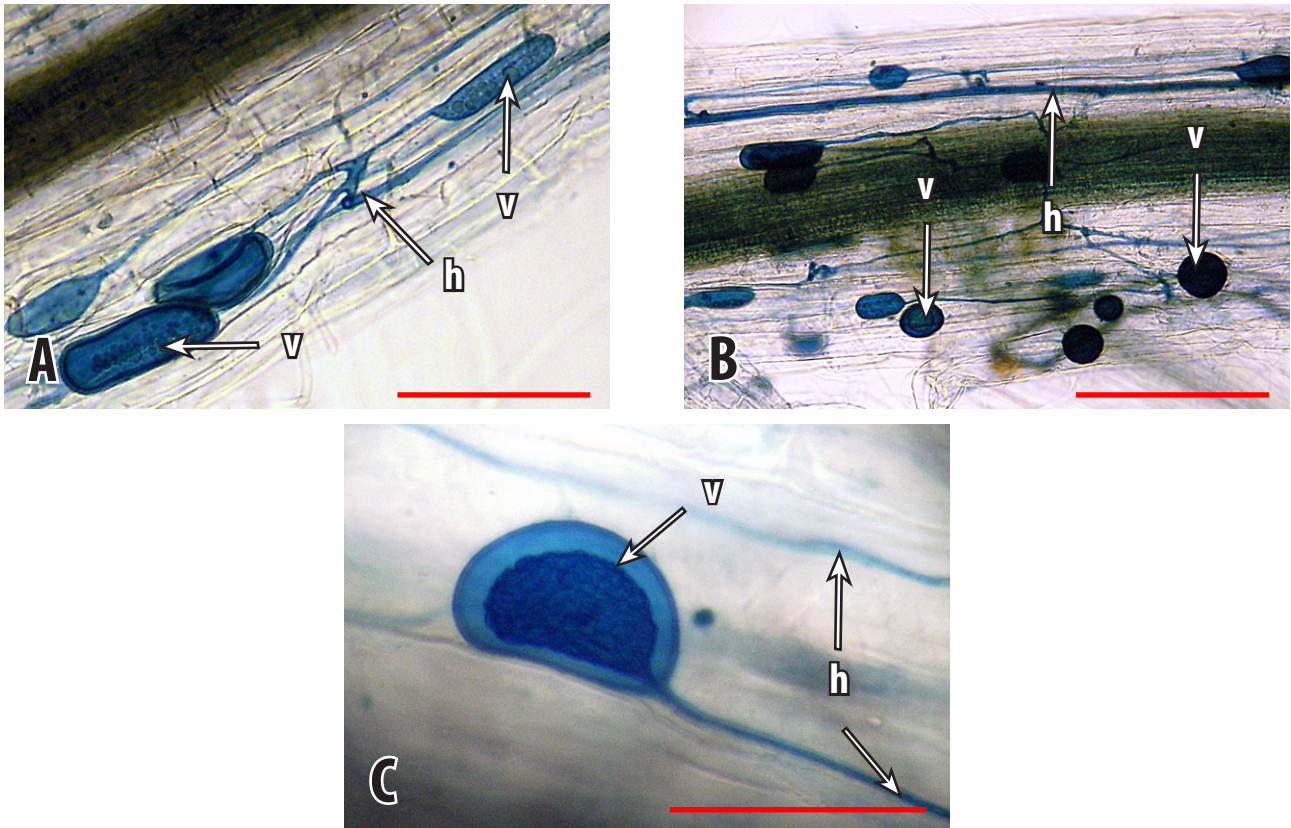
4.1.2.-8. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja auga *Aster tripolium* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), arbuskulas (a). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



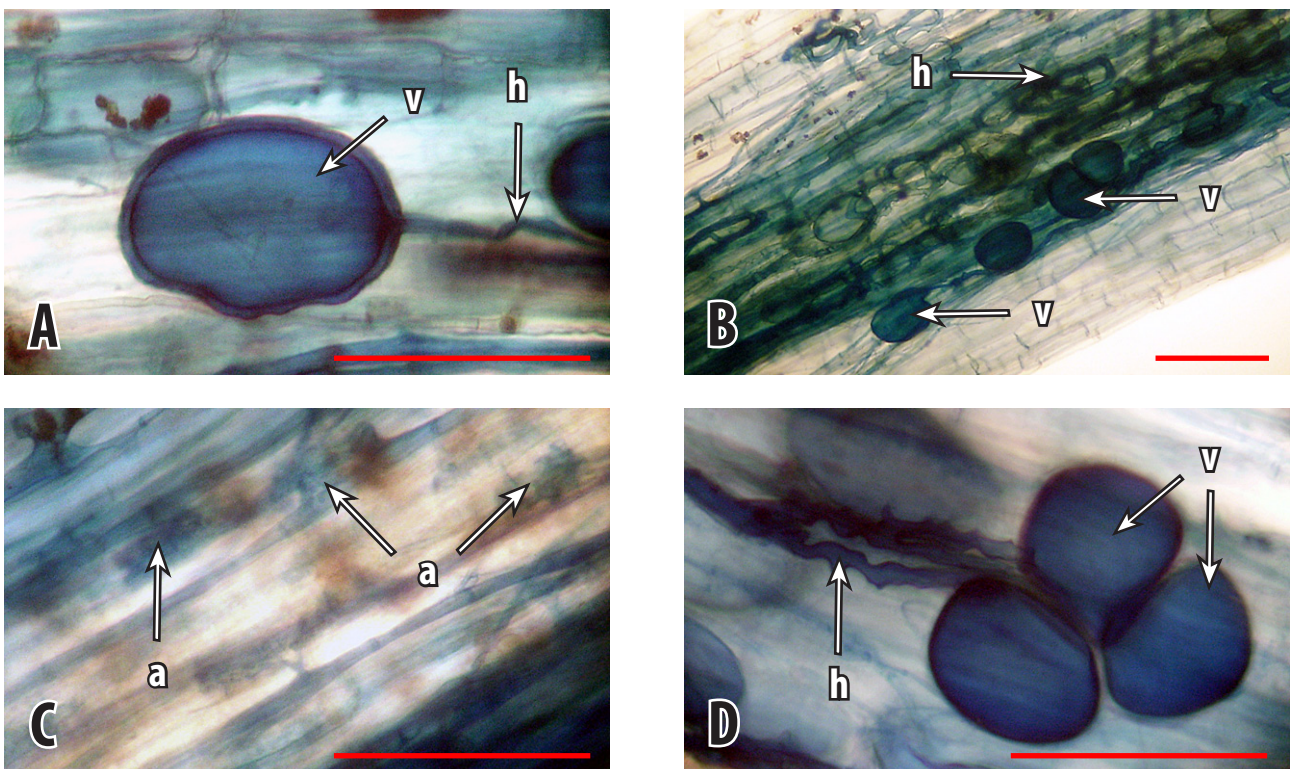
4.1.2.-9. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja auga *Spergularia salina* saknes fragmentā. Hifas (h). Nogriežņa garums 100 μm .

Sāļā mitrāja auga *Spergularia salina* saknēs novēroja gan lineāras arbuskulārās mikorizas sēņu hifas, gan hifas, kas veidoja nelielus tinumus (9. attēls), atbilstoši *Arum* un *Paris* mikorizas tipiem. Citas arbuskulārās mikorizas struktūras vai citu sēņu struktūras sakņu fragmentos nenovēroja.

Pludmales auga *Atriplex calotheca* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas lineāri šķērsoja šūnas, kas raksturīgi *Arum* tipam (4.1.2.-10. attēls A - C). Vezikulām bija gan regulāra, gan



4.1.2.-10. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras pludmales auga *Atriplex calotheca* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



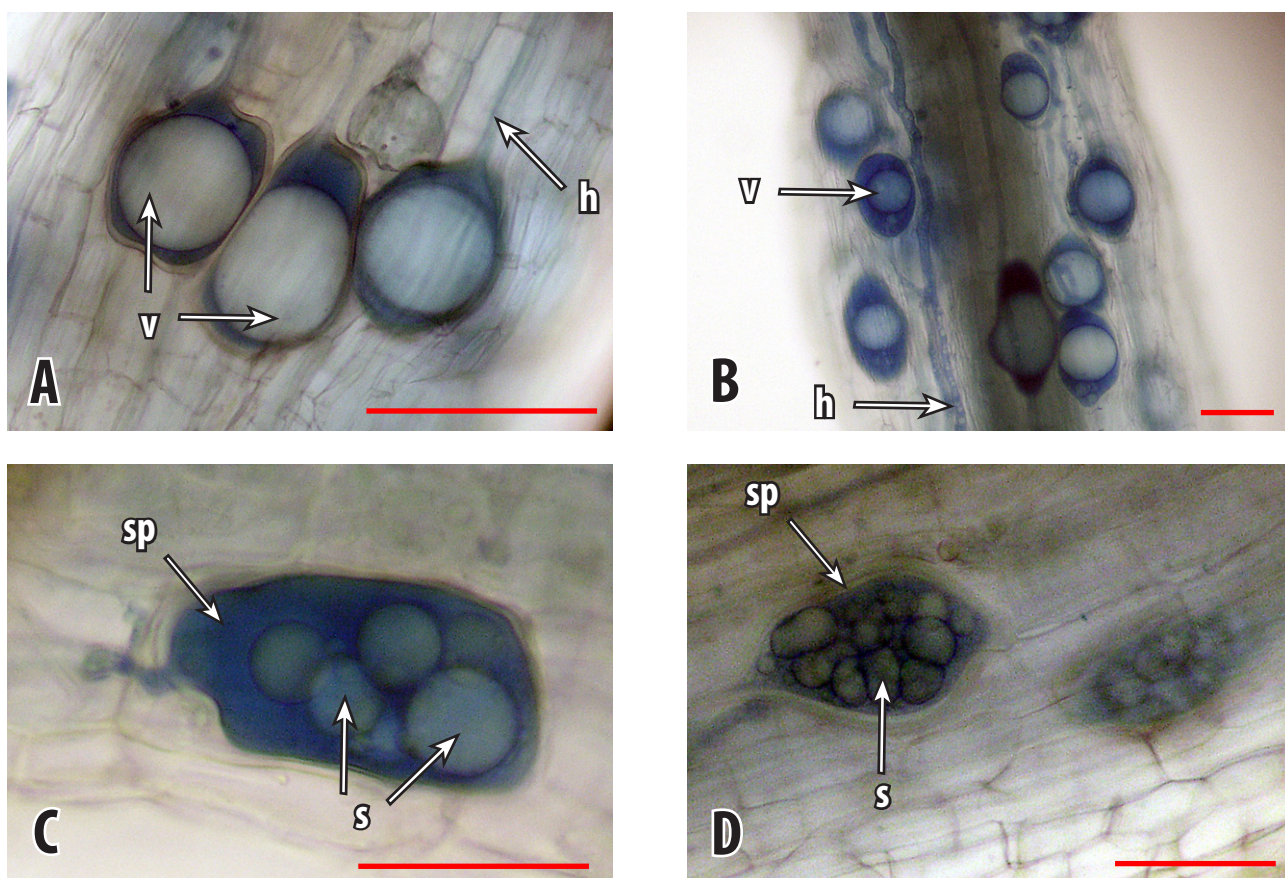
4.1.2.-11. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras mitras piejūras pļavas auga *Euphorbia palustris* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), arbuskulas (a). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D).

neregulāra forma (4.1.2.-10. attēls A - C). Iespējams, ka no vezikulas (4.1.2.-10. attēls C) izveidosies spora, jo tajā varēja novērot paaugstinātu lipīdu daudzumu. Arbuskulas *Atriplex calotheca* sakņu paraugos nenovēroja.

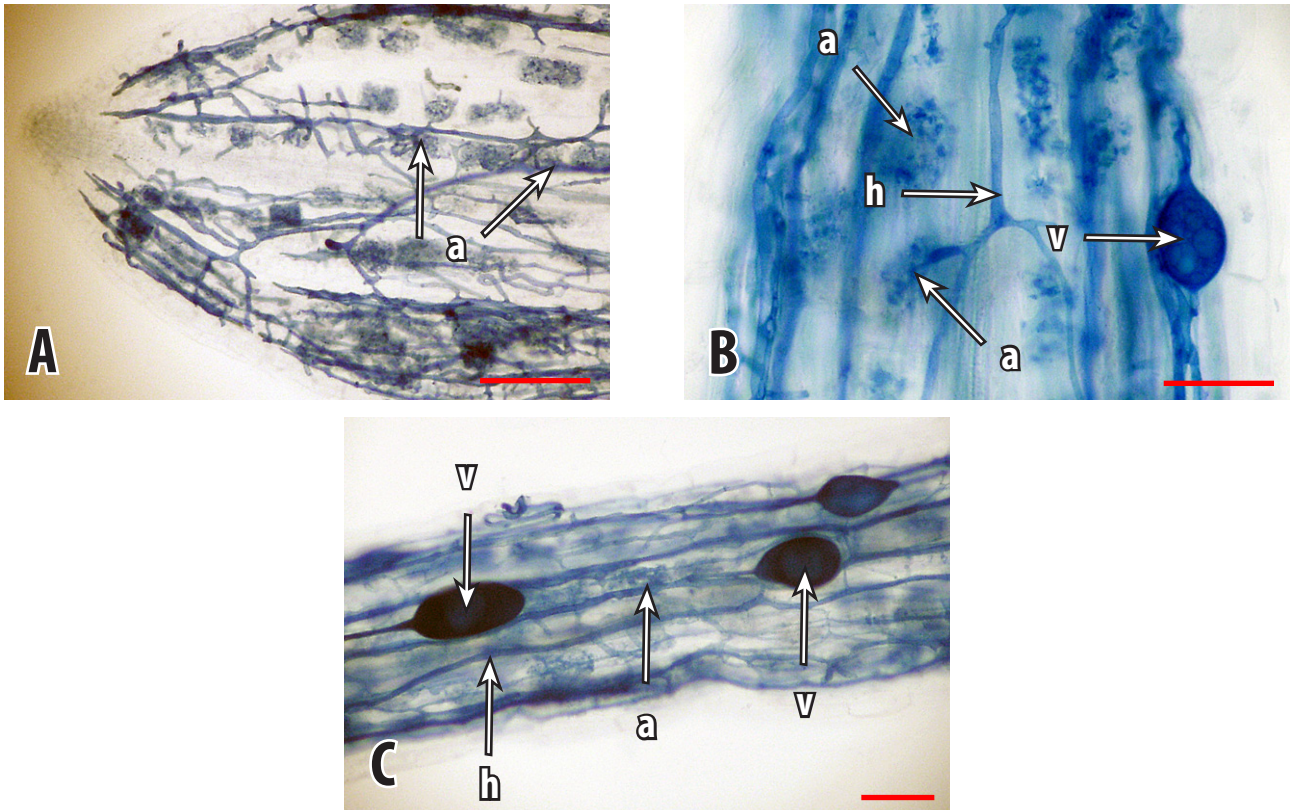
Mitras piejūras pļavas augs *Euphorbia palustris* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas gan šķērsoja šūnas lineāri (4.1.2.-11. attēls C), kas raksturīgi *Arum* tipam, gan arī veidoja hifu tinumus (4.1.2.-11. attēls B), kas atbilda *Paris* tipam. Vezikulām bija neregulāra forma (4.1.2.-11. attēls A, B, D). Sakņu fragmentos novēroja arī arbuskulas, kuras veidoja smalki zarotas hifas (4.1.2.-11. attēls C).

Sālā mitrāja un mitras piejūras pļavas augs *Trifolium fragiferum* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija izvietotas lineāri, kas atbilda *Arum* tipam (4.1.2.-12. attēls A, B). Vezikulām bija raksturīga neregulāra forma (4.1.2.-12. attēls A, B). Vezikulās varēja novērot lipīdu uzkrāšanos. Vezikulas izveidojās par iekššūnas sporokarpjiem (4.1.2.-12. attēls C, D), kuros attīstījās jaunas sporas. Arbuskulas un citu sēņu struktūras *Trifolium fragiferum* sakņu paraugos nenovēroja.

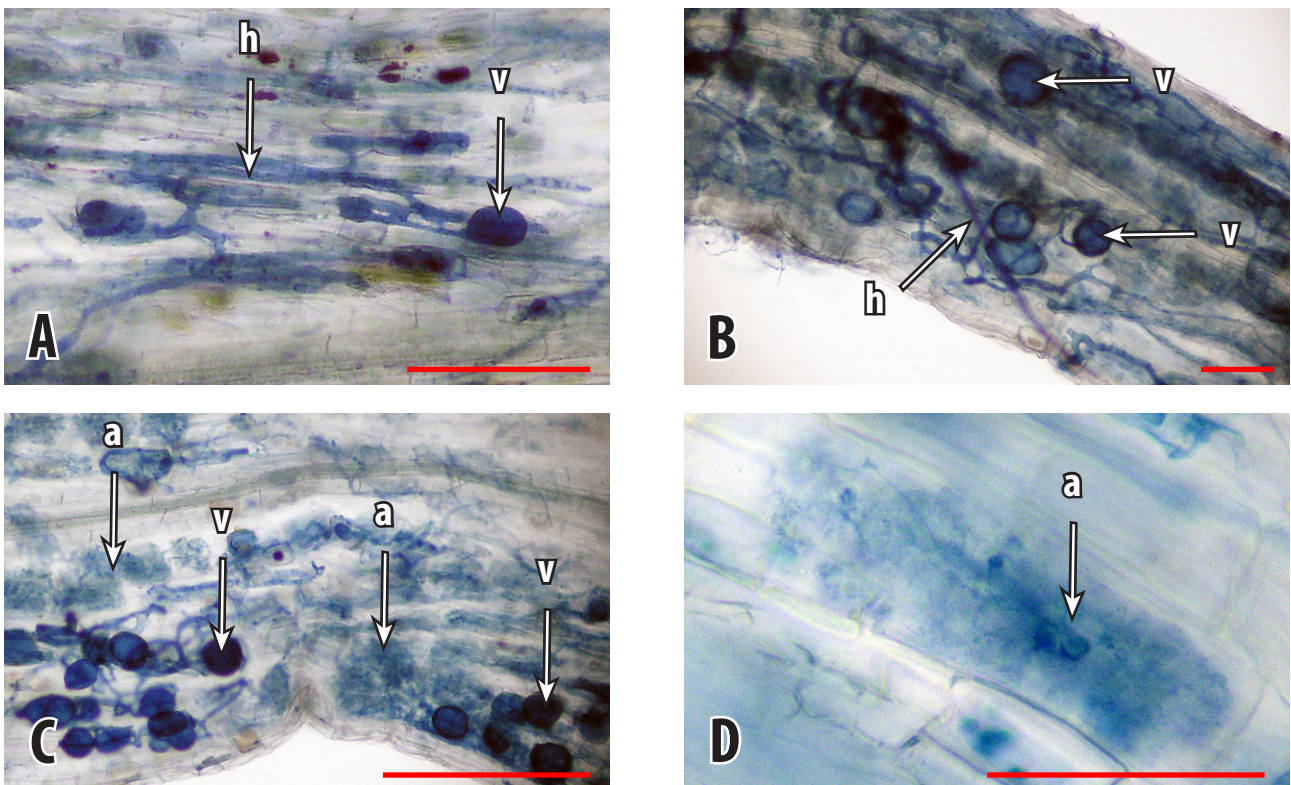
Sālā mitrāja augs *Plantago maritima* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu hifas bija lineāras, kas atbilda *Arum* tipam (4.1.2.-13. attēls A - C). Vezikulām bija neregulāra forma (4.1.2.-13. attēls B, C). Dažādos sakņu paraugos varēja novērot morfoloģiski atšķirīgas arbuskulu struktūras.



4.1.2.-12. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sālā mitrāja un mitras piejūras pļavas augs *Trifolium fragiferum* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), spora (s), sporokarps (sp). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D).



4.1.2.-13. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja auga *Plantago maritima* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), hifas (h), arbuskulas (a). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C).



4.1.2.-14. attēls. Arbuskulārās mikorizas struktūras sāļā mitrāja auga *Glaux maritima* sakņu fragmentos. Vezikulas (v), mikorizas sēņu hifas (h), arbuskulas (a). Nogriežņa garums 100 μm (A, B, C, D).

Daļā sakņu fragmentu hifas bija smalki un bagātīgi zarotas (4.1.2.-13. attēls A, C). Citos sakņu fragmentos sazarotās hifas bija ievērojami īsākas (4.1.2.-13. attēls B).

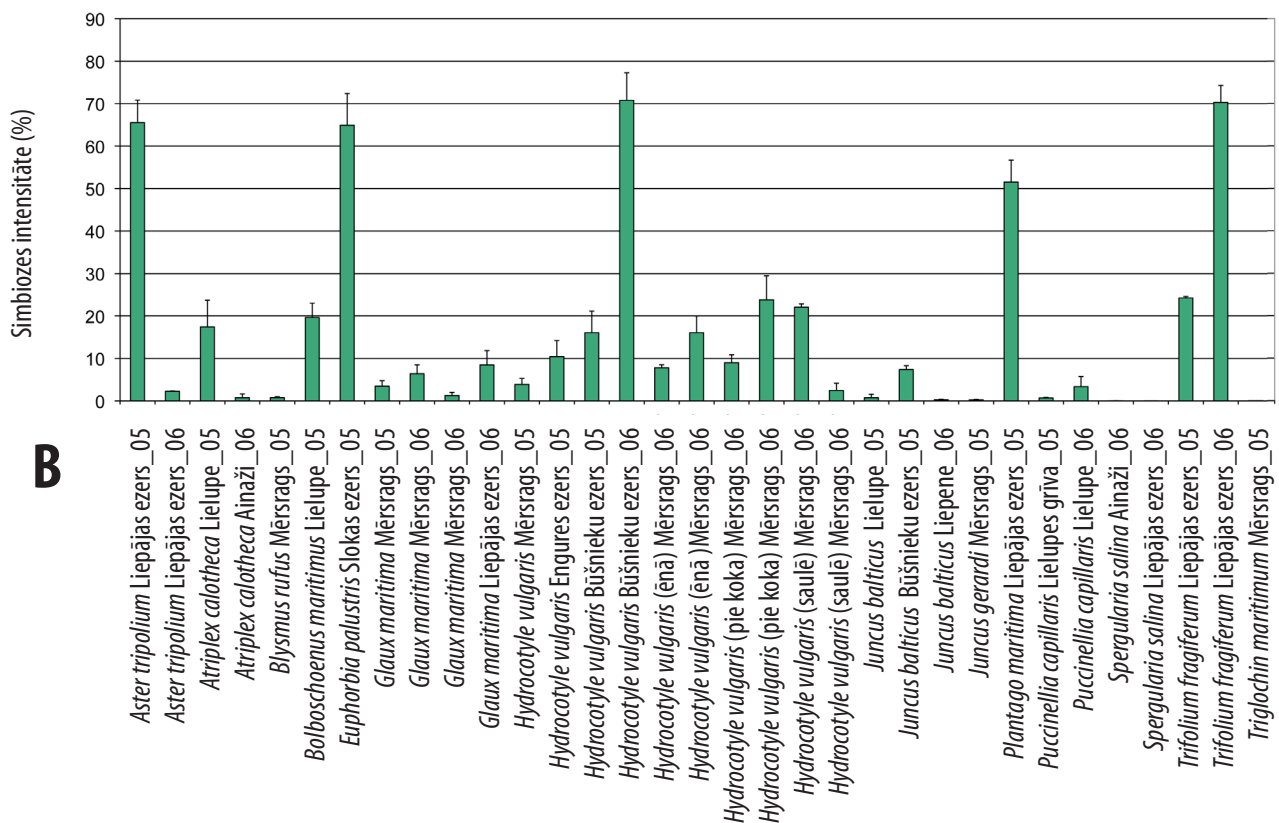
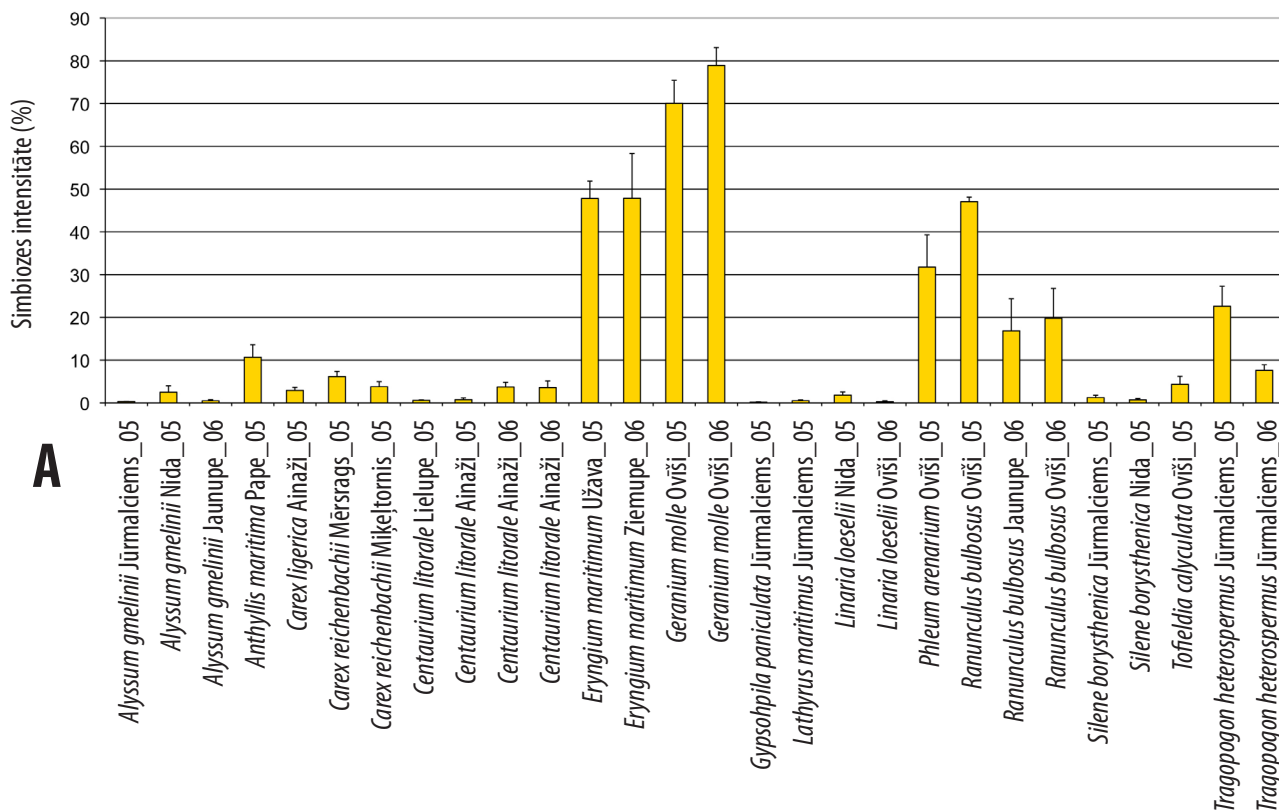
Sājā mitrāja auga *Glaux maritima* sakņu fragmentos arbuskulārās mikorizas sēņu struktūras atbilda gan *Arum* (lineāras hifas, 4.1.2.-14. attēls A, D), gan *Paris* (hifu timumi, 4.1.2.-14. attēls B, C) tipiem. Vezikulām bija regulāra forma (4.1.2.-14. attēls A - C). Atsevišķos sakņu paraugos vezikulu gali bija tumšāk iekrāsojušies, kas liecināja par ievērojamu lipīdu uzkrāšanos (4.1.2.-14. attēls B). Arbuskulas *Glaux maritima* sakņu paraugos bija izveidotas no smalki dihotomiski sazarotām hifām (4.1.2.-14. attēls C, D).

Jūras piekrastes biotopu augu mikorizu simbiozes morfoloģijas apkopojums dots 4.1.1.-1. tabulā. Mitrajos piejūras biotopos visos 14 augu sugu paraugos novēroja arbuskulārās mikorizas sēņu hifu lineāru augšanu sakņu audu starpšūnu telpā jeb arbuskulārās mikorizas *Arum* tipu. Sešām sugām – *Bolboschoenus maritimus*, *Blysmus rufus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Spergularia salina*, *Euphorbia palustris*, *Glaux maritima* – līdztekus *Arum* tipam konstatēja arī *Paris* tipu, kad arbuskulārās mikorizas sēņu hifas veidoja hifu tinumus. Sugām *Juncus balticus*, *Puccinellia capillaris*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Aster tripolium*, *Atriplex calotheca* sakņu paraugos bija gan regulāras, gan neregulāras formas vezikulas. Tikai regulāras formas vezikulas bija sastopamas *Triglochin maritimum* un *Glaux maritima* sakņu paraugos. Savukārt, tikai neregulāras formas vezikulas bija *Bolboschoenus maritimus*, *Euphorbia palustris*, *Trifolium fragiferum*, *Plantago maritima* sugu augu saknēs. Vezikulu lipīdu uzkrājumus novēroja pēc spilgtāk iekrāsotiem galiem *Juncus balticus*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima* sakņu paraugos. Īpaši daudz lipīdu uzkrājumu novēroja *Aster tripolium*, *Trifolium fragiferum* un *Glaux maritima* sakņu paraugu vezikulās. *Hydrocotyle vulgaris* un *Trifolium fragiferum* saknēs vezikulas bija attīstījušās par iekššūnas sporokarpiem, kuros veidojās jaunas sporas. Savukārt, ārējo sporu veidošanos varēja novērot *Puccinellia capillaris* sakņu paraugā.

Mitro piejūras biotopu augu saknēs arbuskulārās mikorizas struktūras – arbuskulas – bija smalki zarotas *Triglochin maritimum*, *Euphorbia palustris* un *Glaux maritima* sugu sakņu paraugos. Garas un smalki zarotas arbuskulas bija raksturīgas *Hydrocotyle vulgaris* saknēm. Mazāk zarotas arbuskulas bija *Aster tripolium* sakņu paraugos. Divus arbuskulu zarojumu veidus vienlaicīgi novēroja *Plantago maritima* sakņu paraugos. Pārējos astoņos pētāmajos paraugos arbuskulas nenovēroja.

Arbuskulārās mikorizas sēņu endofītam *Glomus tenue* līdzīga struktūra bija vērojama *Hydrocotyle vulgaris* sakņu paraugos. Savukārt, *Juncus balticus* saknēs novēroja vezikulām līdzīgas struktūras ar V veida izaugumiem. Tās kopā nesaistīja hifas, tādēļ tās nevarēja būt palīgšūnas. Palika atklāts jautājums par šo struktūru funkcionālo piederību. Paralēli dažādām arbuskulārās mikorizas struktūrām novēroja sēņu endofītus *Bolboschoenus maritimus* un *Blysmus rufus* sakņu paraugos. Septiņos pētāmajos paraugos nenovēroja citas struktūras.

Kopumā mitrajos piejūras biotopos raksturīga izteikta arbuskulārās mikorizas intensitātes polarizācija (4.1.1.-1. tabula). Pusei no paraugiem bija ļoti zema vai zema mikorizas intensitāte.



4.1.2.-15. attēls. Mikorizu simbiozes intensitāte sauso (A) un mitro (B) piejūras biotopu sugām dažādās atradnēs 2005. un 2006. gadā.

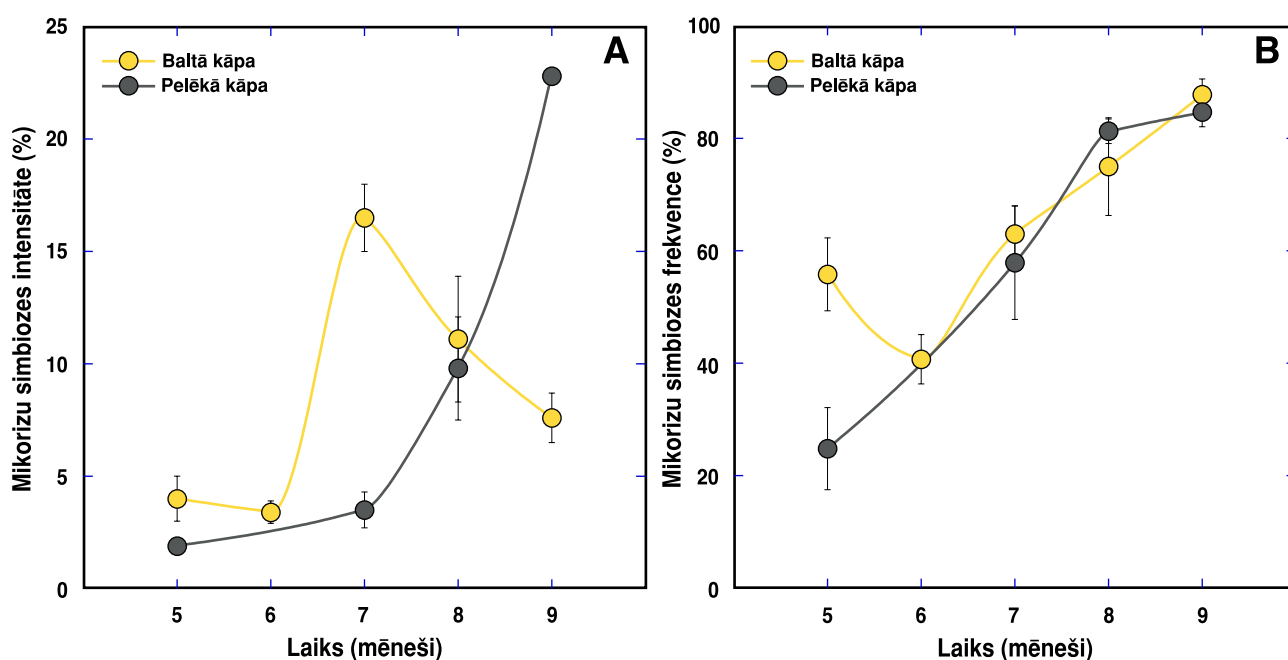
Savukārt, otrai daļai bija vidēja un augsta arbuskulārās mikorizas intensitāte. Visaugstāko mikorizu simbiozes intensitāti starp mitro piejūras biotopu sugām novēroja *Aster tripolium*, *Euphorbia palustris* un *Plantago maritima* saknēs.

Lai pārlicinātos, vai vienas sugas augu mikorizas intensitāte mainās dažādās atradnēs un atšķirīgu apstākļu ietekmē, kā arī dažādās veģetācijas sezonās, atsevišķi analizēja salīdzinoši sauso un salīdzinoši mitro piekrastes biotopu augu sugu simbiozes pakāpi saknēs (4.1.2.-15. attēls). Lielākajai daļai sauso biotopu sugu (kāpas, sausa piejūras pļava) bija salīdzinoši nelielas mikorizu simbiozes intensitātes atšķirības pa gadiem un starp dažādām atradnēm, kas nepārsniedza bioloģiskās izklīdes robežas (4.1.2.-15. attēls A). Vienīgi sugām *Ranunculus bulbosus* un *Tragopogon heterospermus* šīs atšķirības pārsniedza 50 %. Pretstatā tam, vairākām salīdzinoši mitro piekrastes biotopu augu sugām mikorizu simbiozes intensitāte ievērojami atšķīrās pa gadiem un vietās ar dažādiem mikrovides apstākļiem. Tādas sugas bija *Aster tripolium*, *Atriplex calotheca*, *Glaux maritima*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Juncus balticus*, *Trifolium fragiferum* (4.1.2.-15. attēls B). Šādi rezultāti varētu liecināt par lielāku vides apstākļu heterogenitāti salīdzinoši mitrajos piejūras biotopos.

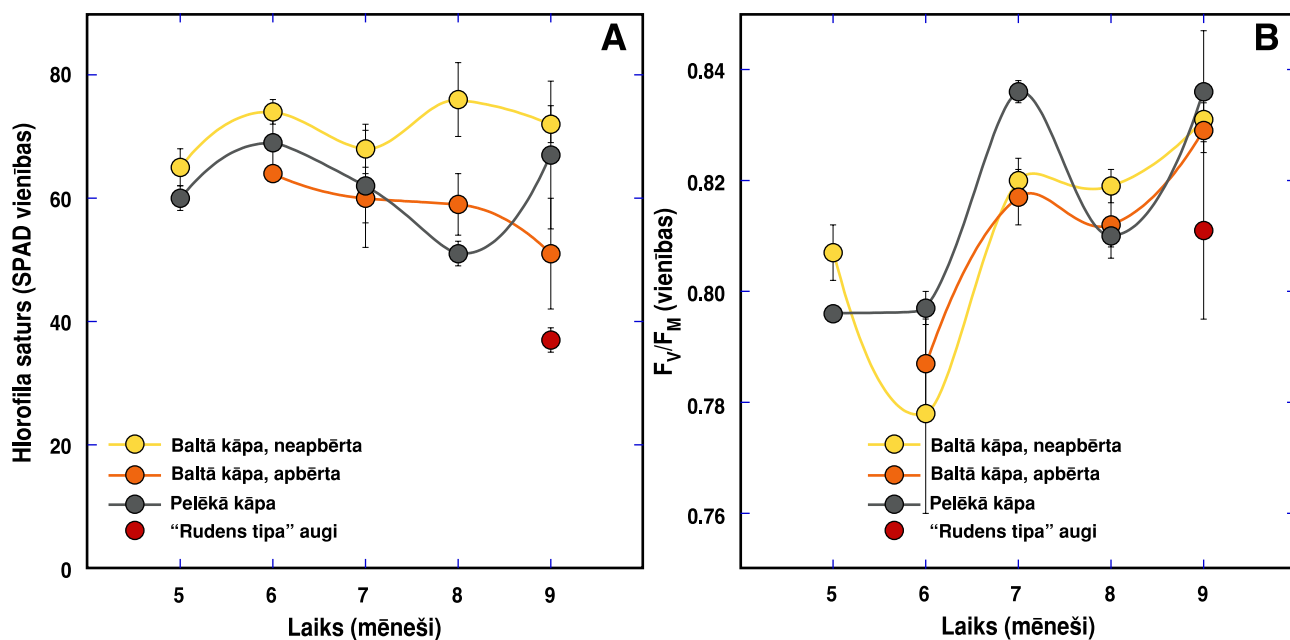
4.2. Mikorizu simbiozes dinamika kāpu augiem saistībā ar augu vitalitāti

4.2.1. *Alyssum gmelinii* baltajās un pelēkajās kāpās

Mikorizu simbiozes intensitātes sezonālo izmaiņu iespējamo saistību ar adaptācijām apbēršanai ar smiltīm kāpās pētīja gan baltajās, gan pelēkajās kāpās sastopamajam augam *Alyssum gmelinii*.

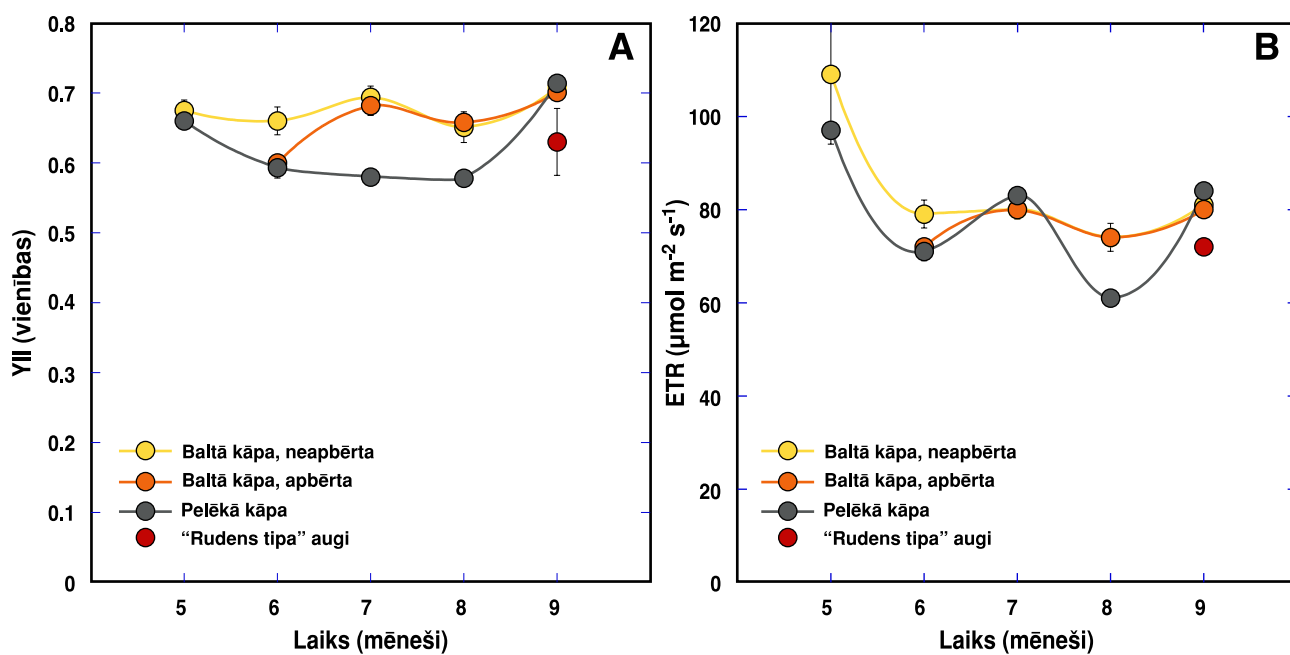


4.2.1.-1. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (A) un frekvences (B) sezonālā dinamika *Alyssum gmelinii* saknēs divos parauglaukumos (dzeltenie simboli – baltajās kāpās; pelēkie simboli – pelēkajās kāpās) Baltijas jūras piekrastē pie Užavas. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

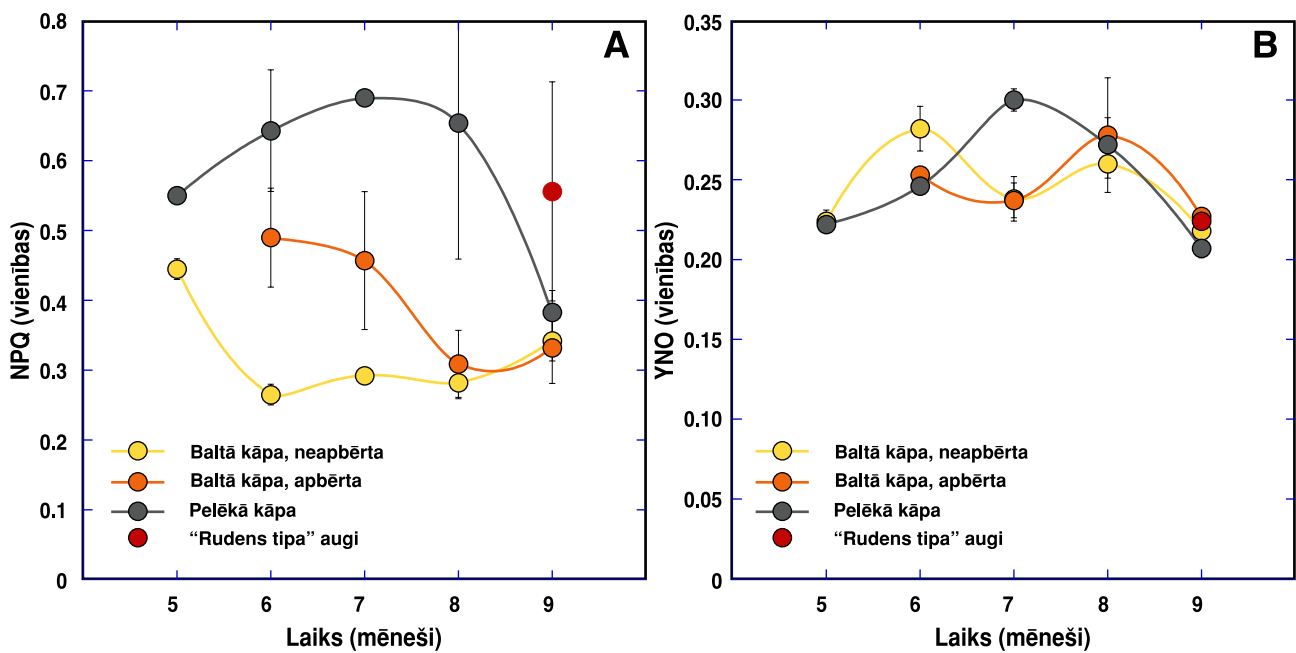


4.2.1.-2. attēls. Hlorofila satura (A) un F_v/F_m (B) sezonālā dinamika *Alyssum gmelinii* lapās Baltijas jūras piekrastē pie Užavas. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

Apbēršanas ietekmē ievērojami mainījās augu morfoloģija un tie veidoja jaunus, aktīvi augošus lapotos dzinumus, kuri intensīvi apsakņojās. Tā rezultātā, izveidojās klonālajiem augiem līdzīga struktūra. Mikorizu simbiozes analīze tomēr parādīja, ka balto kāpu indivīdiem apbēršana nesēnā pagātnē ar smiltīm neatstāj ietekmi uz simbiozes parametriem, arī gan mikorizu intensitātes, gan frekvences dinamika ir ievērojami līdzīga baltajās un pelēkajās kāpās augošajiem *Alyssum gmelinii*



4.2.1.-3. attēls. YII (A) un ETR (B) sezonālā dinamika *Alyssum gmelinii* lapās Baltijas jūras piekrastē pie Užavas. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.



4.2.1.-5. attēls. NPQ (A) un YNO (B) sezonālā dinamika *Alyssum gmelinii* lapās Baltijas jūras piekrastē pie Užavas. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

augiem (4.2.1.-1. attēls). Balto kāpu augiem sezonas vidū (jūlijā) bija novērojama statistiski būtiski augstāka mikorizu simbiozes intensitāte, kas strauji samazinājās sezonas otrajā daļā, kamēr pelēko kāpu augiem tā turpināja palielināties.

Ar fotosintēzi saistīto fizioloģisko parametru analīze parādīja, ka mikrovides apstākļi minimāli ietekmē *Alyssum gmelinii* fizioloģiskos procesus, pretstatā to ievērojamai ietekmei uz augu morfoloģiju. Lapu hlorofila saturs bija būtiski augstāks neapbērtiem balto kāpu indivīdiem tikai augustā (4.2.1.-2. attēls A). Līdzīgi tam, lielākā daļa fotosistēmas II fotoķīmijas rādītāju augu lapās sezonas laikā mainījās vienādi gan apbērtiem, gan neapbērtiem balto kāpu un pelēko kāpu *Alyssum gmelinii* indivīdiem. Potenciālās kvantu efektivitātes rādītāja F_v/F_m vērtības (ap 0.8 un zemāk) sezonas sākumā maijā un jūnijā gan liecināja, ka visiem augiem, neatkarīgi no to augšanas vietas, raksturīga nelabvēlīgu apstākļu izraisīta fotosintēzes fotoinhibēšana (4.2.1.-2. attēls). Savukārt, fotosintēzes kvantu iznākuma rādītāja $Y(II)$ izmaiņas sezonas laikā parādīja nelielu, bet būtisku fotosintēzes fotoķīmijas efektivitātes samazinājumu pelēkās kāpas indivīdiem no jūlija līdz augustam (4.2.1.-3. attēls A), bet šāds izmaiņu raksturs nebija novērojams attiecībā uz relatīvo elektronu transporta ātrumu fotosistēmā II (ETR, 4.2.1.-3. attēls B). Augšanas mikrovides apstākļi neatstāja būtisku ietekmi arī uz gaismas netakarīgo nefotoķīmisko enerģijas izkliedi [Y(NO), 4.2.1.-4. attēls B]. Turpretī, statistiski būtiskas un salīdzinoši ievērojamas augšanas apstākļu atkarīgās sezonālās izmaiņas varēja novērot nefotoķīmiskās enerģijas izkļedes gaismas atkarīgajam komponentam jeb termiskās izkļedes rādītājam NPQ (4.2.1.-5. attēls). Apbērtajiem *Alyssum gmelinii* indivīdiem NPQ vērtības bija ievērojami paaugstinātas sezonas sākumā no jūnija līdz jūlijam, salīdzinot

ar neapbērtajiem balto kāpu augiem, liecinot par būtisku fotoķīmiskās aizsardzības kapacitātes indukciju apbēšanas rezultātā. Interesanti, ka pelēko kāpu indivīdiem NPQ līmenis bija vēl augstāks visā sezonas laikā, izņemot septembri, kad šī parametra vērtības izlīdzinājās visiem augiem, izņemot „rudens tipa“ indivīdus baltajās kāpās, kur NPQ sagalabājās salīdzinoši augstākā līmenī.

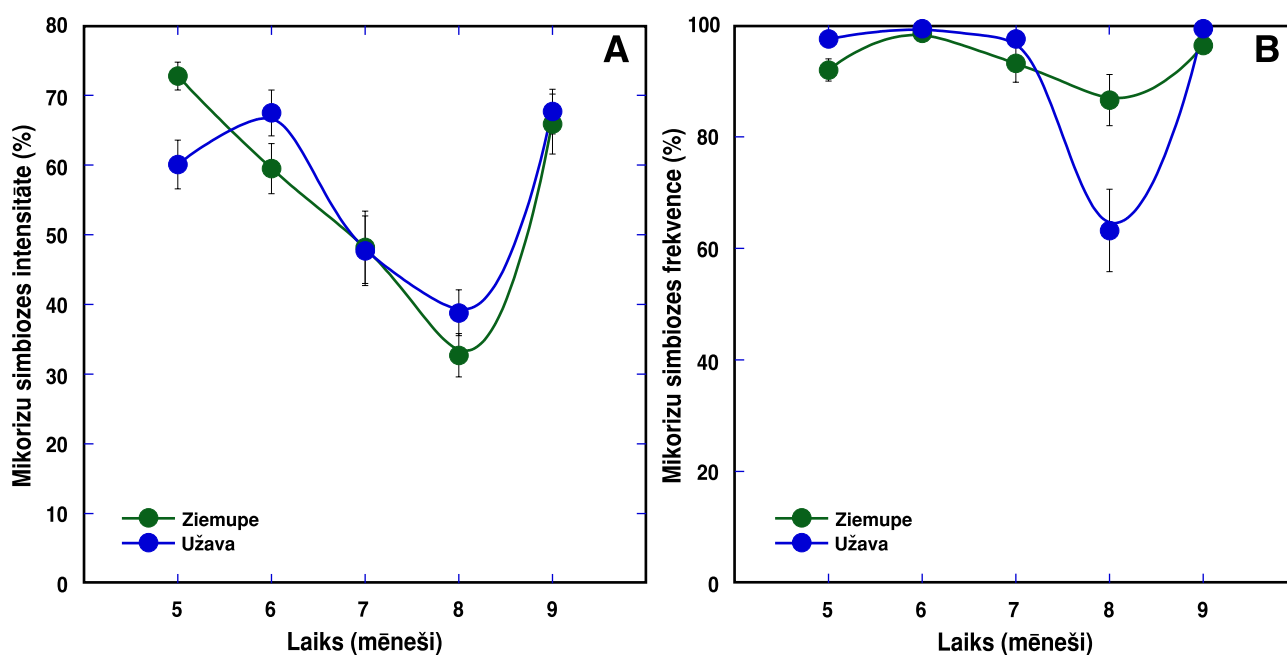
4.2.2. *Eryngium maritimum* priekškāpās atkarībā no klimata faktoriem

Mikorizu simbiozes iespējamo atkarību no klimata atšķirībām dažādās augtenēs saistībā ar augu vitalitāti un fotosintēzes fotoķīmijas parametriem pētīja retajam piekrastes kāpu augam *Eryngium maritimum*.

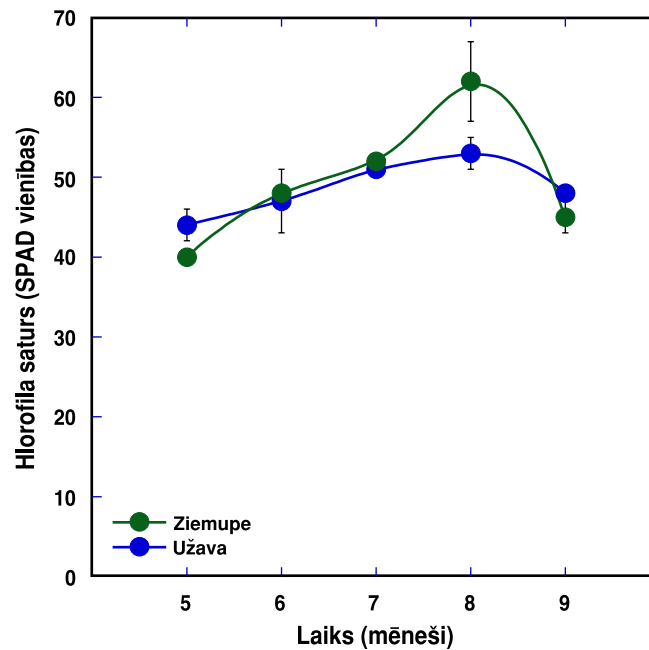
Iespējamās klimata un mikrovides apstākļu atšķirības starp abām pētījumu vietām būtiski neietekmēju mikorizu simbiozes intensitāti veģetācijas sezonas laikā (4.2.2.-1. attēls A). Mikorizu intensitātes dinamikai bija raksturīgs pakāpenisks kritums no maija līdz augustam, ar sekojošu būtisku un strauju intensitātes pieaugumu septembrī. Mikorizu simbiozes frekvence sezonas laikā mainījās visai maz, bija novērojams tās samazinājums augustā, kas bija izteiktāks *Eryngium maritimum* augiem Užavas atradnē (4.2.2.-1. attēls B).

Hlorofila koncentrācija *Eryngium maritimum* lapās palielinājās sezonas laikā no maija līdz augustam, ar statistiski būtisku kritumu septembrī (4.2.2.-2. attēls). Nebija novērojamas būtiskas atšķirības hlorofila satura ziņā starp Ziemupes un Užavas augiem, izņemot nelielu, bet statistiski būtisku hlorofila koncentrācijas pieaugumu Ziemupes augiem augustā.

Iespējamās augu vitalitātes analīze ar hlorofila *a* fluorescences rādītāju F_v/F_m un PI (*Performance*

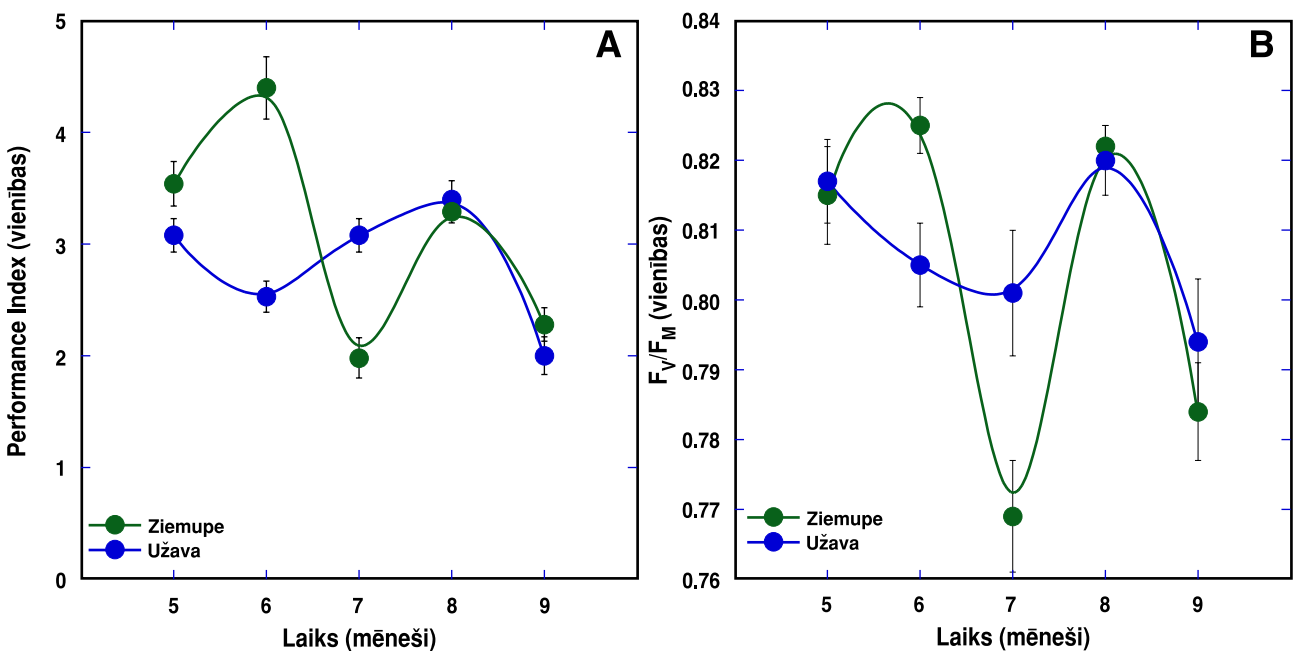


4.2.2.-1. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (A) un frekvences (B) sezonālā dinamika *Eryngium maritimum* saknēs divos parauglaukuos Ziemupē un Užavā Baltijas jūras piekrastē. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

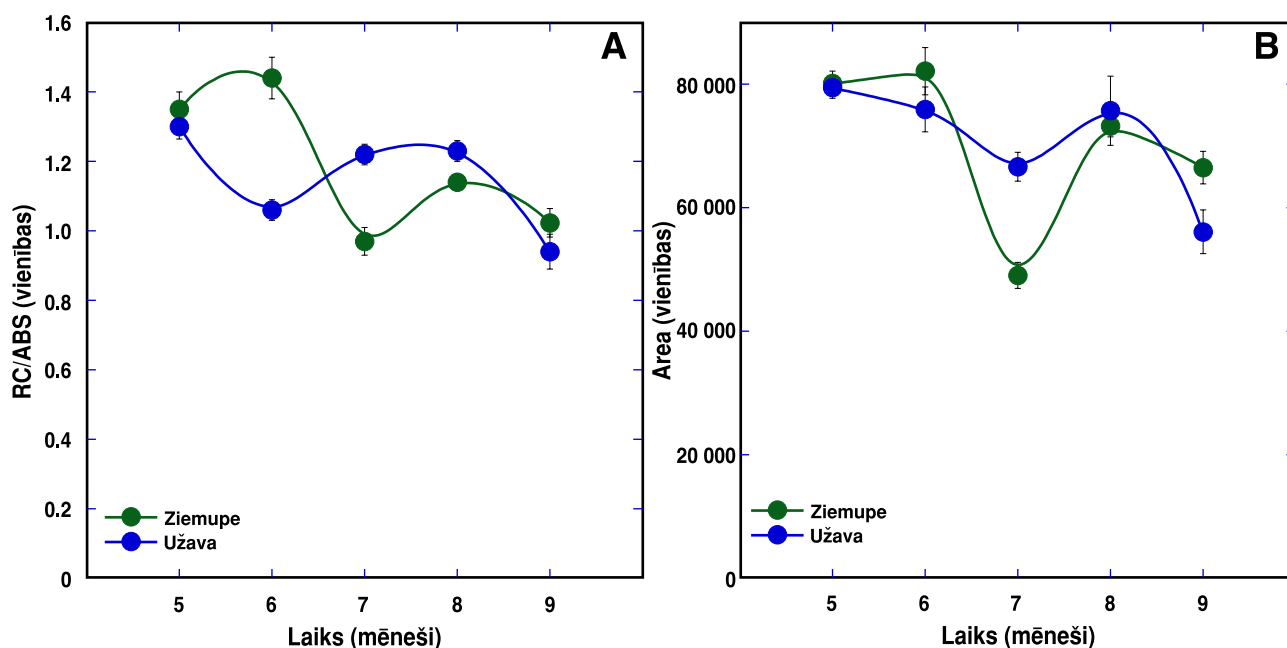


4.2.2.-2. attēls. Hlorofila satura sezonālā dinamika *Eryngium maritimum* lapās divos parauglaukuos Ziemupē un Užavā Baltijas jūras piekrastē. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

Index) palīdzību parādīja, ka sezonas laikā atšķirīgie klimata apstākļi izraisīja dažādas fizioloģiskās izmaiņas *Eryngium maritimum* augiem abās pētītajās atradnēs. Lai arī sezonas sākumā indivīdu vitalitāte bija augstāka tieši Ziemupes augiem, jūlijā bija novērojums tās samazinājums, kā parādīja abu parametru statistiski būtisks kritums (4.2.2.-3. attēls). Īpaši izteiktais F_v/F_M samazinājums norādīja uz būtisku fotosintēzes fotoinhibīciju šajā laikā. Iespējamā apstākļu izlīdzināšanās starp pētījumu vietām izraisīja arī abu parametru identiskas izmaiņas sezonas beigās augustā un septembrī, kur septembrī



4.2.2.-3. attēls. PI (A) un F_v/F_M (B) sezonālā dinamika *Eryngium maritimum* lapās divos parauglaukuos Ziemupē un Užavā Baltijas jūras piekrastē. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.



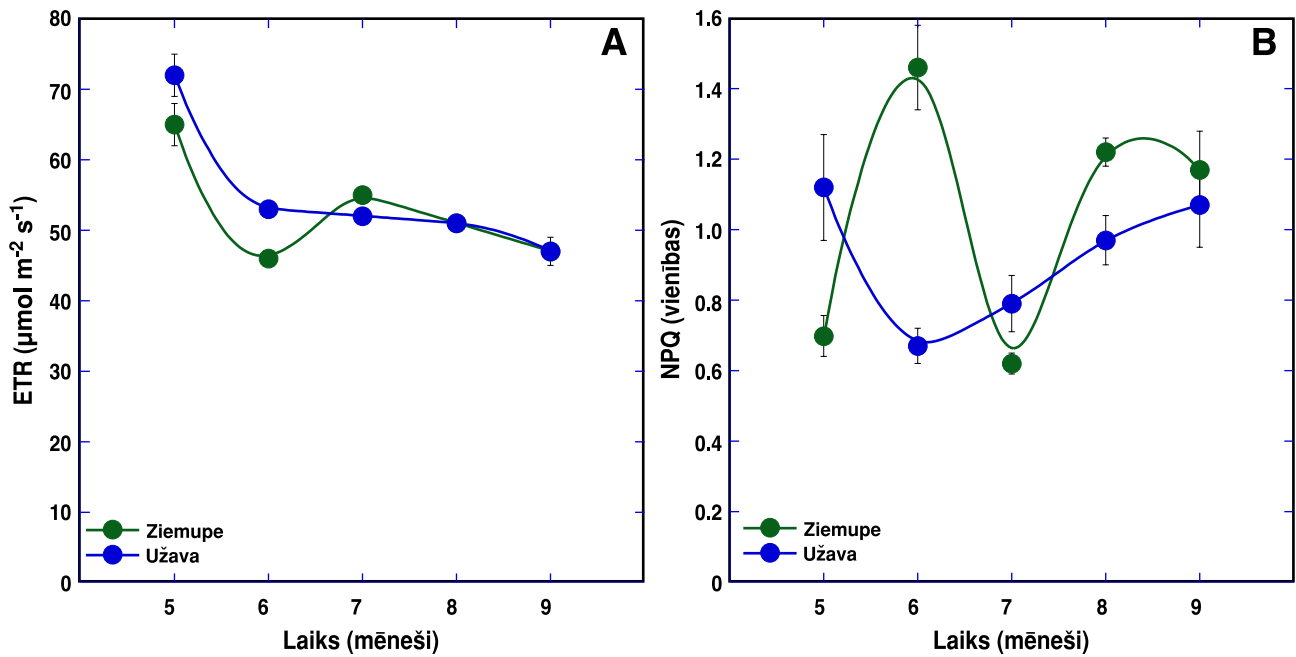
4.2.2.-4. attēls. RC/ABS (A) un Area (B) sezonālā dinamika *Eryngium maritimum* lapās divos parauglaukuos Ziemupē un Užavā Baltijas jūras piekrastē. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

novērotais kritums bija saistīts ar augu fizioloģiskā stāvokļa izmaiņām veģetācijas sezonas beigās.

Ievērojami mazākas atšķirības starp atradnēm bija novērojamas fotosistēmas II enerģijas plūsmu parametriem RC/ABS un Area (4.2.2.-4. attēls), kas liecināja, ka dažādus fotosintēzes fotoķīmijas aspektus vides apstākļi ietekmē atšķirīgi. RC/ABS pieaugums jūnijā augiem Ziemupes atradnē lika domāt, ka augu veiktspējas pieaugums šajā laikā ir tieši saistīts ar aktīvo reakcijas centru hlorofila daudzuma pieaugumu pret kopējo hlorofila daudzumu, bet parametru RC/ABS un Area vienlaicīgs samazinājums jūlijā norādīja uz vispārēju fotosintēzes procesa fotoķīmisko reakciju kritumu (4.2.2.-4. attēls).

Interesanti, ka relatīvais elektronu transporta ātrums fotosistēmā II minimāli mainījās veģetācijas sezonas laikā un nebija novērojamas būtiskas atšķirības starp augiem abās atradnēs (4.2.2.-5. attēls A). Turpretī, gaismas atkarīgās nefotosintētiskās enerģijas izkliedes rādītājs NPQ, kas raksturo liekās enerģijas termisko izkliedi no fotosistēmas II, likumsakarīgi mainījās sezonas laikā *Eryngium maritimum* augu lapās Užavas atradnē un izrādīja ievērojamas pozitīvās un negatīvās svārstības augiem Ziemupes atradnē (4.2.2.-5. attēls B). Tā piemēram, novērotajam krasam NPQ pieaugumam jūnijā sekoja tikpat straujš tā vērtības kritums jūlijā ar sekojošu asu pieaugumu un zināmu stabilizāciju augustā un septembrī.

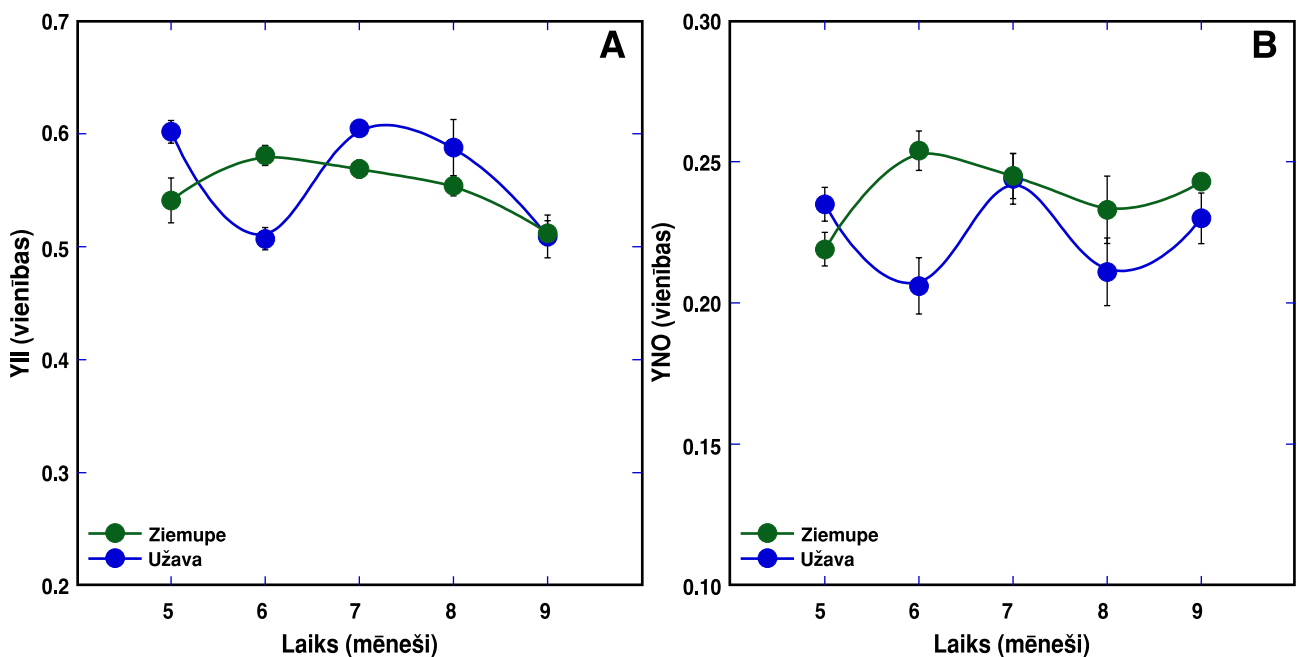
Līdzīgi relatīvajam elektronu transporta ātrumam fotosistēmā II, arī fotosistēmas II maksimālais kvantu iznākums Y(II) tikai maz un nebūtiski mainījās sezonas laikā, bez ievērojamām atšķirībām starp abām atradnēm (4.2.2.-6. attēls A). Salīdzinoši nedaudz vairāk atšķirību starp abu atradņu augiem varēja novērot no gaismas neatkarīgajam parametram Y(NO), bet šīs atšķirības bija būtiskas tikai jūnijā (4.2.2.-6. attēls B). No tā var secināt, ka klimata faktori minimāli ietekmēja fotosistēmas II kvantu iznākumus *Eryngium maritimum* augiem, apliecinot fotoķīmijas procesu kopējo adaptīvo



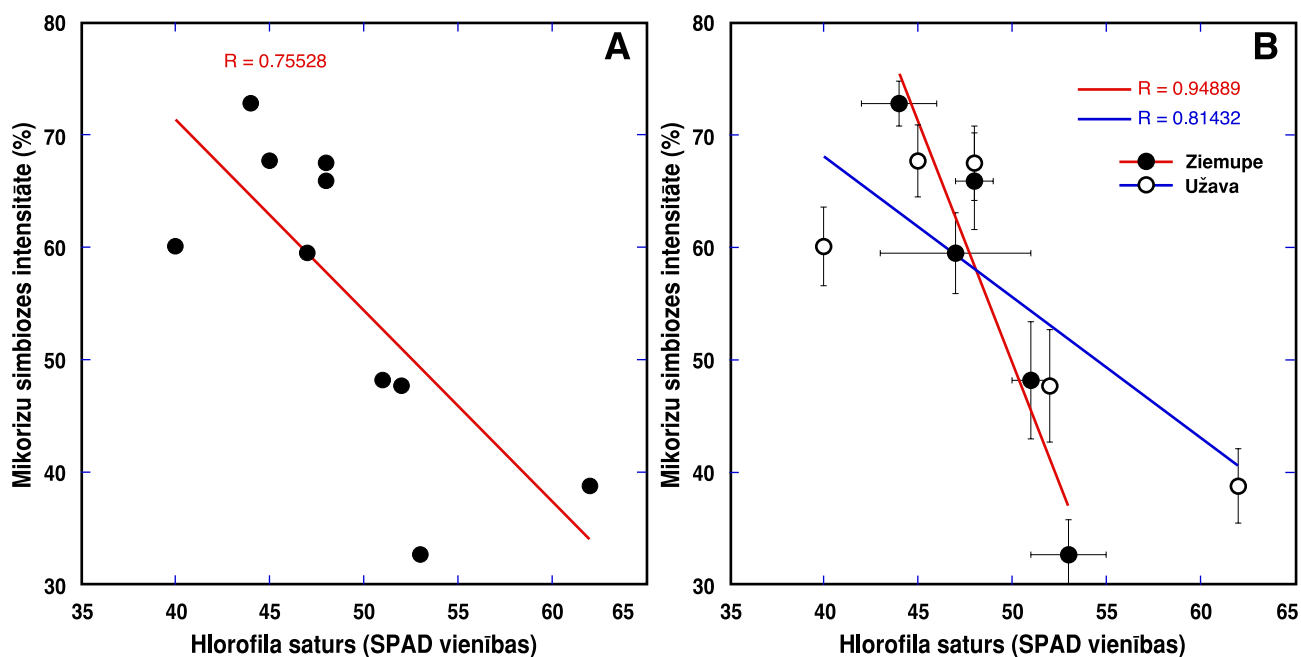
4.2.2.-5. attēls. ETR (A) un NPQ (B) sezonālā dinamika *Eryngium maritimum* lapās divos parauglaukuos Ziemupē un Užavā Baltijas jūras piekrastē. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

stabilitāti un norādot uz termiskās enerģijas izkliedes mehānismu regulatīvo nozīmi heterogēnos vides apstākļos.

Meklējot tiešas sakarības starp mikorizu simbiozes intensitāti *Eryngium maritimum* saknēs un citiem fizioloģiskajiem parametriem vai klimata faktoriem, tādas varēja konstatēt tikai attiecībā uz lapu hlrofoila saturu. Analizējot sakarību starp mikorizu simbiozes intensitāti augu saknēs un lapu

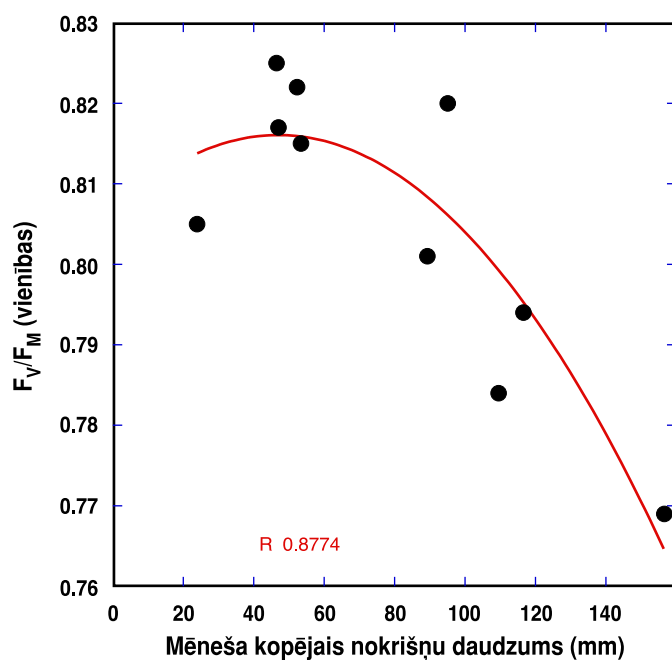


4.2.2.-6. attēls. Y(II) (A) un Y(NO) (B) sezonālā dinamika *Eryngium maritimum* lapās divos parauglaukuos Ziemupē un Užavā Baltijas jūras piekrastē. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.



4.2.2.-7. attēls. Saistība starp mikorīzu simbiozes intensitāti saknēs un hlorofila saturu lapās *Eryngium maritimum* augiem. Dati ir vidējie atsevišķiem laika punktiem atsevišķām atradnēm.

hlorofila saturu sezonas laikā abām atradnēm kopā, varēja novērot izteiktu negatīvu lineāru korelāciju starp šiem parametriem ($R = 0.76$) – augiem ar intensīvu sakņu kolonizāciju bija proporcionāli mazāka hlorofila koncentrācija to lapās, kas pieauga, samazinoties mikorizācijas pakāpei (4.2.2.-7. attēls A). Minētā korelācija ievērojami palielinājās, ja katras atradnes datus analizēja atsevišķi ($R = 0.95$ un $R = 0.81$, atbilstoši, Ziemupes un Užavas atradnei; 4.2.2.-7. attēls B). Šāda saistība, acīmredzot, parāda



4.2.2.-8. attēls. Saistība starp maksimālo fotosistēmas II kvantu efektivitāti F_v/F_m *Eryngium maritimum* augiem un attiecīgā mēneša kopējo nokrišņu daudzumu. Dati ir vidējie atsevišķiem laika punktiem atsevišķām atradnēm.

abu parametru atkarību no auga attīstības stadijas, jo hlorofila saturs lapās pieauga veģetācijas sezonas sākuma un vidus daļā, bet mikorizu simbiozes intensitāte saknēs attiecīgi samazinājās.

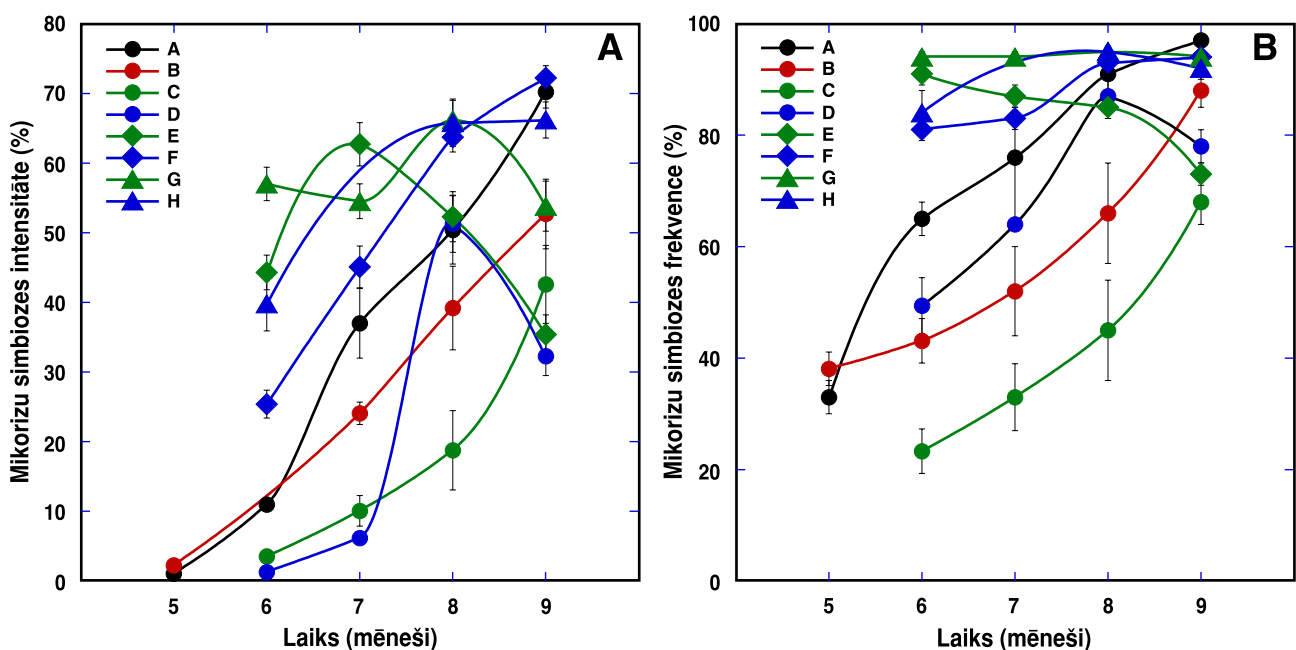
Gan F_v/F_m , gan arī PI izmainījās *Eryngium maritimum* augos atkarībā no summārā nokrišņu daudzuma konkrētajā mēnesī. Palielinoties nokrišņu daudzumam virs 90 mm mēnesī, augu relatīvā fotoķīmiskā efektivitāte un, domājams, vispārējā vitalitāte, strauji samazinājās (4.2.2.-8. attēls). Korelācijas liknes raksturs – tās nobīde pa kreisi nokrišņu daudzuma samazinājuma virzienā liecina, ka *Eryngium maritimum* augi ir labi pielāgojušies samazināta mitruma apstākļiem, bet saulaino stundu skaita dienā samazināšanās, kas likumsakarīgi korelēja ar nokrišņu daudzuma pieaugumu, izraisa strauju fotosintēzes efektivitātes kritumu ar sekojošo augu vitalitātes samazināšanos.

4.3. Mikorizu simbiozes dinamika sāļo mitrāju augiem saistībā ar augu vitalitāti

4.3.1. *Hydrocotyle vulgaris* atkarībā no augsnes sāļuma un apgaismojuma

Klonālās sugas *Hydrocotyle vulgaris* ekofizioloģijas pētījumos parauglaukumi bija iekārtoti tā, lai varētu konstatēt mainīga augsnes sāļuma un dažādas intensitātes apgaismojuma ietekmi uz mikorizu simbiozes parametriem augu saknēs saistībā ar augu augšanu un fotosintēzes fizioloģijas rādītājiem. Kontroles parauglaukumu atrašanās jūras tieši neietekmētā vietā deva iespēju atšķirt jūras līmeņa izmaiņu rezultātā mainīgā augsnes sāļuma specifisko ietekmi.

Gan mikorizu simbiozes intensitāte, gan frekvence *Hydrocotyle vulgaris* saknēs likumsakarīgi mainījās veģetācijas sezonas laikā (4.3.1.-1. attēls). Kontroles parauglaukumu (A, B) augiem novēroja izteiktu vairāk vai mazāk lineāru simbiozes pakāpes pieaugumu sezonas laikā, šāda tendence bija

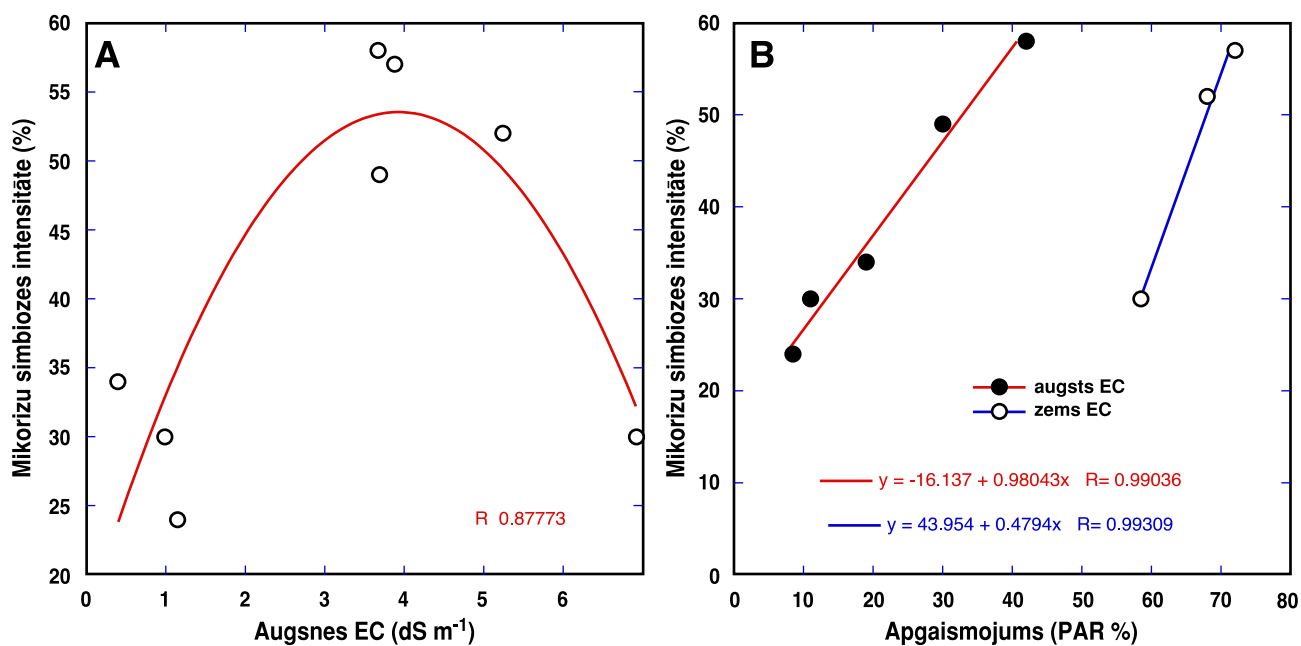


4.3.1.-1. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (A) un frekvences (B) sezonālā dinamika *Hydrocotyle vulgaris* saknēs parauglaukumos pie Būšnieka ezera (A, B) un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H). Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

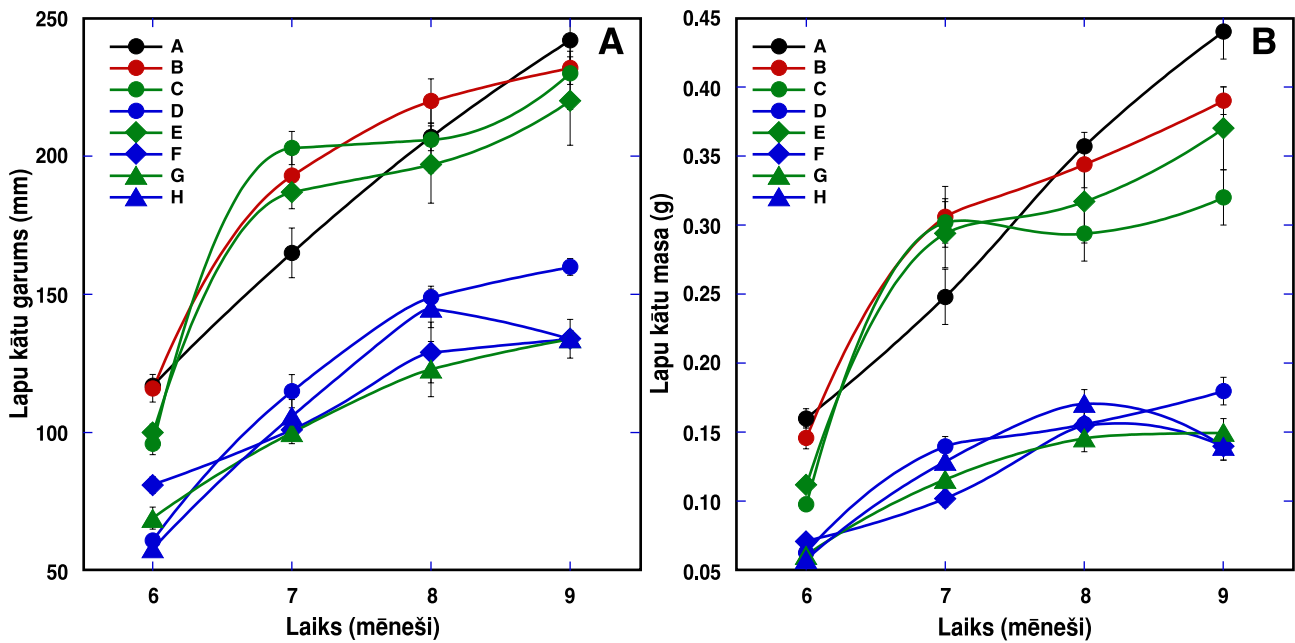
raksturīga arī augiem no citiem parauglaukumiem (C, F, H), turpretī citos parauglaukumos sākotnēji augstais vai pieaugošais mikorizācijas intensitātes līmenis sezonas vidus daļā vai beigās sāka būtiski samazināties (D, E, G). Daļēji šis samazinājums laika sakrīta ar augsnes Na koncentrācijas pieaugumu sezonas beigās attiecīgajos parauglaukumos (3.1.3.-3. attēls). Tuvāka korelācijas analīze apliecināja, ka šī sakarība ir spēkā tikai parauglaukumu vidējiem rādītājiem visas sezonas laikā, kad mikorizu simbiozes intensitāte palielinājās līdz ar augsnes sāļuma pieaugumu, bet sāka samazināties, augsnes vidējai elektrovadītspējai pieaugot virs 4 dS m^{-1} (4.3.1.-2. attēls A).

Rēķinot vidējos rādītājus pa parauglaukumiem, novēroja pozitīvu korelāciju starp mikorizu simbiozes intensitāti *Hydrocotyle vulgaris* saknēs un fotosintētiski aktīvās radiācijas (PAR) intensitāti konkrētajā parauglaukumā (4.3.1.-2. attēls B). Šī sakarība parādījās atsevišķi parauglaukumiem ar salīdzinoši augstu augsnes EC līmeni ($R = 0.99$) un parauglaukumiem ar salīdzinoši zemu EC līmeni ($R = 0.99$), apliecinot, ka iepriekš novērotā augsnes sāļuma ietekme uz mikorizu simbiozi maskē apgaismojuma ietekmi uz simbiozes intensitāti.

Mikrovides apstākļu komplekss parauglaukumos būtiski ietekmēja *Hydrocotyle vulgaris* indivīdu augšanu, kas izpaudās kā atšķirības gan lapu kātu garuma un masas izmaiņās (4.3.1.-3. attēls), gan lapu plātnes diametra un masas izmaiņās (4.3.1.-4. attēls) veģetācijas sezonas laikā. Raksturīgi, ka lapas kātu augšanas dinamikā skaidri parādījās divas parauglaukumu grupas ar tikai nelielām, lielākajā daļā gadījumu – statistiski nebūtiskām, atšķirībām šo grupu iekšienē. Pirmajā grupā ietilpa kontroles parauglaukumu augi (A, B – Būšnieka ezers; koku apņēojums ar PAR intensitāti attiecīgi 19 % un 11

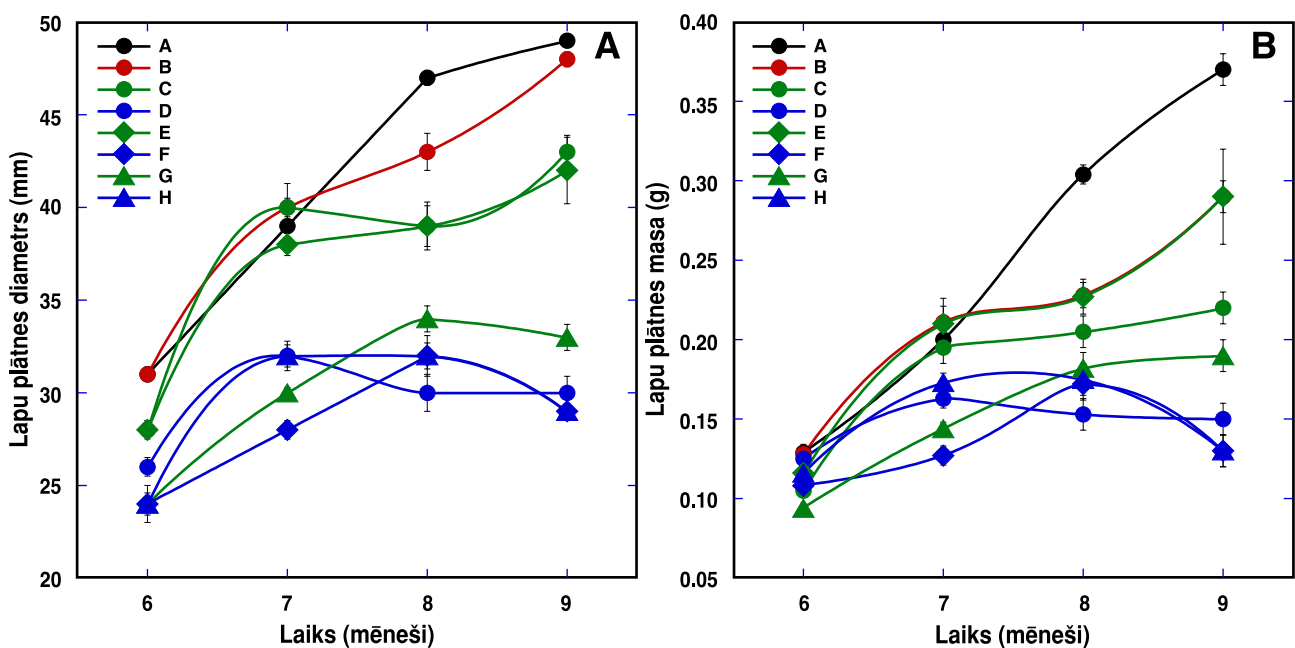


4.3.1.-2. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes atkarība no augsnes EC (A) un apgaismojuma (B) *Hydrocotyle vulgaris* augiem parauglaukumos pie Būšnieka ezera un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē. Apgaismojuma atkarības gadījumā atsevišķi parādīti dati parauglaukumos ar augstu augsnes EC (tumšie simboli) un parauglaukumos ar zemu EC (gaišie simboli).

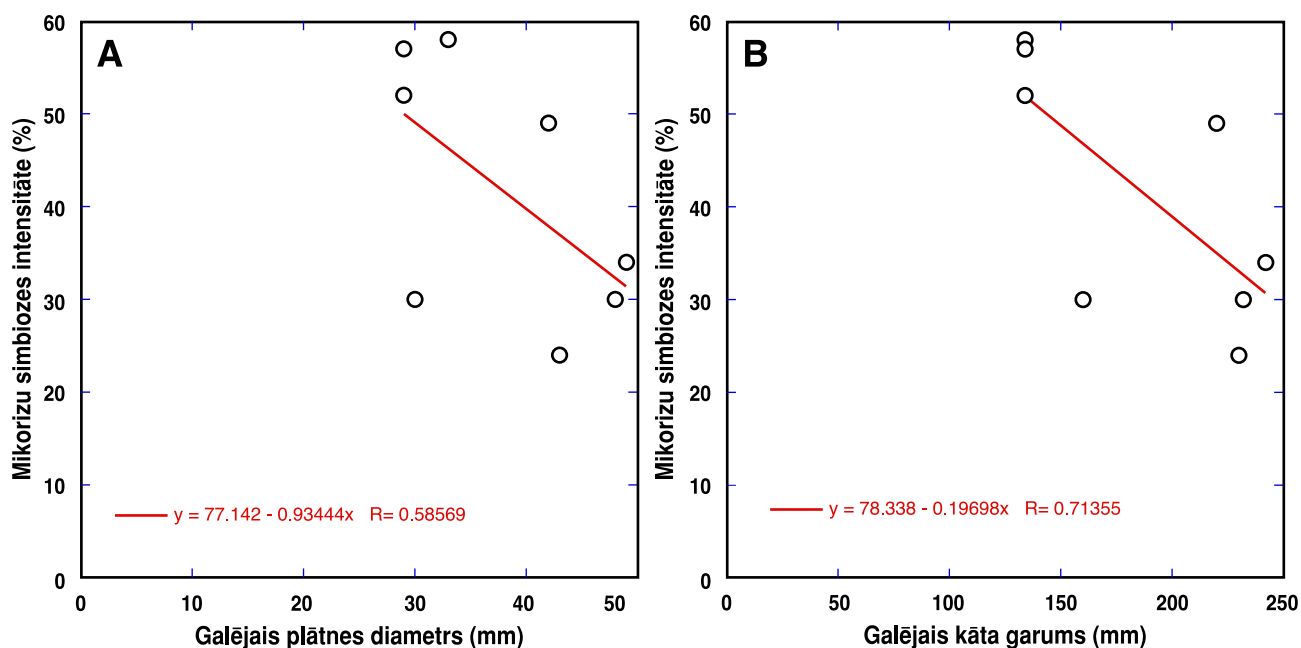


4.3.1.-3. attēls. Lapu kātu garuma (A) un kātu masas (B) sezonālās izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* augiem parauglaukumos pie Būšnieka ezera (A, B) un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H). Rezultāti ir vidējie \pm SE no 30 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

%) un augi no Mērsraga parauglaukumiem C un E (arī koku apēnojums, PAR intensitāte – attiecīgi 9 % un 30 %). Šie novērojumi liecina, ka *Hydrocotyle vulgaris* kātu lineāro augšanu un to biomasas pieaugumu pozitīvi ietekmēja PAR samazināšanās ar kritisko robežu starp 30 un 42 %. Šīs pašas divas parauglaukumu grupas parādījās lapu plātnes diametra izmaiņu gadījumā, taču, papildus tam,



4.3.1.-4. attēls. Lapu plātnes diametra (A) un lapu plātnes masas (B) sezonālās izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* augiem parauglaukumos pie Būšnieka ezera (A, B) un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H). Rezultāti ir vidējie \pm SE no 30 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.



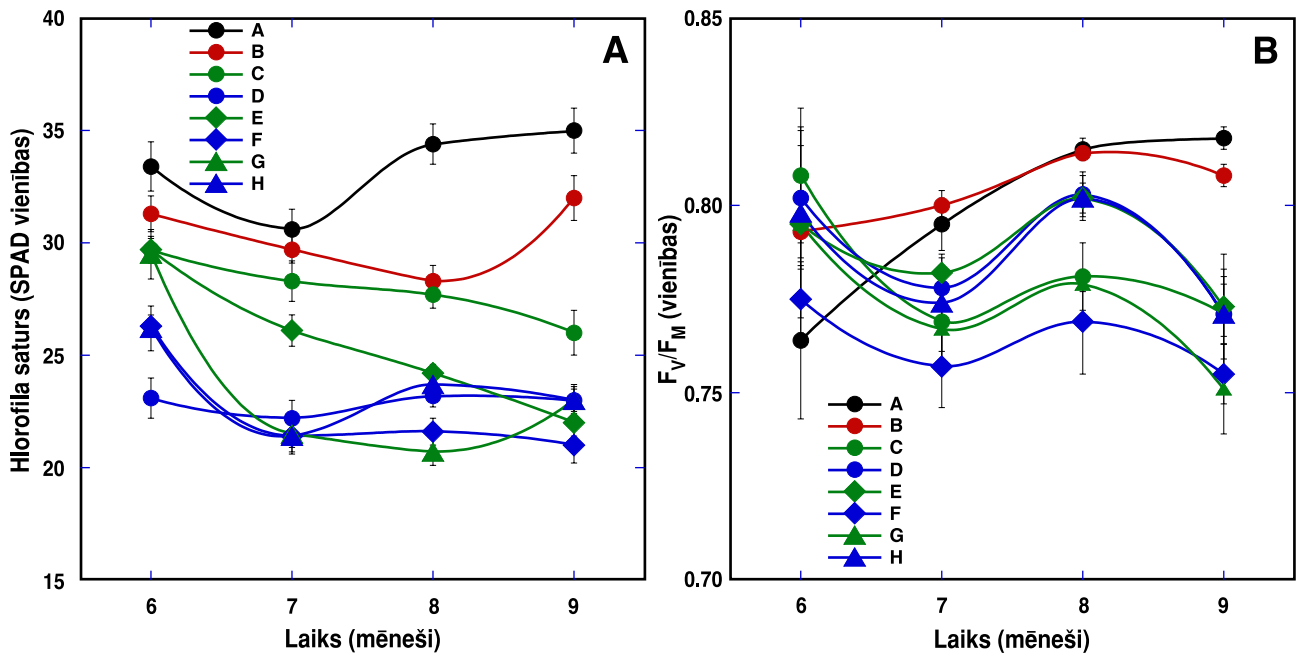
4.3.1.-5. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes saistība ar maksimālo lapu kāta garumu (A) un maksimālo lapu plātnes diametru (B) *Hydrocotyle vulgaris* augiem parauglaukumos pie Būšnieka ezera un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē.

kontroles parauglaukumu augiem bija raksturīgs vislielākais lapu plātnes diametra pieaugums tieši veģetācijas sezonas otrajā pusē (augustā un septembrī; 4.3.1.-4. attēls A). Attiecībā uz lapu plātnes masas izmaiņām, atšķirības starp iepriekš minētajām parauglaukumu grupām nebija tik izteiktas un parādījās būtiskas atšķirības starp pirmās grupas parauglaukumiem (4.3.1.-4. attēls B). Lapu plātnes augšanas rezultāti ļauj domāt, ka lapu plātnes parametri, it īpaši, to masas pieaugums, ir jutīgi arī pret citām vides apstākļu atšķirībām, domājams, augsnes sāluma izmaiņām.

Bija novērojama arī zināma negatīva lineārā korelācija starp *Hydrocotyle vulgaris* augu sakņu mikorizu simbiozes intensitāti un maksimālo lapu kāta garumu ($R = 0.59$; 4.3.1.-5. attēls A) un simbiozes intensitāti un maksimālo lapas plātnes diametru ($R = 0.71$; 4.3.1.-5. attēls B).

Salīdzinoši lielas atšķirības starp parauglaukumiem bija novērojamas attiecībā uz hlorofila koncentrāciju *Hydrocotyle vulgaris* augu lapās (4.3.1.-6. attēls A). Vislielākais hlorofila saturs visā veģetācijas sezonas laikā bija novērojams kontroles parauglaukumu augiem (A, B), ar pakāpenisku samazinājumu parauglaukuma C un parauglaukuma E augiem, kas parādīja hlorofila daudzuma atkarību no apēnojuma. Tomēr, sezonas otrajā pusē (augusts, septembris) hlorofila koncentrācija parauglaukuma E augu lapās nokrita līdz tai, kāda bija vērojama visā veģetācijas sezonas garumā (daļēji izņemot jūniju) pārējo parauglaukumu (D, F, G, H) augiem. Jādomā, ka šīs atšķirības hlorofila saturā starp parauglaukumiem ar salīdzinoši vienādu zemu apgaismojuma līmeni bija saistītas ar augsnes sāluma inhibējošo ietekmi uz lapu hlorofila saturu.

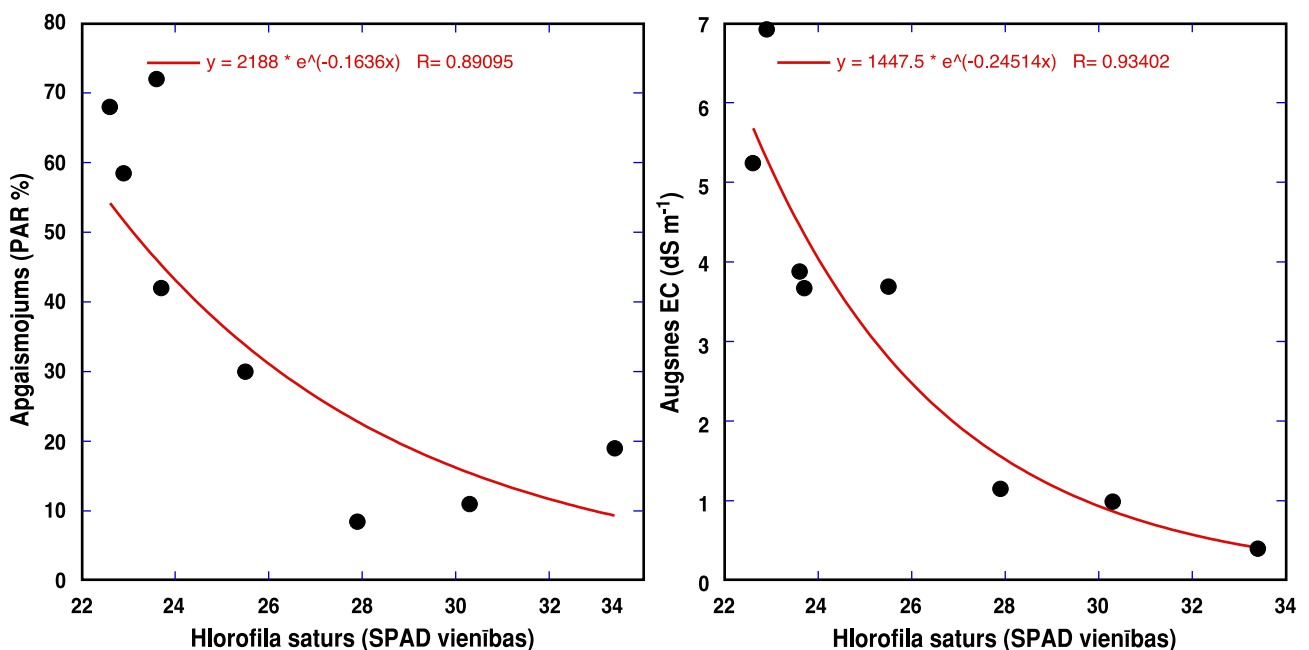
Tas, ka augsnes sāluma pieaugums attiecībā uz lapu hlorofila satura izmaiņām principā darbojas vienādi, apstiprinājās pēc sakarību hlorofils / PAR intensitāte un hlorofils / augsnes EC analīzes.



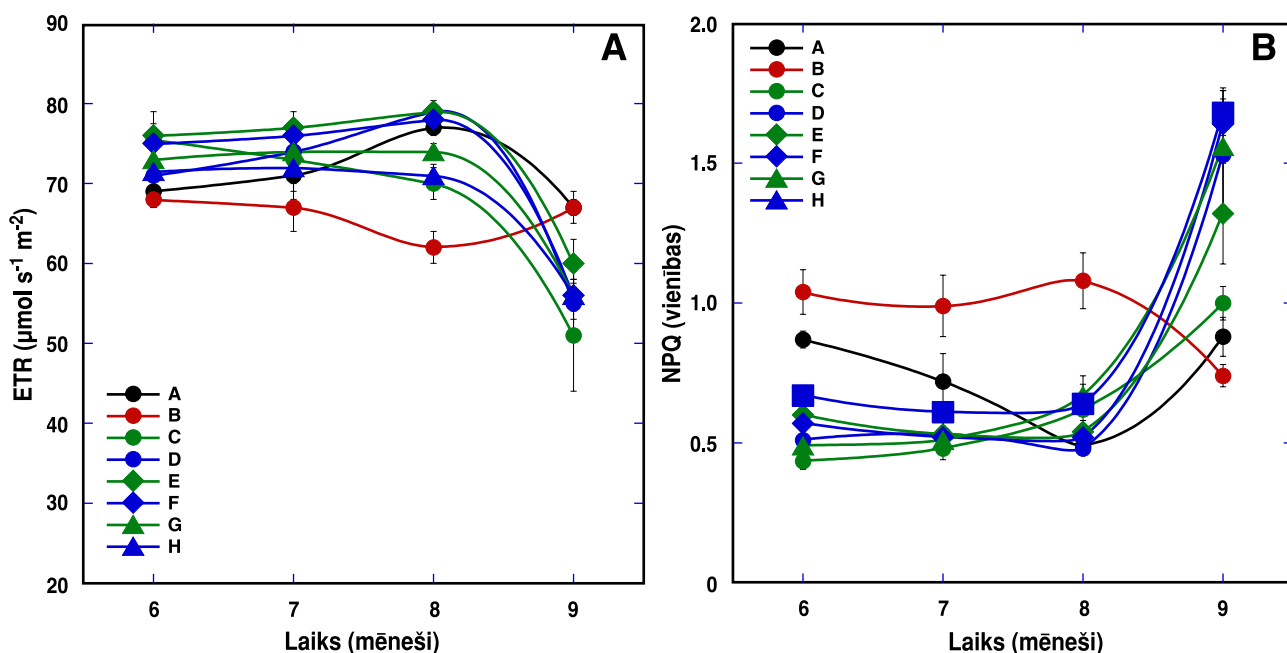
4.3.1.-6. attēls. Hlorofila saturs (A) un F_v/F_m (B) sezonālā dinamika *Hydrocotyle vulgaris* lapās parauglaukumos pie Būšnieka ezera (A, B) un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H). Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

Bija novērojama negatīva eksponenciāla sakarība gan starp lapu hlorofila koncentrāciju un apgaismojuma intensitāti ($R = 0.89$; 4.3.1.-7. attēls A), gan starp lapu hlorofila koncentrāciju un augsnes elektrovadītspēju ($R = 0.93$; 4.3.1.-7. attēls B). Sakarību eksponenciālais raksturs liecināja par abu faktoru ievērojamu mijiedarbību uz lapu hlorofila satura izmaiņām.

Maksimālā fotosistēmas II kvantu efektivitātes rādītāja F_v/F_m izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* lapās

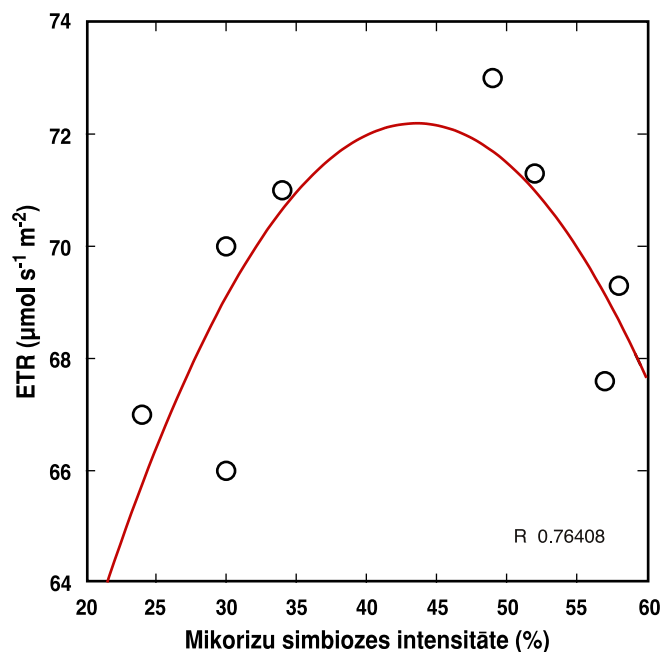


4.3.1.-7. attēls. Hlorofila satura atkarība *Hydrocotyle vulgaris* lapās no PAR intensitātes parauglaukumā (A) un augsnes EC parauglaukumā (B).



4.3.1.-8. attēls. ETR (A) un NPQ (B) sezonālā dinamika *Hydrocotyle vulgaris* lapās parauglaukumos pie Būšnieka ezera (A, B) un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H). Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

dažādos parauglaukumos apliecināja, ka vismazāk vides apstākļu izraisīta stresa piedzīvoja augi kontroles parauglaukumos A un B (4.3.1.-6. attēls B). Bez tam, augstāko F_V/F_M vērtību sasniegšana kontroles augu lapās veģetācijas perioda otrajā pusē apliecināja, ka šie augi ir ļabi pielāgoti būtiska apēnojuma apstākļiem (19 % un 11 % PAR intensitātes). Neraugoties uz augsnes sāluma ietekmi, nākamie parauglaukumi ar augstākajām F_V/F_M vērtībām, vismaz veģetācijas sezonas vidus posmā, bija



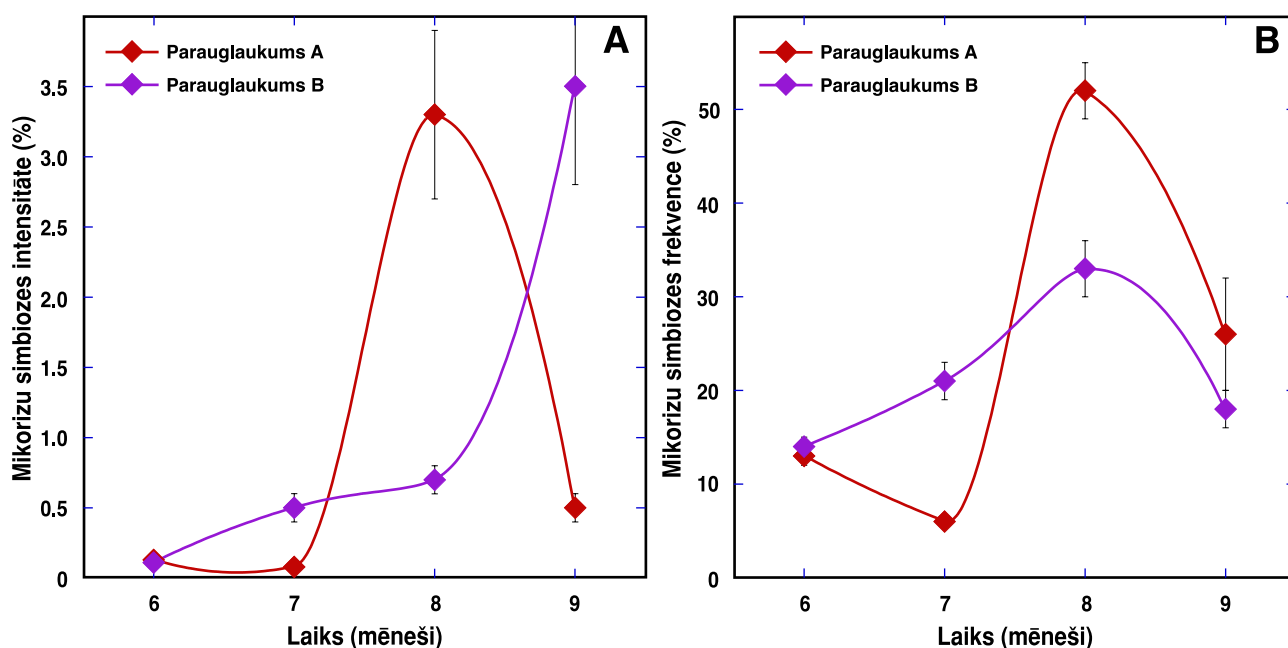
4.3.1.-9. attēls. Lapu ETR saistība ar mikorizu simbiozes intensitāti saknēs *Hydrocotyle vulgaris* augiem parauglaukumos pie Būšnieka ezera un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē.

D, E un H. Zemākās F_v/F_M vērtības septembrī bija raksturīgas parauglaukumu F un G augiem.

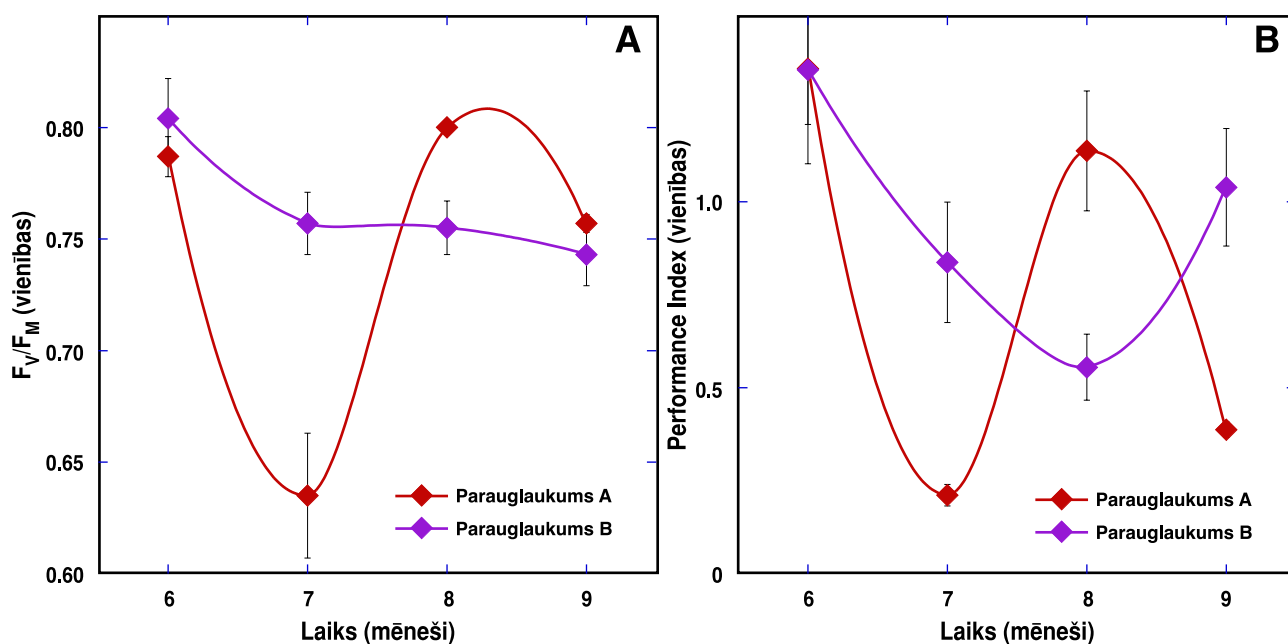
Pārējo fotosistēmas II fotoķīmijas parametru izmaiņas sezonas laikā, kā arī atšķirības starp parauglaukumiem bija ievērojami mazākas. Elektronu transporta ātrums fotosistēmā II (ETR) bija salīdzinoši nemainīgs sezonas laikā ar būtisku samazinājumu tikai septembrī (4.3.1.-8. attēls A), bet nefotosintētiskās enerģijas izkliedes parametra NPQ izmaiņām bija pretējs raksturs (4.3.1.-8. attēls B). Jāatzīmē, ka kontroles parauglaukuma B augu ETR un NPQ dinamikas un absolūtās vērtības būtiski atšķirās no pārējo parauglaukumu augu atbilstošajiem parametriem. Interesanti, ka varēja novērot arī saistību starp lapu ETR un mikorizu simbiozes intensitāti augu saknēs pa parauglaukumiem – ETR pieauga augiem, kuriem bija lielāka simbiozes intensitāte, bet augiem, kuriem simbiozes intensitāte pārsniedza 50 %, ETR sāka samazināties (4.3.1.-9. attēls).

4.3.2. *Glaux maritima* atkarībā no applūšanas ar sālsūdeni

Jūras ūdens līmeņa izmaiņu ietekmē mainīga augsnes sāļuma ietekmi uz piekrastes mitrāja halofīta *Glaux maritima* mikorizu simbiozi un fotosintēzes fizioloģiju pētīja dabiskos apstākļos, iekārtojot divus parauglaukumus ar atšķirīgu augsnes sāļuma līmeni sezonas laikā (3.1.4.-1. attēls). Mikorizu simbiozes intensitāte un frekvence augu saknēs būtiski mainījās veģetācijas sezonas laikā (4.3.2.-1. attēls). Augiem abos parauglaukumos sezonas sākumā bija raksturīga izteikti zema mikorizu intensitāte, kas pakāpeniski pieauga parauglaukumā B jūlijā un augustā. Parauglaukumā A, kur jūnijā bija novērojams ievērojams augsnes EC un Na jonu koncentrācijas pieaugums (3.1.4.-

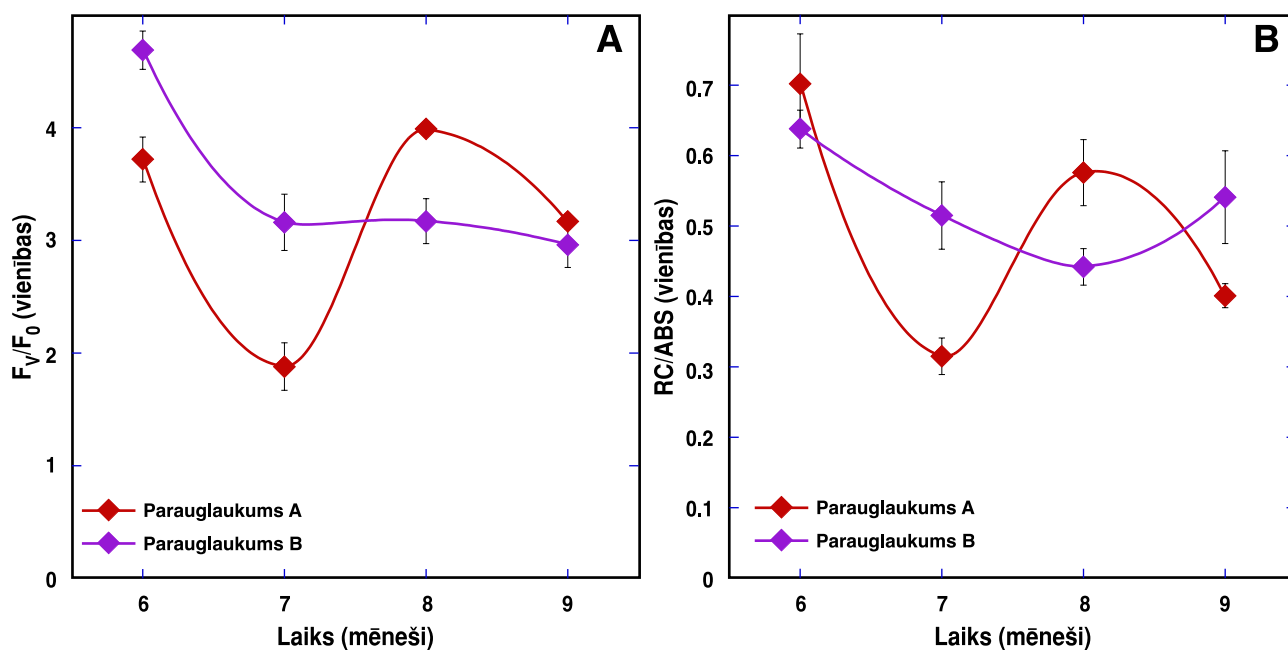


4.3.2.-1. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (A) un frekvences (B) sezonālā dinamika *Glaux maritima* saknēs divos parauglaukumos sāļajā mitrējā Baltijas jūras Rīgas līča piekrastē pie Mērsraga. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.



4.3.2.-2. attēls. F_v/F_m (A) un PI (B) sezonālā dinamika *Glaux maritima* lapās divos parauglaukumos sāļajā mitrājā Baltijas jūras Rīgas līča piekrastē pie Mērsraga. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

1. attēls), mikorizu simbiozes intensitāte jūlijā saglabājās zemā līmenī, bet mikorizu simbiozes frekvence samazinājās (4.3.2.-1. attēls). Savukārt, samazinoties augsnes sāļumam jūlijā, novēroja strauju mikorizu kolonizācijas intensitātes un frekvences pieaugumu *Glaux maritima* saknēs parauglaukumā A, kam sekoja tikpat straujš parametru kritums septembrī, kad parauglaukums bija pārplūdis ar saldūdeni.

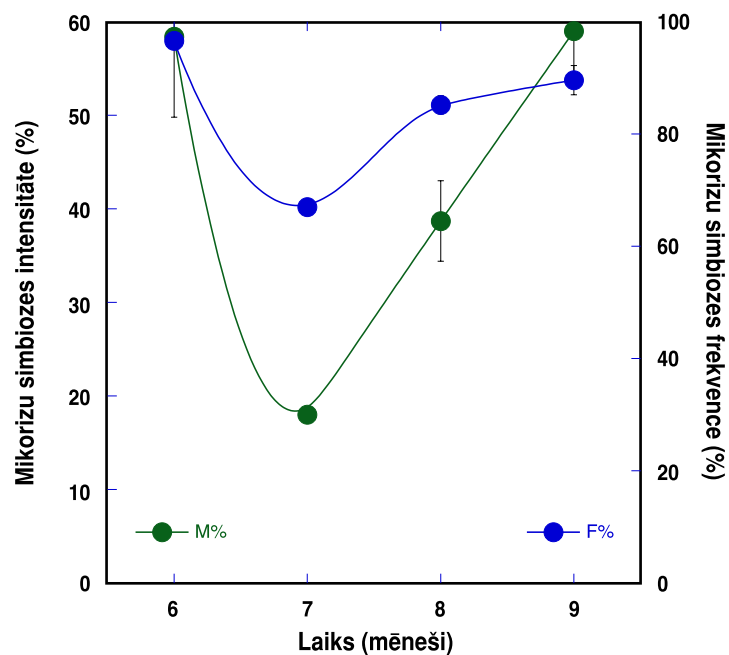


4.3.2.-3. attēls. F_v/F_0 (A) un RC/ABS (B) sezonālā dinamika *Glaux maritima* lapās divos parauglaukumos sāļajā mitrājā Baltijas jūras Rīgas līča piekrastē pie Mērsraga. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

Potenciālais maksimālais fotosistēmas II kvantu iznākums F_V/F_M krasi samazinājās A parauglaukuma augu lapās jūlijā, kas laikā sakrita ar augsnes sāļuma pieaugumu, liecinot par ievērojamu fotosintēzes fotoinhibēšanu nelabvēlīgu vides apstākļu ietekmē (4.3.2.-2. attēls A). Tam sekoja straujš F_V/F_M pieaugums augustā ar secīgu atgriešanos parauglaukuma B augu F_V/F_M līmenī, kas visā veģetācijas perioda laikā mainījās salīdzinoši maz. *Performance Index* (PI), kas ir būtisks augu vitalitātes rādītājs, parādīja līdzīgu izmaiņu raksturu sezonas laikā, bet šim parametram bija novērojams būtisks kritums arī parauglaukuma B augiem (4.3.3.-2. attēls B). Šāds PI dinamikas raksturs liecināja par fotosistēmas II fotoķīmijas būtiskām izmaiņām sezonas laikā. Daļēji tas bija saistīts ar fotoķīmiskās aktivitātes F_V/F_0 (4.3.2.-3. attēls A) un aktīvo reakcijas centru antenas hlorofilu proporcijas RC/ABS samazināšanos (4.3.2.-3. attēls B). Arī *Glaux maritima* augiem parauglaukumā A potenciālās fotoķīmiskās efektivitātes kritums notika vienlaicīgi ar fotosistēmas II fotoķīmijas rādītāju F_V/F_0 un RC/ABS samazināšanos, kas apliecināja augsnes sāļuma izmaiņu komplekso ietekmi uz fotosintēzes procesiem.

4.3.3. Pētījumi sugu kompleksam mitrājā pie Liepājas ezera

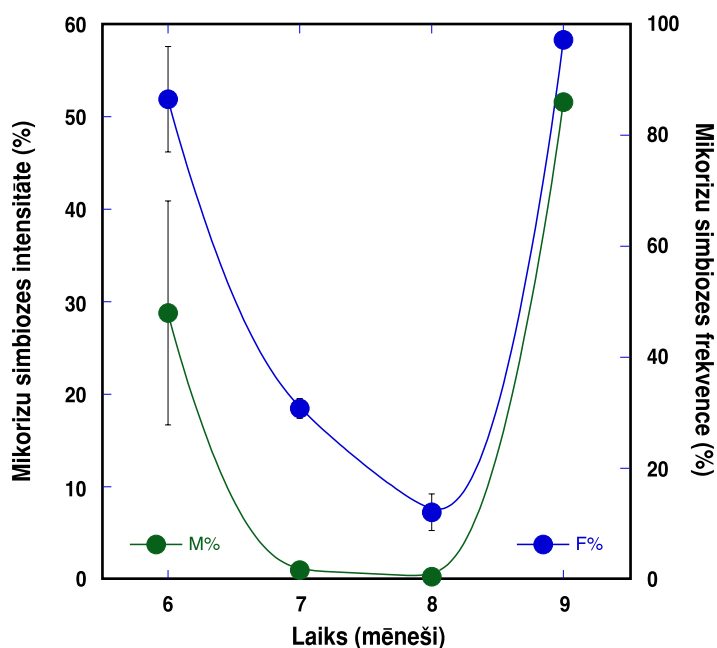
Veģetācijas sezonas laikā analizēja mikorizu simbiozes dinamiku sešām raksturīgām sājā mitrāja sugām Liepājas ezera krastā – *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Spergularia salina*, *Trifolium fragiferum*, *Triglochin maritimum*. Mainīgie vides apstākļi šajā mitrājā bija augsnes applūšana ar sālsūdeni no Liepājas ezera, ka arī applūšana ar saldūdeni lietus ūdens uzkrāšanās rezultātā.



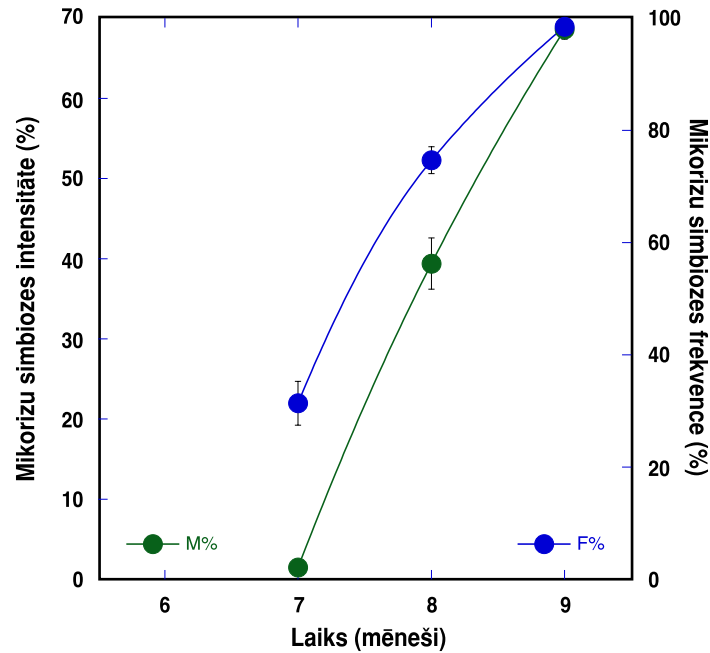
4.3.3.-1. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (M%) un frekvences (F%) sezonālā dinamika *Aster tripolium* saknēs parauglaukumā B sājājā mitrājā pie Liepājas ezera. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

Parauglaukumā B, kur analizēja *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Trifolium fragiferum* un *Triglochin maritimum* mikorizu simbiozi, applūšana ar sālsūdeni maija beigās ievērojami paaugstināja augsnes sāļumu un arī Na jona koncentrāciju jūnijā (3.1.5.-3. attēls A). Applūšanas rezultātā augsnē palielinājās arī pieejamā N un P koncentrācija (3.1.5.-3. attēls B). Halofīta *Aster tripolium* saknēs mikorizu simbiozes dinamika parādīja intensitātes un frekvences būtisku kritumu jūlijā, kas varētu būt tieši saistīts ar augsnes sāļuma pieaugumu jūnijā (4.3.3.-1. attēls). Tam sekoja mikorizas parametru pieaugums sezonas otrajā pusē augustā un septembrī līdz jūnijā novērotajam līmenim. Būtiski, ka mikorizu intensitātes un frekvences izmaiņās sezonas gaitā bija ar līdzīgu raksturu, bet ar nedaudz atšķirīgu pakāpi. Arbuskulas *Aster tripolium* saknēs novēroja jūlijā (intensitāte 6.2 %), augustā (4.0 %) un septembrī (2.2 %). *Aster tripolium* lapām paaugstinātā augsnes sāļuma ietekmē jau jūnijā attīstījās ievērojama sukulences pakāpe.

Halofītajai sugai *Glaux maritima* novēroja salīdzinoši augstu mikorizas simbiozes intensitāti un frekvenci augu saknēs jūnijā, bet šie parametri krasi samazinājās jūlijā un augustā (4.3.3.-2. attēls). Mikorizu simbiozes intensitāte jūlijā un augustā bija tuvu nullei. Augstā līmenī mikorizu simbioze atjaunojās tikai veģetācijas sezonas beigās septembrī. Ļoti iespējams, ka novērotās izmaiņas bija saistītas ar augsnes sāļuma paaugstināšanos jūnijā un sekojošo augsnes applūšanu ar saldūdeni jūlijā un augustā. Bez tam, šie dati liecina par *Glaux maritima* mikorizu simbiozes paaugstinātu jutīgumu pret nelabvēlīgiem vides faktoriem, salīdzinot ar mikorizu simbiozi *Aster tripolium* saknēs. Mikorizu intensitātes un frekvences izmaiņām sezonas laikā bija līdzīgs raksturs. Arbuskulas *Glaux maritimum* saknēs novēroja tikai septembrī ar salīdzinoši augstu intensitāti (51.1 %).

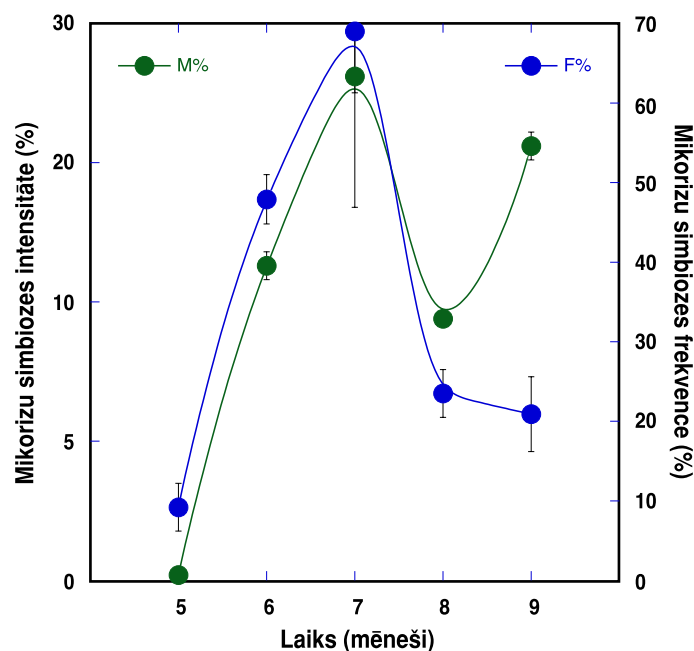


4.3.3.-2. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (M%) un frekvences (F%) sezonālā dinamika *Glaux maritima* saknēs parauglaukumā B sāļajā mitrājā pie Liepājas ezera. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.



4.3.3.-3. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (M%) un frekvences (F%) sezonālā dinamika *Trifolium fragiferum* saknēs parauglaukumā B sāļajā mitrājā pie Liepājas ezera. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 neatkarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

Intensīva augšana *Trifolium fragiferum* augiem sākās salīdzinoši vēlu, tāpēc mikorizu simbiozes analīzes bija iespējams uzsākt tikai jūlijā, kad bija novērojams zems intensitātes un frekvences līmenis (4.3.3.-3. attēls). Sezonālās dinamikas raksturs abiem mikorizu simbiozes rādītājiem šīs sugas augu saknēs bija vienāds. Pēc rakstura un absolūtajām vērtībām *Trifolium fragiferum* simbiozes attīstības dinamika bija visai līdzīga *Aster tripolium* simbiozes dinamikai, tāpēc var pamatoti

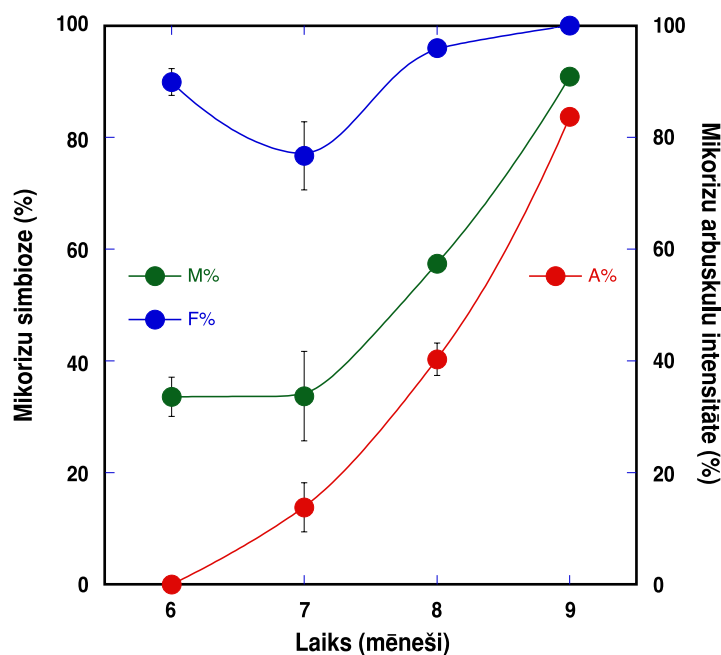


4.3.3.-4. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (M%) un frekvences (F%) sezonālā dinamika *Triglochin maritimum* saknēs parauglaukumā B sāļajā mitrājā pie Liepājas ezera. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 neatkarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

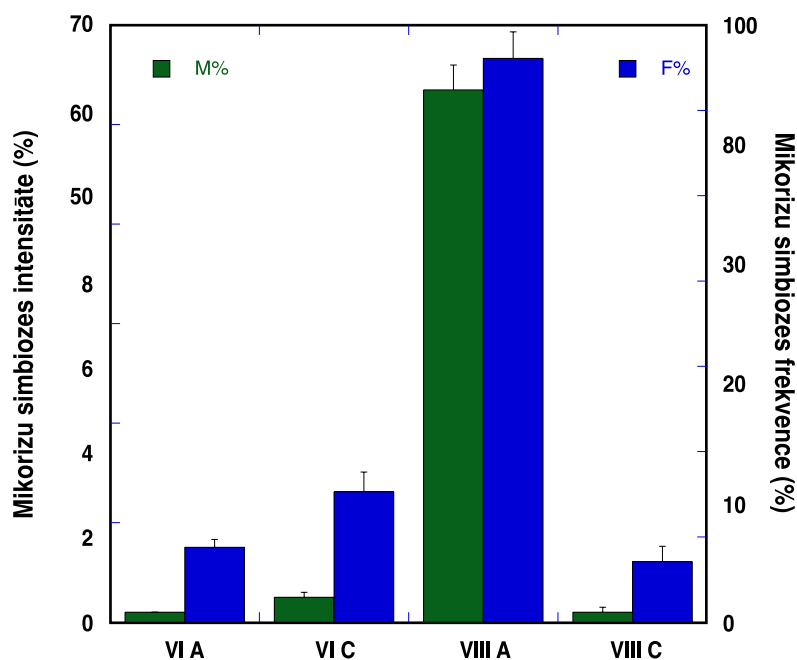
uzskatīt, ka jūlijā novērotais samazinājums bija tiešas sekas no jūnijā reģistrētā augsnes sāļuma pieauguma. Arbuskulas nelielā intensitātē (9.5 %) *Trifolium fragiferum* saknēs konstatēja tikai augustā.

Pretēji iepriekš analizētajām sugām, tipiskajai sāļo mitrāju sugai *Triglochin maritimum* bija raksturīgs zems mikorizu kolonizācijas intensitātes un frekvences līmenis sezonas sākumā, ar sekojošu pieaugumu un maksimumu tieši jūlijā (4.3.4.-4. attēls). Augustā novērotais mikorizu simbiozes samazinājums sakrita ar augu atrašanos applūdušā stāvoklī, ko bija izraisījis saldūdens. Zināms simbiozes intensitātes pieaugums bija novērojams septembrī. Būtiski, ka mikorizu simbiozes intensitāte un frekvence sezonas laikā mainījās vienādi. *Triglochin maritimum* sakņu paraugos arbuskulu klātbūtni novēroja jūlijā (14.3 %), augustā (20.6 %) un septembrī (23.6 %).

Parauglaukumā D, kur pētīja *Plantago maritima* mikorizu simbiozes sezonālo dinamiku, sālsūdens ietekme uz augsnes kopējo sāļumu un Na jonu koncentrāciju tajā visvairāk izpaudās maijā un jūnijā (3.1.5.-4. attēls A). Sezonas laikā bija vērojamas arī būtiskas N un, it īpaši, P koncentrācijas izmaiņās augsnē, kas nesakrita laikā ar augsnes sāļuma izmaiņām (3.1.5.-4. attēls B). *Plantago maritima* sakņu mikorizas dinamika ievērojami atšķīrās no citiem pētītajiem augiem. Pirmkārt, simbiozes intensitātes un frekvences izmaiņām bija atšķirīgs raksturs – mikorizu intensitāte bija zema jūnijā un jūlijā, bet pieauga augustā un septembrī pretstatā mikorizu frekvencei, kura visā sezonas gaitā bija salīdzinoši augstā līmenī, ar nelielu smazinājumu jūnijā (4.3.3.-5. attēls). Otrkārt, visā sezonas laikā bija novērojama arbuskulu klātbūtne saknēs, kas no minimālā līmeņa jūnijā pieauga līdz vairāk nekā 80 % septembrī. Augsnes P koncentrācijas pieaugums augustā neizraisīja



4.3.3.-5. attēls. Mikorizu simbiozes intensitātes (M%), frekvences (F%) un arbuskulu intensitātes (A%) sezonālā dinamika *Plantago maritima* saknēs parauglaukumā D sāļajā mitrājā pie Liepājas ezera. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

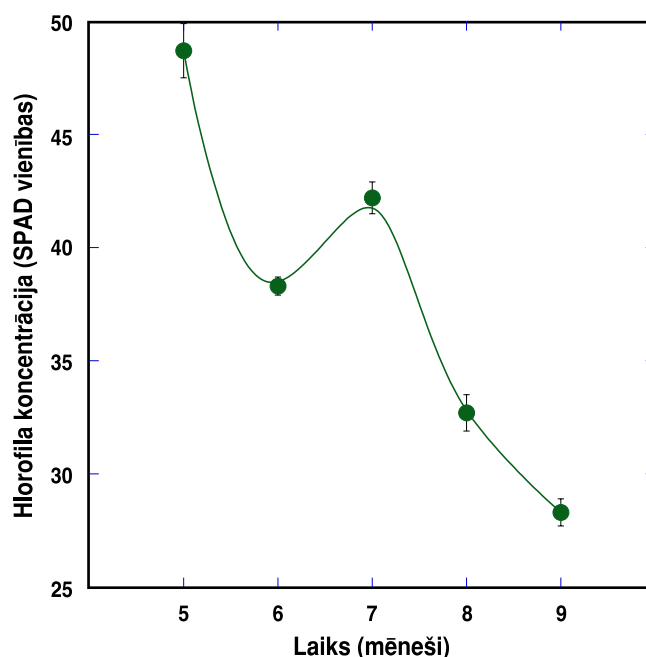


4.3.3.-6. attēls. Mikorizu simbiozes intensitāte (M%) un frekvence (F%) *Spergularia salina* saknēs parauglāukumos A un C jūnijā un augustā sāļajā mitrājā pie Liepājas ezera. VI A un VIII A – jūnijā un augustā parauglāukumā A; VI C un VIII C – augustā parauglāukumā C. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 3 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

mikorizu simbiozes kolonizācijas samazināšanos augu saknēs.

Spergularia salina mikorizu simbiozi pētīja divos parauglāukumos A un C. Mikrovides apstākļu ziņā parauglāukumi atšķirās ar to, ka parauglāukumā C novēroja tipisko augsnes kopējā sāļuma un Na jonu koncentrācijas palielinājumu maijā un jūnijā, ar sekojošu kritumu un nelielu sekundāro pieaugumu septembrī (3.1.5.-2. attēls A). Pretēji tam, parauglāukumā A nebija novērojama applūšanas ar sālsūdeni ietekme – gan augsnes kopējais sāļums, gan Na jonu koncentrācija samazinājās visā sezonas laikā no salīdzinoši zema sākuma līmeņa. Augsnes N un P koncentrācijas izmaiņas parauglāukumos sezonas laikā notika līdzīgi (3.1.5.-2. attēls B). Gan mikorizu simbiozes intensitāte, gan frekvence bija salīdzinoši vienādi zemā līmenī abu parauglāukumu augu saknēs jūnijā (4.3.3.-6. attēls). Tomēr augustā varēja novērot izteikti atšķirīgu sakņu kolonizācijas pakāpi abu parauglāukumu augiem – indivīdiem parauglāukumā A simbiozes intensitāte un frekvence bija pieaugusi līdz aptuveni 65 %, kamēr indivīdiem parauglāukumā C šie parametri bija pat samazinājušies, salīdzinot ar jūniju. Ņemot vērā augsnes sāļuma atšķirības starp parauglāukumiem, var pieņemt, ka mikorizu simbiozes samazinājums parauglāukuma C augiem ir tieši saistīts ar augstā augsnes sāļumu pastāvīgo ietekmi un tā pieaugumu sezonas otrajā pusē. Savukārt, augsnes sāļumam pakāpeniski samazinoties parauglāukumā A, mikorizu simbiozes kolonizācija augu saknēs strauji pieauga. *Spergularia salina* sakņu paraugos arbuskulas nenovēroja.

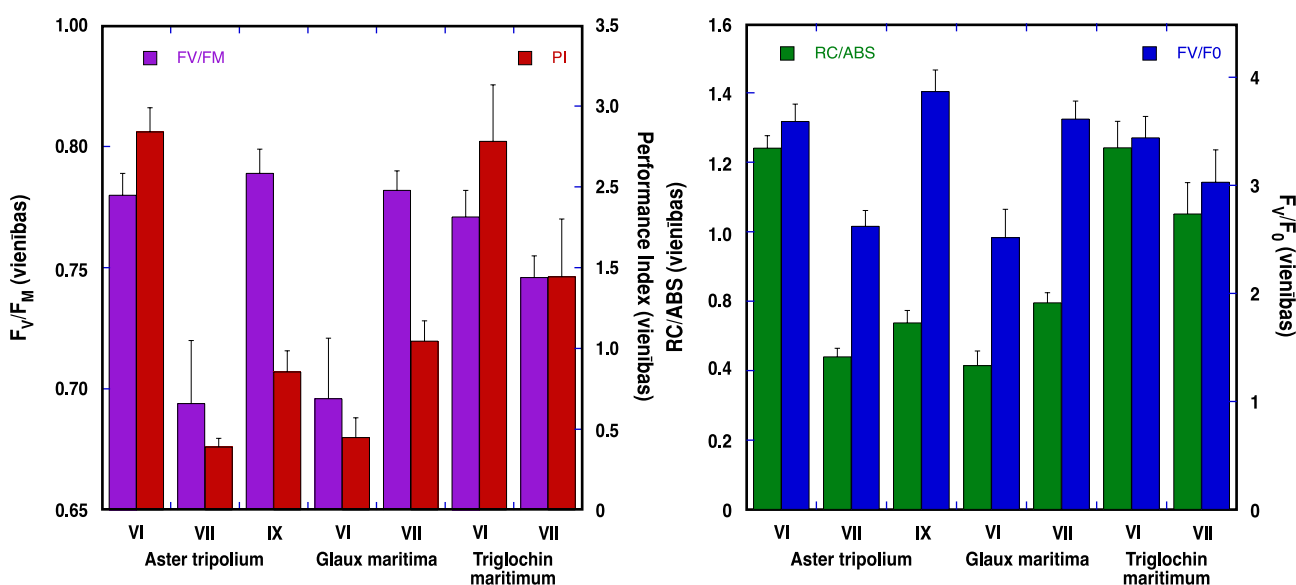
Atsevišķām augu sugām parauglāukumā A analizēja lapu hlorofila satura izmaiņas un hlorofila *a* fluorescences rādītājus veģetācijas sezonas laikā. *Aster tripolium* augu lapās visaugstākais hlorofila līmenis bija novērojams veģetācijas sezonas sākumā – maijā (4.3.3.-7. attēls). Hlorofila daudzuma



4.3.3.-7. attēls. Lapu hlorofila koncentrācijas izmaiņas *Aster tripolium* augiem parauglaukumā B sāļajā mitrājā pie Liepājas ezera. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 3 bioloģiskajiem paraugiem katram laika punktam, ar 10 netakarīgiem mērījumiem katrā paraugā.

samazināšanās jūnijā sakrīta ar augsnes sāļuma maksimumu parauglaukumā B, bet sekojošais pieaugums jūlijā – ar atbilstošu sāļuma samazināšanos. Tomēr, sezonas beigās augustā un septembrī bija raksturīga sekundāra hlorofila koncentrācijas samazināšanās, kas, iespējams, bija saistīta ar augsnes applūšanas negatīvo ietekmi.

Tā kā F_v/F_m un PI samazinājums *Aster tripolium* lapās jūlijā sakrīta ar viszemāko mikorīzu kolonizācijas līmeni saknēs, jādomā, ka tas bija saistīts ar augsnes sāļuma pieauguma ietekmi jūnijā,



4.3.3.-8. attēls. Fotosintēzes fotoķīmijas izmaiņas augu lapās parauglaukumā B sāļajā mitrājā pie Liepājas ezera. Rezultāti ir vidējie \pm SE no 5 netakarīgiem mērījumiem katram laika punktam.

kas fizioloģiskajā un simbiotisko attiecību līmenī izpaudās ar nobīdi (4.3.3.-8. attēls A). Turpretī, citi fotosistēmas II fotoķīmijas parametri (RC/ABS un F_v/F_0) parādīja salīdzinoši mazāku kritumu jūlijā, salīdzinot ar jūniju, kas, vienlaicīgi ar hlorofila satura palielināšanos jūlijā, liecināja par bioķīmisko procesu ātrāku atgriešanos optimālā stāvoklī (4.3.3.-8. attēls B). Pretstatā F_v/F_M , kas atjaunojās salīdzinoši augstā līmenī *Aster tripolium* lapās septembrī, PI šajā laikā palika zemā līmenī, kas sakrita arī ar hlorofila koncentrācijas tālāku samazinājumu. Vispārējā fotoķīmiskā aktivitāte fotosistēmā II (F_v/F_0) septembrī atjaunojās augstā līmenī, bet RC/ABS tomēr bija samazināts.

Atšķirībā no *Aster tripolium*, *Glaux maritima* fotosintēzes veiktspējas rādītāji F_v/F_M un PI, kā arī fotoķīmijas enerģijas plūsmu rādītāji RC/ABS un F_v/F_0 , jūlijā bija augstāki, nekā jūnijā, kas rādīja vispārējo vides apstākļu uzlabošanos, neraugoties uz mikorizu simbiozes kritumu līdz minimālam līmenim jūlijā (4.3.3.-8. attēls). Jādomā, ka tas saistīts ar saimniekauga lielāko izturību pret vides apstākļu izmaiņām (augšnes applūšanu), salīdzinot ar mikorizas sēni.

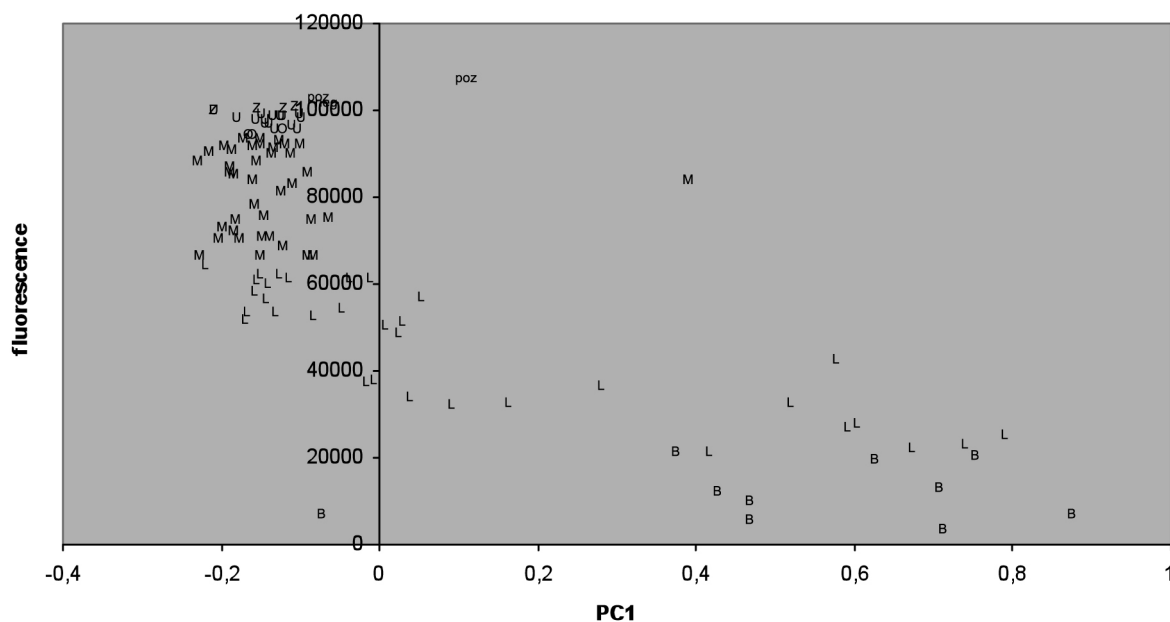
Tikai minimāls un statistiski nebūtisks F_v/F_M un PI samazinājums bija novērojums *Triglochin maritimum* augiem jūlijā, salīdzinot ar jūniju (4.3.3.-8. attēls A). Līdzīgi tam, arī fotosistēmas II fotoķīmiskā aktivitāte būtiski nemainījās, kas kopā ar mikorizu simbiozes sezonālo dinamiku liecina, ka gan *Triglochin maritimum* sēņu simbionts, gan hloroplastu fotosintēzes sistēma bija spējīgi veiksmīgi pielāgoties vides apstākļu izmaiņām augšanas vietā.

4.4. Mikorizu veidojošo sēņu sabiedrību ģenētiskā struktūra

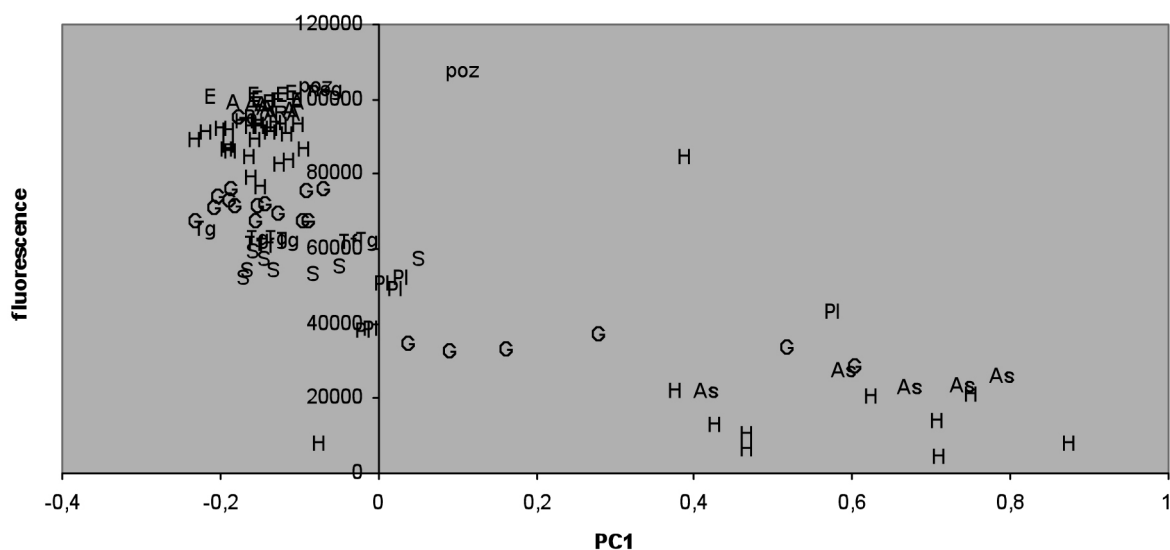
AM sēņu sabiedrību ģenētiskās struktūras raksturošanai izmantoja ribosomālās DNS 18S fragmentus. No visiem četriem izmantotajiem T-RFLP variantiem [restrikcijas enzīmi Hsp92II un HinfI ar praimeriem NS31 (zaļā fluorescences) un AM1 (zilā fluorescences)] visvairāk informācijas uzrādīja Hsp92II ar zaļo fluorescenci. Veica DNS fragmentu ģenētiskās daudzveidības principiālo komponentu analīzi gan saistībā ar parauglaukumu atrašanās vietām, gan atkarībā no saimniekauga sugas.

Mitrajos biotopos (Mērsrags un daļa no Liepājas ezera parauglaukumiem) un kāpu biotopos (Užavas un Ziemupes parauglaukumos) bija līdzīgas AM sēņu sabiedrības (4.4.-1. attēls). Toties Būšnieku ezera parauglaukumos AM sēņu sabiedrība bija līdzīga ar daļu no Liepājas ezera parauglaukumiem.

Viena saimniekauga sugas ietvaros *Hydrocotyle vulgaris* augiem Mērsraga parauglaukumos AM sēņu sabiedrība atšķīrās no Būšnieku ezera parauglaukumiem (4.4.-1. un 4.4.-2. attēls). Arī *Glaux maritima* augos novēroja līdzīgu parādību starp parauglaukumiem Mērsragā un pie Liepājas ezera. Starp Liepājas ezera parauglaukumos ievāktajiem saimniekaugiem *Aster tripolium* un atsevišķs *Plantago maritima* eksemplārs uzrādīja atšķirīgu AM sēņu sabiedrību, nekā pārējie augi. Vairāku mitro biotopu augu sugām bija novērojama līdzīga AM sēņu sabiedrība ar kāpu biotopiem.



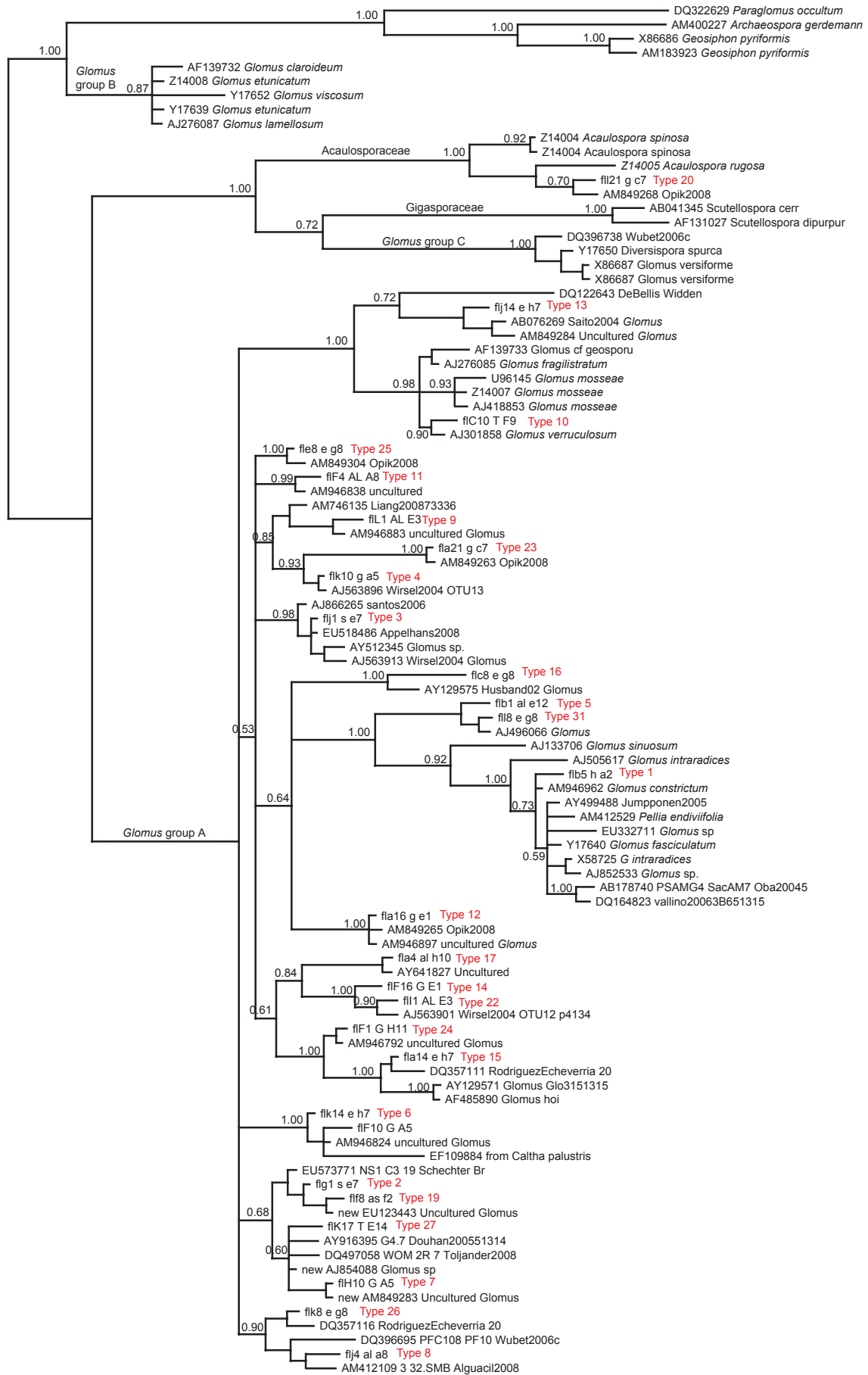
4.4.-1. attēls. AM sēņu ribosomālās DNS 18S fragmentu ģenētiskās daudzveidības atkarība no parauglaukuma atrašanās vietas. T-RFLP ar Hsp92II un NS31 praimeru. L – Liepājas ezers, B – Būšnieku ezers, M – Mērsrags, U – Užava, Z – Ziemepe, poz – pozitīvā kontrole. PC1 – principiālo komponentu vērtības, kuras ieguva pēc matemātiskās apstrādes *GenStat* datorprogrammā.



4.4.-2. attēls. AM sēņu ribosomālās DNS 18S fragmentu ģenētiskās daudzveidības atkarība no saimniekauga sugas. T-RFLP ar Hsp92II un NS31 praimeru. G – *Glaux maritima*, H – *Hydrocotyle vulgaris*, As – *Aster tripolium*, Pl – *Plantago maritima*, S – *Spergularia salina*, Tg – *Triglochin maritimum*, Tf – *Trifolium fragiferum*, A – *Alyssum gmelinii*, E – *Eryngium maritimum*, poz – pozitīvā kontrole. PC1 – principiālo komponentu vērtības, kuras ieguva pēc matemātiskās apstrādes *GenStat* datorprogrammā.

Analizējot atšķirības AM sēņu sabiedrībā vienas teritorijas ietvaros, manāma tendence, ka gan saimniekauga augšanas vieta, gan arī saimniekauga suga nosaka, kādas AM sēņu sugas kolonizēs saknes.

AM ribosomālās DNS 18S rajona klonēšanu un sekvinēšanu veica pētītajām septiņām augu



4.4.-3. attēls. Piekrastes augu sugu AM sēņu ribosomālās DNS 18S fragmentu (iezīmēti ar sarkanu, atbilst numuriem 4.4.-1. tabulā) radniecība ar NCBI datubāzē esošajām AM sēņu sekvencēm.

sugām (*Alyssum gmelinii*, *Aster tripolium*, *Eryngium maritimum*, *Glaux maritima*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Spergularia salina*, *Triglochin maritimum*) ar vairākiem paraugiem katrai sugai, kas atšķirās ar ievākšanas laiku veģetācijas sezonā vai augšanas vietu.

Pētītajiem sauso piejūras biotopu augiem novēroja ļoti augstu AM sēņu daudzveidību. No visām pētāmajām augu sugām visvairāk dažādu AM sēņu DNS sekvenču (16) konstatēja kāpu auga *Eryngium maritimum* saknēs (4.4.-1. tabula). Iespējamais AM sēņu sugu sastāvs un to īpatsvars būtiski atšķirās starp atradnēm (Ziemepe un Užava), kā arī mainījās veģetācijas sezonas laikā. *Alyssum gmelinii* augiem (kopā 13 dažādu DNS sekvenču) bija novērojams unikāls sekvenču sastāvs indivīdiem no baltās kāpas jūnijā (1., 2., 9., 10. un 22. tipa sekvences), baltās kāpas septembrī (3., 13. un 17. tipa sekvences), kā arī pelēkās kāpas (4., 5., 8., 11. un 12. tipa sekvences). Pie tam, potenciālais AM sēņu sugu sastāvs un to īpatsvars pelēkās kāpas augiem mainījās veģetācijas sezonas laikā.

No salīdzinoši mitro piekrastes biotopu augiem vislielākā AM sēņu daudzveidība bija *Glaux maritima* saknēs, kur konstatēja 14 dažādas sēņu DNS sekvences (4.4.-1. tabula). Pie tam, nebija novērojamas izteikti dominējošas sekvences. Potenciālais sēņu sugu sastāvs atšķirās divos Mērsraga parauglaukumos ar atšķirīgu sāls saturu augsnē – kopīga bija tikai 7. tipa DNS sekvence, kuru varēja novērot tikai veģetācijas sezonas pirmajā pusē jūnijā un jūlijā. Parauglaukumā A ar maksimālo augsnes sāļumu vēl bija unikālas 4., 6. un 15. tipa sekvences, kuras nebija novērojamas parauglaukumā B ar salīdzinoši zemāku vidēju augsnes sāļumu un Liepājas ezera parauglaukumā ar zemu augsnes sāļumu. Savukārt, AM sēņu sugu potenciālais sastāvs abās vietās ar vidēju un zemu sāļu saturu augsnē (Mērsraga parauglaukums B un Liepājas ezera parauglaukums) bija samērā līdzīgs. Būtiskas bija arī sekvenču sastāva un īpatsvara izmaiņas veģetācijas sezonas laikā.

Pārējiem mitro biotopu augiem bija raksturīga salīdzinoši zema AM sēņu sekvenču daudzveidība, liecinot par zemu sēņu sugu dzudzveidību (4.4.-1. tabula). Tā, *Aster tripolium* saknēs konstatēja 6 veidu sekvences, *Hydrocotyle vulgaris* – 1, *Spergularia salina* – 5, *Triglochin maritimum* – 4. Pie tam, visām minētajām augu sugām dominēja vai bija konstatējamas ievērojamā daudzumā tieši 1. tipa sekvences. Visām sugām varēja novērot arī būtiskas sēņu sugu potenciālā sastāva izmaiņas veģetācijas perioda laikā. Interesanti, ka *Hydrocotyle vulgaris* un *Spergularia salina* indivīdiem jūnijā un augustā nekonstatēja AM sēņu DNS sekvenču klātbūtni, lai arī mikorizu simbiozes intensitāte saknēs bija ievērojama.

Pētāmo septiņu augu sugu AM ribosomālās DNS 18S sekvences salīdzināja pēc to radniecības ar NCBI datubāzē esošajām sekvencēm un izveidoja atbilstošu dendrogrammu (4.4.-3. attēls). Visas jūras piekrastes biotopu augu sugu saknēs atrastās AM sekvences pārstāvēja *Glomus* grupu A, un tikai viena (20. tips no *Glaux maritima*) bija no Acolasporaceae grupas. Pilnībā nebija pārstāvētas *Glomus* grupa B, *Glomus* grupa C un Gigasporaceae grupa. Visvairāk sastopamā (101 reize) un vairākām augu sugām dominējošā 1. tipa sekvence parādīja tuvu radniecību ar AM sēni *Glomus intraradices*.

5. Diskusija

Atbilde uz jautājumu par nemikorizālu augu eksistences iespējamību ir gan ar teorētisku, gan praktisku nozīmi. Tā kā mūsdienu ziedaugu izcelšanos uzskata par evolucionāri saistītu ar mikorizu simbiozes izcelšanos (Simon *et al.* 1993), iespējami nemikorizālo augu eksistence jāsaista ar atbrīvošanos no simbiozes tālākas evolūcijas gaitā. Ņemot vērā vides apstākļu relatīvo heterogenitāti kā vispārēju biotopu īpašību, ir grūti saskatīt šāda procesa iespējamo adaptīvo jēgu (Kytöviita 2005). Jādomā arī, ka mikorizu simbiozes „obligātums“ vai „fakultatīvitate“ attiecībā pret saimniekaugu atspoguļo heterogēnas vides diferencēto ietekmi uz simbiozes partneriem. Līdz šim pieņemts uzskatīt, ka no dažādiem apstākļiem atkarīga mainīga mikorizu simbiozes pakāpe ir raksturīga fakultatīvi mikorizāliem augiem (Brundrett 2002). Šajā darbā apkopotie pētījumu rezultāti tomēr liecina, ka jūras piekrastes biotopos var novērot simbiozes intensitātes izmaiņas gan veģetācijas sezonas laikā, gan mainīgu vides apstākļu ietekmē. Tā piemēram, diviem kāpu augiem – *Alyssum gmelinii* un *Eryngium maritimum* – novēroja atšķirīgas mikorizu simbiozes dinamikas veģetācijas sezonas laikā. Ja *Alyssum gmelinii* sezonas sākumā maijā un jūnijā bija raksturīga izteikti zema simbiozes intensitāte, kas palielinājās sezonas otrajā pusē (4.2.1.-1. attēls), *Eryngium maritimum* mikorizācijas pakāpe lineāri samazinājās no maija līdz augustam, bet palielinājās tikai septembrī (4.2.2.-2. attēls). *Hydrocotyle vulgaris* augiem piejūras mitrājā bija novērojams mikorizu kolonizācijas intensitātes pieaugums sezonas laikā, bet tās absolūtais lielums un raksturs būtiski mainījās atkarībā no lokālajiem apstākļiem (4.3.1.-1. attēls). Savukārt, dažādām sugām vienādos apstākļos mitrājā pie Liepājas ezera varēja novērot krasi atšķirīgas mikorizu simbiozes dinamikas veģetācijas sezonas laikā, piemēram, *Glaux maritima* (4.3.3.-2. attēls) un *Triglochin maritimum* (4.3.3.-4. attēls). Tātad, pētījumi peļūras biotopos skaidri pierādījuši, ka arbuskulārās mikorizas sezonālā dinamika ir tieši saistīta ar saimniekauga augšanas un attīstības īpatnībām, kā novērots arī citos pētījumos (Rutsalainen *et al.* 2002). Pieņemts arī uzskatīt, ka mikorizu simbiozes sezonālo dinamiku vairāk ietekmē saimniekauga fenoloģija, nevis vides abiotiskie faktori (Bohrer *et al.* 2004). Mūsu pētījumi tomēr parāda, ka jūras piekrastes salīdzinoši mitrajos biotopos tādi būtiski vides faktori kā augsnes sāluma un augsnes applūšana nozīmīgi ietekmē mikorizu simbiozes dinamikas raksturu.

Ļoti zema mikorizu simbiozes intensitāte sakņu paraugos novērota vairākām sauso peļūras biotopu sugām un atsevišķām mitro biotopu sugām. Tā piemēram, simbiozes intensitāte zem 5 %

bija raksturīga kāpu un sauso piejūras pļavu augiem *Alyssum gmelinii*, *Carex ligERICA*, *Centaurium littorale*, *Gypsophila paniculata*, *Lathyrus marITImus*, *Linaria loeselii*, *Silene borysthenica*, kā arī mitrāju augiem *Blysmus rufus*, *Juncus gerardii*, *Spergularia salina* (4.1.2.-15. attēls). Citām sugām zema intensitāte bija novērojama tikai atsevišķās atradnēs vai atsevišķos paraugu ievākšanas laikos. Tā piemēram, simbiozes analīzes veicot periodiski visā sezonas laikā, kāpu sugai *Alyssum gmelinii* mikorizu simbiozes intensitāte pelēko kāpu biotopā septembrī sasniedza 23 % (4.2.1.-1. attēls). Īpaši būtiski, ka šajā pētījumā arbuskulu klātbūtne sakņu paraugos novērota arī tādām sugām, kuras tiek uzskatītas par nemikorizālām, piemēram, *Alyssum gmelinii* un *Triglochin marITImum*. Sajā mitrāja sugai *Triglochin marITImum* arbuskulu intensitāte likumsakarīgi pieauga veģetācijas sezonas laikā un septembrī sasniedza 24 %. Savukārt, vezikulu klātbūtne, reizēm ar izteiktiem lipīdu ieslēgumiem, novērota tradicionāli nemikorizālu dzimtu augu sugām *Alyssum gmelinii*, *Atriplex calotheca*, *Gypsophila paniculata*, *Juncus balticus*, *Silene borysthenica*, *Triglochin marITImum*. Šie novērojumi apliecina konkrētās simbiozes funkcionāli aktīvo raksturu, jo vezikulu klātbūtne ir saistīta ar aktīvu rezerves vielu uzkrāšanos, bet arbuskulas ir tās struktūras, ar kuru starpniecību notiek vielu apmaiņa starp simbiozes partneriem.

Bez tam, papildus pierādījumi funkcionālas AM mikorizu simbiozes esamībai tādām par nemikorizālām uzskatītām sugām kā *Alyssum gmelinii*, *Spergularia salina* un *Triglochin marITImum* saistīti ar AM sēnēm specifisku DNS sekvenču atrašanu šo augu sakņu paraugos (4.4.-1. tabula).

Analīzes vērts ir arī pieņēmums, ka augi no nemikorizālām dzimtām parasti aug „ekstrēmās“ vai traucētās augtenēs, kur augsnes sāļums vai periodiska applūšana traucē mikorizu simbiozes attīstību (Brundrett 2009). Varētu domāt, ka sugām ar lielāku sāļizturību vai obligātajiem halofītiem, kam paaugstināts augsnes sāļums stimulē augšanu, būs salīdzinoši zema mikorizu simbiozes intensitāte. *GlauX marITIma*, kam raksturīga maza bioloģiskās konkurences spēja līdztekus specifiskiem pielāgojumiem sāls izturībai (Rozema *et al.* 1978), parādīja salīdzinoši zemu mikorizu simbiozes intensitāti (līdz 4 %) vidēji augsta augsnes sāļuma apstākļos Mērsraga piejūras mitrājā ($EC = 10 - 15 \text{ dS m}^{-1}$), bet intensitāte palielinājās līdz 50 - 60 %, augsnes sāļumam samazinoties zem 2 dS m^{-1} mitrājā pie Liepājas ezera. Tajā pašā laikā, tādus pašos apstākļos augošā obligātā halofīta *Aster tripolium* saknēs pie Liepājas ezera varēja novērot salīdzinoši augstu mikorizu simbiozes intensitāti visas veģetācijas sezonas garumā (20 % paaugstināta sāļuma periodā un 60 % pārējā laikā). Arī *Triglochin marITImum*, kurš tiek uzskatīts par nemikorizālu sugu, mikorizu simbiozes pakāpe palielinājās līdz ar augsnes sāļuma samazināšanos līdz pat 30 %.

Viens no pētījuma uzdevumiem bija salīdzināt mikorizu simbiozes kvantitatīvos un kvalitatīvos rādītājus dažādos piejūras biotopos. Lielākajai daļai salīdzinoši sauso biotopu augu sugu novēroja salīdzinoši nelielas mikorizu intensitātes atšķirības pa gadiem vai starp dažādām atradnēm, izņemot *Ranunculus bulbosus* un *Tragopogon heterospermus* (4.1.2.-15. attēls). Pretstatā tam, daudzām salīdzinoši mitro piekrastes biotopu sugām (*Aster tripolium*, *Atriplex calotheca*, *GlauX marITIma*,

Hydrocotyle vulgaris, *Juncus balticus*, *Trifolium fragiferum*) mikorizu simbiozes intensitāte ievērojami mainījās pa gadiem un starp dažādām atradnēm (4.1.2.-15. attēls). Šāda kolonizācijas heterogenitāte, domājams, saistīta ar simbiozes intensitāti ietekmējošo vides faktoru intensitātes izmaiņām.

Tātad, paraugu ievākšanas laiks attiecībā pret veģetācijas sezonu, kā arī mainīgu, bet neidentificētu vides apstākļu ietekme var izraisīt kādas augu taksonomiskās grupas pieskaitīšanu nemikorizālai, piemēram, ja paraugi ievākti sezonālo izmaiņu minimuma punktā vai arī vietā, kur izpaužas vides faktoru negatīvā ietekme uz simbiozi.

Arbuskulārās mikorizas sēņu sabiedrību maksimālo bioloģisko daudzveidību novēroja kāpu augu saknēs (16 dažādas sekvenses *Eryngium maritimum* un 13 dažādas sekvenses *Alyssum gmelinii*). Mitro biotopu augiem visumā bija raksturīga ievērojami zemāka AM sēņu ģenētiskā daudzveidība (no 1 līdz 7 sekvenču tipiem), izņemot *Glaux maritima* saknes (14 dažādas sekvenses). Salīdzinot ar tropu augiem (Husband *et al.* 2002a), mūsu pētījumā bija ievērojami zemāka AM sēņu sabiedrību daudzveidība Tomēr, salīdzinot ar mērenā klimata pusdabiskā pļavā sastopamo AM sēņu sabiedrības bioloģisko daudzveidību divu augu saknēs (Vandenkoornhuysse *et al.* 2002), abu analizēto kāpu augu saknēs arī konstatēja ievērojamu skaitu atšķirīgu sēņu DNS sekvenču (4.4.-1. tabula).

Mitro biotopu augu saknēs bija ievērojami mazāka AM sēņu daudzveidība, ko varētu skaidrot ar augsnes applūšanu ar sāļainu ūdeni. Daudzos literatūras avotos minēts, ka šādi apstākļi samazina AM sēņu sugu daudzumu (Smith, Read 2008). Uzskata, ka optimālākie apstākļi AM sēnēm un lielāka to bioloģiskā daudzveidība ir dabiskās pļavās vai arī ar bioloģiskajām metodēm apstrādātās lauksaimniecības augsnēs (Verbruggen *et al.* 2010).

Šajā pētījumā varēja pamanīt negatīvu sakarību starp vairāku sāļo mitrāju augu sugu mikorizu simbiozes pakāpi un augsnes sāļuma pieaugumu. Visbūtiskākā abiotisko vides apstākļu ietekme uz mikorizu simbiozes intensitāti konstatēta pētījumos ar *Hydrocotyle vulgaris*. Šajā gadījumā simbiozes intensitāte palielinājās līdz ar augsnes sāļuma pieaugumu līdz 4 dS m⁻¹, bet ar turpmāku sāļuma pieaugumu mikorizācijas intensitāte samazinājās (4.3.1.-2. attēls A). Izslēdzot mainīgā augsnes sāļuma ietekmi, varēja arī konstatēt, ka *Hydrocotyle vulgaris* sakņu mikorizācijas pakāpe pozitīvi korelē ar apgaismojuma intensitāti (4.3.1.-2. attēls B). Mikorizu simbiozes intensitātes negatīvo lineāro korelāciju ar *Hydrocotyle vulgaris* lapu plātņu un kātu augšanu (4.3.1.-5. attēls) varētu skaidrot ar augšanas parametru negatīvo atkarību no apgaismojuma intensitātes palielināšanās vienlaicīgi ar gaismas stimulējošo ietekmi uz mikorizāciju. Jāatzīmē, ka visai ierobežotie pētījumi par mikorizu simbiozes saistību ar apgaismojumu parāda būtisku kolonizācijas samazinājumu ēnā augošu augu saknēs, salīdzinot ar pilnu saules gaismu (Gamage *et al.* 2004).

Sāļā mitrāja sugām *Aster tripolium* un *Trifolium fragiferum* varēja novērot mikorizu simbiozes intensitātes samazināšanos pieaugoša augsnes sāļuma ietekmē, bet īpaši izteikta negatīvā iedarbība bija *Glaux maritima* un *Spergularia salina*. Pēdējai sugai mikorizu kolonizācijas intensitāte samazinājās zem 0.5 %, augsnes sāļumam palielinoties virs 20 dS m⁻¹ salīdzinot ar 65 %, ja augsnes sāļums bija

zem 10 dS m⁻¹. Pretstatā tam, *Triglochin maritimum* mikorizu simbiozi minimāli ietekmēja augsnes sāļums, bet simbiozes pakāpe samazinājās augsnes applūšanas rezultātā. Arī *Glaux maritima* sakņu mikorizācijas pakāpi negatīvi ietekmēja augsnes applūšana.

Atšķirīgu DNS sekvenču esamība vienas sugas augu saknēs liecināja par specifiska AM sēņu sugu sastāva klātbūtni. Jādomā, ka šādas izmaiņas saistītas ar konkrēto AM sēņu sugu dažādo izturību pret noteicošajiem nelabvēlīgajiem vides faktoriem. *Glaux maritima* gadījumā šāds faktors bija augsnes sāļums, jo parauglaukumā ar maksimālo augsnes sāļumu virs 20 dS m⁻¹ šīs sugas individu saknēs bija tāda AM sēņu sugu sabiedrība, kuras netika novērotas parauglaukumos ar augsnes sāļumu zem 10 dS m⁻¹, pie tam, neatkarīgi no parauglaukuma atrašanās vietas (4.4.-1. tabula). Citiem saimniekaugiem novēroja gan sēņu sugu sastāva, gan atsevišķo sugu īpatsvara izmaiņas gan starp parauglaukiem, gan sezonas laikā. Tā piemēram, *Alyssum gmelinii* indivīdiem pelēkajās kāpās bija pilnīgi citas AM sēņu sugas, nekā indivīdiem baltajās kāpās (4.4.-1. tabula), neraugoties uz līdzīgām kopējās mikorizu simbiozes intensitātes izmaiņām veģetācijas sezonas laikā (4.2.1.-1. attēls).

Mikorizu simbiozes iespējamās adaptīvās nozīmes pētījumos īpaša nozīme ir augu fizioloģiskā stāvokļa, fotosintēzes produktivitātes un vitalitātes rādītājiem. Šajos pētījumos izmantoja nedestruktīvās analīzes metodes hlorofila satura un hlorofila *a* fluorescences parametru noteikšanai. Ja varētu novērot vienlaicīgu mikorizu simbiozes intensitātes palielināšanos augu saknēs un augu vitalitātes rādītāju pieaugumu, tas viennozīmīgi liecinātu par simbiozes tiešu ietekmi uz augu fizioloģisko stāvokli. Tomēr, lielākajā daļā pētīto piejūras augu sugu nevarēja novērot tiešu un viennozīmīgu saistību starp mikorizu simbiozes kolonizācijas pakāpi un fotosintēzes produktivitātes un vitalitātes rādītājiem, lai arī hlorofila saturs un hlorofila *a* fluorescences parametri būtiski mainījās gan veģetācijas sezonas laikā, gan vides apstākļu izmaiņu ietekmē.

Hlorofila saturs pētāmo augu lapās raksturīgi palielinājās veģetācijas sezonas laikā kāpu augiem *Alyssum gmelinii* (4.2.1.-2. attēls A) un *Eryngium maritimum* (4.2.2.-2. attēls). Līdzīgas ar augu attīstību saistītas izmaiņas novērotas arī citiem augiem (Samsone *et al.* 2007). Pretēji tam, mitrāju sugai *Hydrocotyle vulgaris* lielākajā daļā parauglaukumu varēja novērot hlorofila koncentrācijas samazinājumu (4.3.1.-6. attēls A), kas bija saistīts galvenokārt ar augsnes sāļuma un apgaismojuma ietekmi – abu faktoru pieaugums izraisīja hlorofila satura samazināšanos (4.3.1.-7. attēls). Īpaši izteikts lapu hlorofila samazinājums bija raksturīgs *Aster tripolium* augiem, apliecinot, ka nelabvēlīgu vides apstākļu ietekme vairāk izpaudās tieši krasi heterogēnajos sāļo mitrāju apstākļos un parādot augsnes sāļuma un applūšanas ietekmi (4.3.3.-7. attēls). *Eryngium maritimum* augiem parādījās zināma negatīva saistība starp lapu hlorofila saturu un mikorizu simbiozes intensitāti saknēs, kas, jādomā, bija saistīta ar specifisku no attīstības atkarīgu šo procesu pretēju regulāciju (4.2.2.-7. attēls). Mikorizu kolonizācijas negatīvā ietekme uz lapu hlorofila saturu parādīta arī citos pētījumos (Paradi *et al.* 2003).

Jūras piekrastes biotopu augu fizioloģiskais stāvoklis un vitalitāte saistībā ar fotosintēzes produktivitāti mainījās dažādi atkarībā no pētītās sugas un vides apstākļu iespējamās iedarbības.

Šādas atšķirības, acīmredzot, bija saistītas ar dažādu adaptācijas pakāpi konkrētajiem faktoriem. Tā piemēram, piekrastes baltajās kāpās augošā *Alyssum gmelinii* indivīdu vitalitāte būtiski nemainījās ne atkarībā no biotopa (baltā kāpa vai pelēkā kāpa), ne apbēršanas ar smiltīm, bet fiksēto un daļēji fiksēto kāpu kserofīta *Eryngium maritimum* indivīdiem novēroja būtisku vitalitātes samazinājumu paaugstināta nokrišņu daudzuma ietekmē. Savukārt, lai gan mikrovides apstākļi būtiski ietekmēja *Hydrocotyle vulgaris* augšanu un mikorizu simbiozi, fizioloģiskās vitalitātes rādītāji būtiski nemainījās. Līdzīgos apstākļos augošajiem *Aster tripolium* un *Glaux maritima* varēja novērot izteiktu augsnes sāļuma pieauguma negatīvo ietekmi uz indivīdu vitalitāti, kamēr *Triglochin maritimum* šī ietekme bija salīdzinoši maz izteikta (4.3.3.-8. attēls).

Pētījumos varēja novērot arī citu fotosistēmas II fotoķīmijas aspektu izmaiņas, kas atspoguļoja gan fotosintēzes negatīvās izmaiņas saistībā ar fizioloģiskās vitalitātes samazinājumu nelabvēlīgu apstākļu ietekmē, gan arī fotosintēzes atbildes reakcijas uz apstākļu maiņu ar iespējamu adaptīvu nozīmi. Pārsvārā gan negatīvās fotoķīmijas atsevišķu parametru izmaiņas bija mazāk izteiktas, nekā tās, kas raksturoja vitalitāti. Tā piemēram, *Aster tripolium* F_v/F_M un PI samazinājums augsnes sāļuma pieauguma rezultātā bija ievērojami izteiktāks, nekā RC/ABS un F_v/F_0 samazinājums (4.3.3.-8. attēls). Līdzīgi tam, *Glaux maritima* fizioloģiskā stāvokļa pasliktināšanās un vitalitātes kritums (4.3.2.-2. attēls) tikai daļēji bija saistīta ar enerģijas plūsmu intensitātes samazināšanos fotosistēmā II (4.3.2.-3. attēls). Sāļuma izmaiņas praktiski neietekmēja *Triglochin maritimum* fotosintēzes fotoķīmiju (4.3.3.-8. attēls). Ar adaptīvām fotosintēzes fotoķīmijas izmaiņām bija saistīts *Alyssum gmelinii* pētījumos novērotais nefotosintētiskās izkliedes NPQ pieaugums pelēko kāpu un balto kāpu apbērtajiem augiem, salīdzinājumā ar neapbērtiem balto kāpu indivīdiem (4.2.1.-5. attēls), jo ne augu vitalitāte, ne citi fotoķīmijas aspekti būtiski neatšķīrās (4.2.1.-2. un 4.2.1.-3. attēli). Līdzīgi tam, *Eryngium maritimum* indivīdiem Ziemupē NPQ pieaugums bija novērojams jūnijā, kam sekoja vitalitāti raksturojošo parametru F_v/F_M un PI samazinājums jūlijā. Savukārt, *Hydrocotyle vulgaris* augiem parādījās saistība starp dažādiem enerģijas izkliedes veidiem – samazinoties fotosintētiskajai izkliedei, palielinājās NPQ, un otrādi (4.3.1.-8. attēls). Interesanti, ka *Hydrocotyle vulgaris* augiem bija novērojama zināma sakarība starp relatīvo elektronu transporta ātrumu fotosistēmā II (ETR) un mikorizu simbiozes intensitāti (4.3.1.-9. attēls).

Skaidrojot mikorizu simbiozes funkcionāli-adaptīvo nozīmi piekrastes biotopu augu dzīvē, jāņem vērā gan iepriekš analizētās simbiozes sezonālās īpatnības, gan arī tās izmaiņas dažādu vides faktoru izmaiņu ietekmē. Atbilstoši klasiskajiem uzskatiem, ja noteiktu apstākļu izmaiņas laikā vai to parādīšanās tikai konkrētās pētījumu vietās sakrīt ar atbilstošām mikorizu simbiozes intensitātes izmaiņām, tas var liecināt par simbiozes adaptīvo nozīmi augu izturības palielināšanā pret atbilstošo izmaiņu negatīvo ietekmi.

Jāuzsver, ka krasi heterogēno piejūras biotopu apstākļos nebija iespējams viennozīmīgi konstatēt mikorizu iespējamo funkcionālo nozīmi minerālās barošanās procesu veicināšanā. Tā piemēram,

Hydrocotyle vulgaris augšanu praktiski neietekmēja minerālās barošanās atšķirīgais nodrošinājums dažādos parauglaukumos, un nebija novērojama saistība starp sakņu mikorizācijas pakāpi un P un N koncentrāciju augsnē vai augu audos. Tomēr, augiem salīdzinoši sausajos piejūras biotopos, kur nav novērojama tādu faktoru iedarbība, kas krasi inhibē simbiozes pakāpi (piemēram, augsnes sāļums), ir lielāka iespēja, ka augsnes minerālvielu trūkuma apstākļos mikorizu simbiozei ir būtiska adaptīvā nozīme augu augšanas nodrošināšanā.

Savukārt, mitrajos piejūras biotopos mikorizu simbiozes adaptīvā nozīme minerālā nodrošinājuma vietā varētu būt saistīta ar aizsardzību pret citiem nelabvēlīgiem apstākļiem. Augiem, kam bija novērojams izteikts mikorizas intensitātes samazinājums paaugstināta augsnes sāļuma ietekmē, būtu grūti pierādīt simbiozes pozitīvo nozīmi sāļuma negatīvās ietekmes samazināšanā uz saimniekaugu. Tomēr, pētījumos ar *Hydrocotyle vulgaris* tika konstatēts, ka sāļuma salīdzinoši neliels pieaugums ir mikorizu simbiozi veicinošs faktors (4.3.1.-2. attēls). Tātad, simbiozes indukcija augsnes sāļuma palielināšanās rezultātā varētu būt adaptīva īpašība. Jādomā, ka sāļuma ietekmes samazināšana primāri saistīta ar osmotiskā līdzsvara uzturēšanu (Feng *et al.* 2002), piemēram, akvaporīnu gēnu ekspresijas rezultātā (Quizad *et al.* 2006).

Arī mikorizu dalība aizsardzībā pret sausumu varētu būt saistīta ar tās pozitīvo ietekmi uz osmotisko līdzsvaru (Porcel, Luiz-Rozano 2004). Fakts, ka šajos pētījumos netika novērotas atbilstošas mikorizu simbiozes intensitātes izmaiņas, nenorāda iespējamās adaptīvās reakcijas iztrūkumu, jo ir pierādīts, ka aizsardzībā pret sausumu lielāka nozīme ir mikorizas sēņu augsnes hifu garumam, nevis sakņu mikorizācijas pakāpei (Angel 2007).

Pretēji datiem par mikorizu adaptīvo nozīmi augu atbildes reakcijā uz apbēršanu ar smiltīm (Maun 1998), šajos pētījumos neizdevās konstatēt izteiktas mikorizu simbiozes izmaiņas pret apbēršanu adaptēto *Alyssum gmelinii* augu saknēs atkarībā no apbēršanas. Tas tomēr nenozīmē, ka mikorizai nav noteiktas adaptīvas nozīmes šo augu vitalitātes nodrošināšanā. Interesanti, ka mikorizu simbiozes dinamika bija atšķirīga baltajās un pelēkajās kāpās augošajiem *Alyssum gmelinii* augiem, ar izteiktu pieaugumu baltajā kāpā sezonas vidū, kas norāda uz iespējamu simbiozes piedalīšanos izturības nodrošināšanā.

Lai arī pētījumā neizdevās atklāt tiešu saistību starp mikorizu simbiozes kolonizācijas intensitāti jūras piekrastes biotopu augu saknēs un augu fotosintēzes veikspējas un fizioloģiskās vitalitātes rādītājiem, iegūtie rezultāti netieši norāda, ka mikorizu simbioze ir būtisks augu funkcionālais elements dabiskajos augšanas apstākļos. Ļoti iespējams, ka mikorizu kvantitatīvās izmaiņas augu saknēs, kas noteiktas ar vienkāršām uzskaites metodēm, nekorelē ar simbiozes nodrošināto funkciju pakāpi. Literatūrā sastopama visai ierobežota apjoma informācija par mikorizu simbiozes ietekmi uz fotosistēmas II fotoķīmisko efektivitāti. Tā piemēram, konstatēta mikorizācijas pozitīvā ietekme uz F_v/F_m gan kontroles augiem, gan augiem sausuma stresa situācijā daļēji kontrolēta eksperimenta apstākļos (Oyetunji *et al.* 2007). Konstatēts arī, ka mikorizu simbioze aizsargā augus no fotosintēzes

fotoinhibēšanas gaismas stresa apstākļos, palielinot nefotoķīmisko enerģijas izkliedi (Borkowska et al. 2008). Līdzīgi tam, savvaļas augu inokulācija ar mikorizas sēni kontrolētos apstākļos izraisīja fotosintēzes fotoķīmisko procesu aktivāciju, it īpaši, enerģijas efektīvas izmantošanas līmenī (Zubek et al. 2009). Jādomā, ka mikorizas darbības efektivitātē, it īpaši, minerālās barošanās nodrošināšanā, būtiska nozīme ir ne tikai auga saknēs esošajām hifām, bet arī augsnes hifu daudzumam (Angel 2007). Nevar izslēgt arī iespēju, ka, attiecībā uz auga aizsargreakcijām, salīdzinoši neliela mikorizu kolonizācijas pakāpe auga saknēs darbojas kā funkcionālais slēdzis, kas inducē noteiktu signālsistēmu darbību un sekojošas bioķīmiskās un fizioloģiskās izmaiņas, kas nodrošina saimniekauga efektīvu veiktspēju konkrētajos vides apstākļos.

6. Secinājumi

1. Dažādām jūras piekrastes augu sugām novērotas krasi atšķirīgas mikorizu simbiozes intensitātes pakāpes un dažādas anatomiskās struktūras, kas liecina par konkrēto simbiotisko mijiedarbību funkcionālajām īpatnībām. Mitro piejūras biotopu augu sugām raksturīgas salīdzinoši lielākas mikorizu simbiozes intensitātes izmaiņas pa gadiem un starp vietām ar dažādiem mikrovides apstākļiem nekā sauso piejūras biotopu augu sugām. Salīdzinoši augsta arbuskulārās mikorizas sēņu ģenētiskā daudzveidība raksturīga kāpu sugām (*Alyssum gmelinii* un *Eryngium maritimum*) un tikai vienai sāļā mitrāja sugai (*Glaux maritima*).
2. Visām 30 pētītajām jūras piekrastes biotopu augu sugām sakņu paraugos novērotas mikorizu simbiozei raksturīgas struktūras – hifas, vezikulas un arbuskulas, atsevišķos gadījumos – arī sporas un citu sēņu endofītu struktūras. Par nemikorizālām uzskatītu augu sugu sakņu paraugos atklāti arbuskulārās mikorizas sēnēm specifiski DNS fragmenti. Vairākām sugām raksturīgā zemā simbiozes intensitāte (zem 10 %) liecina par mikorizu simbiozes iespējamo fakultatīvo raksturu.
3. Mikorizu simbiozes kolonizācijas intensitātes un frekvences izmaiņas, kā arī sēņu sugu sastāva atšķirības veģetācijas sezonas laikā ir saistītas gan ar saimniekauga augšanas un attīstības īpatnībām, gan ar vides abiotisko faktoru ietekmi. Dažādas saimniekauga-mikorizas kombinācijas parāda dažādu jutību pret nelabvēlīgiem vides faktoriem. Vides faktoru ietekme īpaši izpaužas salīdzinoši mitro piejūras biotopu augiem, kur simbiozei daļēji nelabvēlīgi apstākļi ir applūšana ar ūdeni un augsnes sāļuma palielināšanās. Atšķirīgos biotopos (baltā un pelēkā kāpa *Alyssum gmelinii* augiem) un nelabvēlīgu vides apstākļu ietekmē (augšnes sāļuma pieaugums *Glaux maritima* augiem) novērotas atšķirīgas mikorizas sēņu sabiedrības.
4. Piekrastes augu lapu hlorofila saturs un hlorofila *a* fluorescences parametri būtiski mainās gan veģetācijas sezonas laikā, gan vides apstākļu izmaiņu ietekmē. Nevar konstatēt tiešu mikorizu simbiozes saistību ar augu vitalitāti un fotosintēzes veiktspēju. Novērota negatīva sakarība starp lapu hlorofila saturu un mikorizu simbiozes intensitāti *Eryngium maritimum*, kā arī sakarība starp mikorizu simbiozes intensitāti un relatīvo elektronu transporta ātrumu fotosistēmā II *Hydrocotyle vulgaris*.
5. Pētījumā nav novērota tieša saistība starp mikorizu simbiozi un minerālās barošanās nodrošināšanu. Krasi heterogēnos jūras piekrastes biotopu apstākļos, it īpaši, sāļajā mitrājā, mikorizu simbioze vairāk saistīta ar augu izturības veicināšanu. Novērots mikorizu simbiozes adaptīvais raksturs attiecībā uz augsnes sāļumu un gaismu.

7. Aizstāvēšanai izvirzītās tēzes

1. Visas piejūras biotopu augu sugas ir mikorizālas.
2. Heterogēni vides apstākļi dažādi ietekmē saimniekauga un mikorizu veidojošās sēnes fizioloģiju.
3. Mikorizu simbiozes daudzveidība jūras piekrastes augiem izpaužas gan attiecībā uz simbiozes intensitātes, gan to veidojošo sēņu sugu sastāva izmaiņām veģetācijas sezonas laikā un vides faktoru ietekmē.

8. Literatūras saraksts

- Allaby M (2004) *Dictionary of Plant Sciences*. Oxford University Press, New York.
- Allen N, Nordlander M, McGonigle T, Basinger J, Kaminskyj S (2006) Arbuscular mycorrhizae on Axel Heiberg Island (80°N) and at Saskatoon (52°N) Canada. *Can J Bot* 84: 1094–1100.
- Apel K, Hirt H (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55: 373–399.
- Aučina A, Rudawska M, Leski T, Skridaila A, Riepšas E, Iwanski M (2007) Growth and mycorrhizal community structure of *Pinus sylvestris* seedlings following the addition of forest litter. *Appl Env Microbiol* 73: 4867–4873.
- Augé RM, Moore JL, Cho K, Stutz JC, Sylvia DM, Al-Agely AK, Saxton AM (2003) Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *J Plant Physiol* 160: 1147–1156.
- Augé RM, Toler HD, Moore JL, Cho K, Saxton AM (2007) Comparing contributions of soil versus root colonization to variations in stomatal behavior and soil drying in mycorrhizal *Sorghum bicolor* and *Cucurbita pepo*. *J Plant Physiol* 164: 1289–1299.
- Augé RM, Toler HD, Sams CE, Nasim G (2008) Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. *Mycorrhiza* 18: 115–121.
- Aviziene D, Pakalnis R, Sendzikaite J (2008) Status of Red-listed species *Eryngium maritimum* L. on the Lithuanian coastal dunes. *Environmental Engineering*, The 7th International Conference, Vilnius Gediminas Technical University, Vilnius, pp. 22–28.
- Bago B, Pfeffer PE, Douds DD, Brouillette J, Bécard G, Shachar-Hill Y (1999) Carbon metabolism in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as revealed by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Plant Physiol* 121: 263–271.
- Bais HP, Prithiviraj B, Jha AK, Ausubel FM, Vivanco JM (2005) Mediation of pathogen resistance by exudation of antimicrobials from roots. *Nature* 434: 217–221.
- Bécard G, Kosuta S, Tamasloukht M, Séjalon-Delmas N, Roux C (2004) Partner communication in the arbuscular mycorrhizal interaction. *Can J Bot* 82: 1186–1197.
- Bécard G, Piché Y (1989) Fungal growth stimulation by CO₂ and root exudates in vesicular-arbuscular

- mycorrhizal symbiosis. *Appl Env Microbiol* 55: 2320–2325.
- Besserer A, Puech-Pagés V, Kiefer P, Gomez-Roldan V, Jauneau A, Roy S, Portais J-C, Roux C, Bécard G, Séjalon-Delmas N (2006) Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biology* 7: 1239–1247.
- Bidratondo MI, Redecker D, Hijri I, Wiemken A, Bruns TD, Dominguez L, Sersic A, Leake JR, Read DJ (2002) Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 419: 389–392.
- Błaszowski J, Ryszka P, Oehl F, Koegel S, Wiemken A, Kovács GM, Redecker D (2009) *Glomus achrum* and *G. bistratum*, two new species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) found in maritime sand dunes. *Botany* 87: 260–271.
- Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV (2003) Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation in plants and other organisms. *Ann Bot* 91: 179–194.
- Bohrer KE, Friese CF, Amon JP (2004) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza* 14: 329–337.
- Borkowska B, Balla I, Szucs E, Michaczuk B (2008) Evaluation of the response of micropropagated peach rootstock 'Cadaman' and cv. 'Cresthaven' to mycorrhization using chlorophyll *a* fluorescence method. *J Fruit Ornam Plant Res* 16: 243–260.
- Briens M, Larher F (1982) Osmoregulation in halophytic higher plants: a comparative study of soluble carbohydrates, polyols, betaines and free proline. *Plant Cell Env* 5: 287–292.
- Brown AB, Bledsoe C (1996) Spatial and temporal dynamics of mycorrhizas in *Jaumea carnosa*, a tidal saltmarsh halophyte. *J Ecol* 84: 703–715.
- Brundrett M (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Begon M, Fitter AH, MacFayden A (eds) *Advances in Ecological Research*. Vol. 21. Academic Press, pp. 171–256.
- Brundrett M (2004) Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol Rev* 79: 473–495.
- Brundrett MC (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol* 154: 275–304.
- Brundrett MC (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320: 37–77.
- Buee M, Rossignol M, Jauneau A, Ranjeva R, Bécard G (2000) The presymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Mol Plant-Microbe Interact* 13: 693–698.
- Cakan H, Karatas C (2006) Interactions between mycorrhizal colonization and plant life forms along the successional gradient of coastal sand dunes in the eastern Mediterranean, Turkey. *Ecol Res* 21: 201–310.
- Campagnac E, Sahraoui AL-H, Debiante D, Fontaine J, Laruelle F, Garçon G, Verdin A, Durand R, Shirali P, Grandmougin-Ferjani A (2010) Arbuscular mycorrhiza partially protect chicory roots against oxidative stress induced by two fungicides, fenpropimorph and fenhexamid. *Mycorrhiza*

20: 167–178.

Campbell NA (1996) *Biology: Concepts and Applications*. 4th Ed. Benjamin-Cummings.

Carpentier R (2005) Influence of high light intensity on photosynthesis: photoinhibition and energy dissipation. In: Pessaraki M (ed) *Handbook of Photosynthesis*. Marcel Dekker, New York, pp. 327–342.

Carvalho LM, Caçador I, Martins-Loução MA (2001) Temporal and spatial variation of arbuscular mycorrhizas in salt marsh plants of the Tagus estuary (Portugal). *Mycorrhiza* 11: 303–309.

Carvalho LM, Caçador I, Martins-Loução MA (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance root cadmium and copper accumulation in the roots of the salt marsh plant *Aster tripolium* L. *Plant Soil* 285: 161–169.

Cavagnaro TR, Gao L-L, Smith FA, Smith SE (2001) Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytol* 151: 469–475.

Cavagnaro TR (2008) The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc nutrition under low soil zinc concentrations: a review. *Plant Soil* 304: 315–325.

Cavagnaro TR, Jackson LE, Six J, Ferris H, Goyal S, Asami D, Scow KM (2007) Arbuscular mycorrhizas, microbial communities, nutrient availability, and soil aggregates in organic tomato production. *Plant Soil* 282: 209–225.

Chen YL, Brundrett MC, Dell B (2000) Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globulus* and *E. urophylla*. *New Phytol* 146: 545–556.

Clayton JS, Bagyaraj DJ (1984) Vesicular-arbuscular mycorrhizas in submerged aquatic plants of New Zealand. *Aquatic Bot* 19: 251–262.

da Silva GA, dos Santos BA, Alves MV, Maia LC (2001) Arbuscular mycorrhiza in species of Commelinidae (Liliopsida) in the State of Pernambuco (Brazil). *Acta Bot Brasil* 15: 155–165.

Dalpe Y, Aiken SG (1998) Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Festuca* species in the Canadian High Arctic. *Can J Bot* 76: 1930–1938.

Davy AJ, Costa CSB, Proudfoot AM, Yallop AR, Mohamed MF (1998) Biotic interactions in plant communities of saltmarshes. In: Harris T, Sherwood B (eds) *British Saltmarshes*. Linnean Society/Samara Publishing, Cardigan.

Demmig-Adams B, Adams WWIII (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43: 599–626.

Dickson S, Smith FA, Smith SE (2007) Structural differences in arbuscular symbioses: more than 100 years after Gallaud, where next? *Mycorrhiza* 17: 375–393.

Dong M (1995) Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia* 101: 282–288.

Driver JD, Holben WE, Rillig MC (2005) Characterization of glomalin as a hyphal wall component of

- arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 37: 101–106.
- Druva-Lūsīte I, Liepiņa L, Skujiņš J, Antonijs A (2005) Nitrogen, phosphorus and potassium influence on infections by arbuscular mycorrhizal fungi in *Dactylis glomerata* roots. *11 International Scientific conference proceedings*, Jelgava, LLU, pp. 6–9.
- Edel-Hermann V, Dreumont C, Pérez-Piqueres A, Steinberg C (2004) Terminal restriction fragment length polymorphism analysis of ribosomal RNA genes to assess changes in fungal community structure in soils. *FEMS Microbiol Ecol* 47: 397–404.
- Escudero V, Mendoza R (2005) Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza* 15: 291–299.
- Feng G, Song YC, Li XL, Christie P (2003) Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to utilization of organic sources of phosphorus by red clover in a calcareous soil. *Appl Soil Ecol* 22: 139–148.
- Feng G, Zhang FS, Li XC, Tian CY, Tang C, Rengel Z (2002) Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza* 12: 185–190.
- Fester T, Hause G (2005) Accumulation of reactive oxygen species in arbuscular mycorrhizal roots. *Mycorrhiza* 15: 373–379.
- Finlay R (2005) Action and interaction in the mycorrhizal hyposphere – a re-evaluation of the role of mycorrhizas in nutrient acquisition and plant ecology. In: BassiriRad H (ed) *Nutrient Acquisition by Plants: An Ecological Perspective*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 221–276.
- Fontenla S, Godoy R, Rosso P, Havrylenko M (1998) Root associations in *Austrocedrus* forest and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. *Mycorrhiza* 8: 29–33.
- Francis R, Read DJ (1995) Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Can J Bot* 73: S1301–S1309.
- Fritz M, Jakobsen I, Lyngkjær MF, Thordal-Christensen H, Pons-Kühnemann J (2006) Arbuscular mycorrhiza reduces susceptibility of tomato to *Alternaria solani*. *Mycorrhiza* 16: 413–419.
- Fujiyoshi M, Kagawa A, Nakatsubo T, Masuzawa T (2006) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and soil developmental stages on herbaceous plants growing in the early stage of primary succession on Mount Fuji. *Ecol Res* 21: 278–284.
- Gamage HK, Singhakumara BMP, Ashton MS (2004) Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *J Tropical Ecol* 20: 525–534.
- Garcia-Garrido JM, Ocampo JA (2002) Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J Exp Bot* 53: 1377–1386.
- Garg N, Kaur GA (2006) Arbuscular mycorrhiza: Nutritional aspects. *Arch Agron Soil Sci* 52: 593–606.
- Gemma JN, Koske RE (1997) Arbuscular mycorrhizae in sand dune plants of the North Atlantic coast of the U.S.: field and greenhouse inoculation and presence of mycorrhizae in plant stock. *J Env*

Manage 50: 251–264.

- Gemma JN, Koske RE, Carreiro M (1989) Seasonal dynamics of selected species of VA mycorrhizal fungi in a sand dune. *Mycol Res* 92: 317–321.
- Genre A, Chabaud M, Timmers T, Bonfante P, Barker DG (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection. *Plant Cell* 17: 3489–3499.
- Giovannetti M (1985) Seasonal variation of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune. *Transact British Mycol Soc* 84: 679–684.
- Giri B, Kapoor R, Mukerji KG (2003) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and salinity on growth, biomass, and mineral nutrition of *Acacia auriculiformis*. *Biol Fertil Soils* 38: 170–175.
- Govindjee (1995) Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll *a* fluorescence. *Aust J Plant Physiol* 22: 131–160.
- Gregory PJ (2006) *Plant Roots: their Growth, Activity and Interaction with Soils*. Blackwell Publishing.
- Greipsson S, El-Mayas H (2000) Arbuscular mycorrhizae of *Leymus arenarius* on coastal sands and reclamation sites in Iceland and response to inoculation. *Restor Ecol* 8: 144–150.
- Grime JP, Mackey JML, Hillier SH, Read DJ (1987) Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420–422.
- Habte M, Schmitt D (2005) Antagonistic interactions between plant parasitic nematodes and arbuscular mycorrhizal fungi. Mehrotra (ed) *Mycorrhiza: Role and Applications*. Allied Publishers, Mumbai, pp. 183–200.
- Harley JL, Harley EL (1987) A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytol* 105: 1–102.
- Harrison MJ (2005) Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu Rev Microbiol* 59: 19–42.
- Hartmann A, Rothballer M, Schmid M (2008) Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant Soil* 312: 7–14.
- Hawkins HJ, Johansen A, George E (2000) Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226: 275–285.
- He X-H, Critchley C, Bledsoe C (2003) Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Crit Rev Plant Sci* 22: 531–567.
- Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.
- Helgason T, Fitter A (2005) The ecology and evolution of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologist* 19: 96–100.
- Herrera-Medina MJ, Tamayo MI, Vierheilig H, Ocampo JA, Garcia-Garrido (2008) The jasmonic acid signalling pathway restricts the development of the arbuscular mycorrhizal association in tomato. *J Plant Growth Reg* 27: 221–230.
- Hijri M, Sanders R (2004) The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is haploid and has

- a small genome size in the lower limit of eukaryotes. *Fungal Genet Biol* 41: 253–261.
- Hildebrandt U, Kaklorf M, Bothe H (1999) The zinc violet and its colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *J Plant Physiol* 154: 709–711.
- Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H (2007) Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* 68: 139–146.
- Hirrel MC, Gerdemann JW (1980) Improved growth of onion and bell pepper in saline soils by two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci Soc Am J* 44: 654–655.
- Hirsch AM, Bauer WD, Bird DM, Cullimore J, Tyler B, Yoder JI (2003) Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology* 84: 858–868.
- Hundt R (1985) Phytosociological and ecological aspects of the dunes on the Isle Rügen, Baltic Sea. *Vegetatio* 61: 97–103.
- Husband R, Herre EA, Turner SL, Gallery R, Young JPW (2002a) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Mol Ecol* 11: 2669–2678.
- Husband R, Herre EA, Young JPW (2002b) Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiol Ecol* 42: 131–136.
- Ieviņa B (2009) *Molekulāro marķieru sistēmu pielietojums jūrmalas zilpodzes Eryngium maritimum L. Ziemeļeiropas populāciju ģenētiskās daudzveidības analīzei*. Maģistra darbs, LU, Rīga, 100 lpp.
- Ievinsh G (2006) Biological basis of biological diversity: physiological adaptations of plants to heterogeneous habitats along a sea coast. *Acta Univ Latv* 710: 53–79.
- Ievinsh G (2010) *Plant Adaptations to Heterogeneous Environment: Coastal Species*. Manuscript, 200 p.
- Ipsilantis I, Sylvia DM (2007) Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wetland plants. *Appl Soil Ecol* 35: 261–271.
- Isayenkov S, Mrosk C, Stenzel I, Strack S, Hause B (2005) Suppression of allene oxide cyclase in hairy roots of *Medicago truncatula* reduces jasmonate levels and the degree of mycorrhization with *Glomus intraradices*. *Plant Physiol* 139: 1401–1410.
- Jacobson KM (1997) Moisture and substrate stability determine VA-mycorrhizal fungal community distribution and structure in an arid grassland. *J Arid Env* 35: 59–75.
- Janos DP, Garamszegi S, Beltran B (2008) Glomalin extraction and measurement. *Soil Biol Biochem* 40: 728–739.
- Javot H, Pumplun N, Harrison MJ (2007) Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport, properties and regulatory roles. *Plant Cell Env* 30: 310–322.
- Jerling L (1988) Clone dynamics, population dynamics and vegetation pattern of *Glaux maritima* on a Baltic sea shore meadow. *Vegetatio* 74: 171–185.
- Johansen A, Jensen ES (1996) Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biol Biochem* 28: 73–81.

- Joner EJ, Briones R, Leyval C (2000) Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant Soil* 226: 227–234.
- Jumpponen A (2001) Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11:207–211.
- Jumpponen A, Trappe JM (1998) Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytol* 140: 295–310.
- Juniper S, Abbott LK (2006) Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16: 371–379.
- Kabir Z, O'Halloran IP, Fyles JW, Hamel C (1997) Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization: Hyphal density and mycorrhizal root colonization. *Plant Soil* 192: 285–293.
- Kaldrof M, Kuhn AJ, Schroder WH, Hildebrandt U, Bothe H (1999) Selective element deposits in maize colonized by a heavy metal tolerance conferring arbuscular mycorrhizal fungus. *J Plant Physiol* 154: 718–728.
- Karandashov V, Bucher M (2005) Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends Plant Sci* 10: 22–29.
- Khan AG (1974) The occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes and xerophytes, and of endogene spores in adjacent soils. *J Gen Microbiol* 81: 7–14.
- Kiers ET, Lovelock CE, Krueger EL, Herra EA (2000) Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecol Lett* 3: 106–113.
- Klavina D, Druva-Lusite I, Gailite A (2009) Asymbiotic cultivation *in vitro* of the endangered orchid *Cypripedium calceolus* L. and some aspects of ex vitro growth. *Acta Horticult* 812: 539–544.
- Koide RT, Mosse B (2004) A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza* 14: 145–163.
- Kosuta S, Chabaud M, Lougnon G, Gough C, Dénarié J, Barker DG, Bécard G (2003) A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific *MtENOD11* expression in roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol* 131: 952–962.
- Kovács GM, Balázs T, Péntes Z (2007) Molecular study of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing the sporophyte of the eusporangiate rattlesnake fern (*Botrychium virginianum*, Ophioglossaceae). *Mycorrhiza* 17: 597–605.
- Kyde MM, Gould AB (2000) Mycorrhizal endosymbiosis. In: Bacon WB, White JF (eds) *Microbial Endophytes*. Marcel Dekker, NY, pp. 161–198.
- Kytöviita M-M (2005) Asymmetric symbiont adaptation to Arctic conditions could explain why high Arctic plants are non-mycorrhizal. *FEMS Microbiol Ecol* 53: 27–32.
- Labuz TA (2007) Evaluation of past and present sea holly (*Eryngium maritimum*) habitats on Polish coastal dunes. *Acta Univ Latv* 723: 99–114.
- Landis FC, Gargas A, Givnish TJ (2004) Relationship among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular

- plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytol* 164: 493–504.
- Lee J, Young JPW (2009) The mitochondrial genome sequence of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* isolate 494 and implications for the phylogenetic placement of *Glomus*. *New Phytol* 183: 200–211.
- Leigh J, Hodge A, Fitter AH (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytol* 181: 199–207.
- Lekberg Y, Koide RT, Rohr JR, Aldrich-Wolfe L, Morton JB (2007) Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *J Ecol* 95: 95–105.
- Little LR, Maun MA (1996) The 'Ammophila problem' revisited: a role for mycorrhizal fungi. *J Ecol* 84: 1–7.
- Logan VS, Clarke PJ, Allaway WG (1989) Mycorrhizas and root attributes of plants of coastal sand-dunes of New South Wales. *Aust J Plant Physiol* 16: 141–146.
- Lusk JM, Reekie EG (2007) The effect of growing season length and water level fluctuations on growth and survival of two rare and at risk Atlantic Coastal Plain flora species, *Coreopsis rosea* and *Hydrocotyle umbellata*. *Can J Bot* 85: 119–131.
- Mason E (1928) Note on the presence of mycorrhiza in the roots of salt marsh plants. *New Phytol* 27: 193–195.
- Maun MA (1998) Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Can J Bot* 76: 713–738.
- Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J Exp Bot* 51: 659–668.
- Medina M, Gagnon H, Piche Y, Ocampo J, Garrido J, Vierheilig H (2003) Root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi is affected by the salicylic acid content of the plant. *Plant Sci* 164: 993–998.
- Merryweather J, Fitter A (1998) The arbuscular mycorrhizal fungi of *Hyacinthoides non-scripta* II. Seasonal and spatial patterns of fungal populations. *New Phytol* 138: 131–142.
- Miller RM (1979) Some occurrences of vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert. *Can J Bot* 57: 619–623.
- Mittova V, Theodoulou FL, Kiddle G, Volokita M, Tal M, Foyer CH, Guy M (2004) Comparison of mitochondrial ascorbate peroxidase in the cultivated tomato, *Lycopersicon esculentum*, and its wild, salt-tolerant relative, *L. pennelli* – a role for matrix isoforms in protection against oxidative damage. *Plant Cell Env* 27: 237–250.
- 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. *Funct Ecol* 18: 554–562.
- Moriera M, Nogueira MA, Tsai SM, Gomes-da-Costa SM, Cardoso EJBN (2007) Sporulation and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Brazil Pine in the field and in the greenhouse. *Mycorrhiza* 17: 519–526.

- Mummey DL, Rillig MC, Holben WE (2005) Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis. *Plant Soil* 271: 83–90.
- Nautiyal CS, DasGupta SM (2007) Screening of plant growth-promoting rhizobacteria. In: Varma A, Oelmüller R (eds) *Advanced Techniques in Soil Microbiology*. Soil Biology, Volume 11. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 363–365.
- Navazio L, Moscatiello R, Genre A, Novero M, Baldan B, Bonfante P, Mariani P (2007) A diffusible signal from arbuscular mycorrhizal fungi elicits a transient cytosolic calcium elevation in host plant cells. *Plant Physiol* 144: 673–681.
- Noldt G (2000) *Swietenia macrophylla King un Carapa guianensis Aubl. (Meliaceae) sakņu raksturojums atšķirīgos augšanas apstākļos*. Promocijas darba kopsavilkums. Latvijas Universitāte, Hamburga, Rīga.
- O'Connor PJ, Smith SE, Smith FA (2001) Arbuscular mycorrhizal associations in the southern Simpson Desert. *Aust J Bot* 49: 493–499.
- Olsson PA, Eriksen B, Dahlberg A (2004) Colonization by arbuscular mycorrhizal and fine endophytic fungi in herbaceous vegetation in the Canadian High Arctic. *Can J Bot* 82: 1547–1556.
- Öpik M, Metsis M, Daniell TJ, Zobel M, Moora M (2009) Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytol* 184: 424–437.
- 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.
- Öpik M, Moora M, Liira J, Zobel M (2006) Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *J Ecol* 94: 778–790.
- Öpik M, Moora M, Zobel M, Saks Ü, Wheatley R, Wright F, Daniell T (2008a) High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytol* 179: 867–876.
- Öpik M, Saks Ü, Kennedy J, Daniell T (2008b) Global diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi – community composition and links with functionality. In Varma A. (ed) *Mycorrhiza* Third Edition. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Osborn AM, Moore ERB, Timmis KN (2000) An evaluation of terminal – restriction fragment length polymorphism (T-RFLP) analysis for the study of microbial community structure and dynamics. *Env Microbiol* 2: 39–50.
- Ouziad F, Wilde P, Schmelzer E, Hildebrandt U, Bothe H (2006) Analysis of expression of aquaporins and Na⁺/H⁺ transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress. *Env Exp Bot* 57: 177–186.
- Oyetunji OJ, Ekanayake IJ, Osonubi O (2007) Chlorophyll fluorescence analysis for assessing water deficit and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation in cassava (*Manihot esculenta*

- Crantz). *Adv Biol Res* 1: 108–117.
- Pacjham JR, Willis AJ (1997) *Ecology of Sand Dunes, Salt Marsh and Shingle*. Chapman & Hall, London.
- Paradi I, Bratek Z, Lang F (2003) Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus supply on polyamine content, growth and photosynthesis of *Plantago lanceolata*. *Biol Plant* 46: 563–569.
- Parniske M (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Rev Microbiol* 6: 763–775.
- Paszkowski U (2006) A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses 2006. *New Phytol* 172: 35–46.
- Pawlowska TE, Taylor JW (2004) Organization of genetic variation in individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 427: 733–737.
- Pendleton RL, Smith BN (1983) Vesicular-arbuscular mycorrhizae of weedy and colonizer plant species at disturbed sites in Utah. *Oecologia* 59: 296–301.
- Perumal JV, Maun MA (1999) The role of mycorrhizal fungi in growth enhancement of dune plants following burial in sand. *Funct Ecol* 13: 560–566.
- Peterson RL, Massicotte HB (2004) Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces. *Can J Bot* 82: 1074–1088.
- Pīterāns A, Vimba E, Vulfa L (1975) *Zemāko augu sistemātika*. Rīga. Zvaigzne.
- Porcel R, Ruiz-Lozano JM (2004) Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *J Exp Bot* 55: 1743–1750.
- Pozo MJ, Slezack-Deschaumes S, Dumas-Gaudot E, Gianinazzi S, Azcón-Aguilar C (2002) Plant defense responses induced by arbuscular mycorrhizal fungi. In: Gianinazzi S, Schüepp H, Barea JM, Haselwandter K (eds) *Mycorrhizal Technology in Agriculture: from Genes to Bioproducts*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 103–111.
- Purin S, Rillig MC (2008) Immuno-cytolocalization of glomalin in the mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Soil Biol Biochem* 40: 1000–1003.
- Ramani B, Reeck T, Debez A, Stelzer R, Huchzermeyer B, Schmidt A, Papenbrock J (2006) *Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L.: two halophytes, two strategies to survive in saline habitats. *Plant Physiol Biochem* 44: 395–408.
- Raquena N, Serrano E, Ocon A, Breuninger M (2007) Plant signals and fungal perception during arbuscular mycorrhiza establishment. *Phytochemistry* 68: 33–40.
- Raven JA, Edwards D (2001) Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *J Exp Bot* 52: 381–401.
- Read DJ (1999) The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. In: Press MC, Scholes JD, Barker MG (eds) *Physiological Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 133–152.

- Read DJ, Hasselwandter K (1981) Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytol* 88: 341–352.
- Read DJ, Koucheki HK, Hodgson J (1976) Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. I. The occurrence of infection. *New Phytol* 77: 641–653.
- Read DJ, Perez-Moreno J (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytol* 157: 475–492.
- Redecker D, Hirji I, Wiemken A (2003) Molecular identification of arbuscular mycorrhizal fungi in roots: perspectives and problems. *Folia Geobot* 38: 113–124.
- Roda JJ, Díaz G, Torres P (2008) Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of the salt marsh plant *Inula crithmoides* L. along a salinity gradient. *Arid Land Res Manage* 22: 310–319.
- Rodríguez-Echeverría S, Freitas H (2006) Diversity of AMF associated with *Ammophila arenaria* ssp. *arundinacea* in Portuguese sand dunes. *Mycorrhiza* 16: 543–552.
- Rozema J, Buizer DAG, Fabritus HE (1978) Population dynamics of *Glaux maritima* and ecophysiological adaptations to salinity and inundation. *Oikos* 30: 539–548.
- Ruiz-Lozano JM, Azcon R, Gomez M (1996) Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants. *Physiol Plant* 98: 767–772.
- Ruotsalainen AL, Väre H, Vestberg M (2002) Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs. *Mycorrhiza* 12: 29–36.
- Russell J, Bulman S (2005) The liverwort *Marchantia foliacea* forms a specialized symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi in the genus *Glomus*. *New Phytol* 165: 567–579.
- Salzer P, Corbière H, Boller T (1999) Hydrogen peroxide accumulation in *Medicago truncatula* roots colonized by the arbuscular mycorrhiza-forming fungus *Glomus intraradices*. *Planta* 208: 319–325.
- Samsone I, Andersone U, Vikmane M, Ieviņa B, Pakarna G, Ievinsh G (2007) Nondestructive methods in plant biology: an accurate measurement of chlorophyll content by a chlorophyll meter. *Acta Univ Latv* 723: 145–154.
- Sanders IR (2003) Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Trends Plant Sci* 8: 143–145.
- Santos-González JC, Finlay RD, Tehler A (2007) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities in roots in a seminatural grassland. *Appl Env Microbiol* 73: 5613–5623.
- Schreiber U (2004) Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. In Papageorgiou GC, Govindjee (eds) *Chlorophyll a Fluorescence: A signature of Photosynthesis*. Springer, 279–319.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol Res* 105: 1413–1421.

- Schwarzott D, Walker C, Schüßler A (2001) *Glomus*, the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales), is nonmonophyletic. *Mol Phylogen Evol* 21: 190–197.
- Selga T (2008) *Šūnu bioloģija*. LU Akadēmiskais apgāds.
- Selosse M-A, Richard F, He X, Simard SW (2006) Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends Ecol Evol* 21: 621–628.
- Sigüenza C, Espejel I, Allen EB (1996) Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* 6: 151–157.
- Simon L, Bosquet J, Levesque RC, Lalonde M (1993) Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363: 67–69.
- Simon L, Lalonde M, Bruns TD (1992) Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from Vaendomycorrhizal fungi colonizing roots. *Appl Env Microbiol* 58: 291–295.
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd edition. Academic Press, London.
- Smith SE, Read DJ (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd ed. San Diego, Academic Press.
- Šraj-Kržič N, Pongrac P, Regvar M, Gaberščik A (2009) Photon-harvesting efficiency and arbuscular mycorrhiza in amphibious plants. *Photosynthetica* 47: 61–67.
- Stewart GR, Lee JA (1974) The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* 120: 279–289.
- Strasser RJ, Srivastava A, Govindjee (1995) Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem Photobiol* 61: 32–42.
- Sylvia DM (1986) Spatial and temporal distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida foredunes. *Mycologia* 78: 728–734.
- Tawarayama K, Hashimoto K, Wagatsuma T (1998) Effect of root exudate fractions from P-deficient and P-sufficient onion plants on root colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*. *Mycorrhiza* 8: 67–70.
- Taylor JW, Jacobson DJ, Fisher MC (1999) The evolution of asexual fungi: reproduction, speciation and classification. *Annu Rev Phytopathol* 37: 197–246.
- Trappe JM (2005) A.B. Frank and mycorrhizae: the challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza* 15: 277–281.
- Trouvelot A, Kough JL, Gianinazzi-Pearson V (1986) Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S (eds) *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. INRA Press, Paris, 217–221.
- Uibopuu A, Moora M, Saks Ü, Daniell T, Zobel M, Öpik M (2009) Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest understorey plant species. *Soil Biol Biochem* 41: 2141–2146.
- Vandenkoornhuyse P, Husband R, Daniell TJ, Watson IJ, Duck JM, Fitter AH, Young JPW (2002) Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland

- ecosystem. *Mol Ecol* 11: 1555–1564.
- Vandenkoornhuyse P, Ridgway KP, Watson IJ, Fitter AH, Young PW (2003) Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Mol Ecol* 12: 3085–3095.
- Väre H, Vestberg M, Eurola S (1992) Mycorrhiza and root-associated fungi in Spitsbergen. *Mycorrhiza* 1: 93–104.
- Verbruggen E, Rölting WFM, Gamper HA, Kowalchuk GA, Verhoef HA, van der Heijden MGA (2010) Positive effects of organic farming on below-ground mutualists: large-scale comparison of mycorrhizal fungal communities in agricultural soils. *New Phytol* doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03230.x
- Vierheilig H (2004) Regulatory mechanisms during the plant – arbuscular mycorrhizal fungus interaction. *Can J Bot* 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. *J Plant Nutr Soil Sci* 165: 21–25.
- Vierheilig H, Schweiger P, Brundrett M (2005) An overview of methods for the detection and observation of arbuscular mycorrhizal fungi in roots. *Physiol Plant* 125: 393–404.
- Vincenot L, Tedersoo L, Richard F, Horcine H, Kõljagl U, Selosse M-A (2008) Fungal associates of *Pyrola rotundifolia*, a mixotrophic Ericaceae, from two Estonian boreal forests. *Mycorrhiza* 19: 15–25.
- Voets L, de la Providencia E, Fernandez K, Ijdo M, Cranenbrouck S, Declerck S (2009) Extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi allows fast colonization of seedlings under *in vitro* conditions. *Mycorrhiza* 19: 347–356.
- Vogt KA, Grier CC, Edmonds RL, Meier CE (1982) Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes ecosystems in western Washington. *Ecology* 63: 370–380.
- Walker TS, Bais HP, Grotewold E, Vivanco JM (2003) Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiol* 132: 44–51.
- Wang B, Qiu Y-L (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299–363.
- West B, Brandt J, Holstien K, Hill A, Hill M (2009) Fern-associated arbuscular mycorrhizal fungi are represented by multiple *Glomus* spp.: do environmental factors influence partner identity? *Mycorrhiza* 19: 295–304.
- Whipps JM (2004) Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Can J Bot* 82: 1198–1227.
- Zubek S, Turnau K, Tsimilli-Michael M, Strasser RJ (2009) Response of endangered plant species to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Mycorrhiza* 19: 113–123.