

Tibu või krokodill ehk krohmseente inokulaatidest keskkonnas

*Tanel Vahter**

Inimkonna surve ökosüsteemidele on jõudnud kõrgustesse, kus ta pole olnud kunagi varem. Tahtmine on kasutada sõna haripunkt, kuid see viitaks, et tulevikus oleks oodata langust. Prognoosid näitavad päraku otse vastupidist (Carpenter jt, 2005) ning tuleviku reaalsus on tõenäoliselt veelgi tumedamates toonides. Samas ei saa öelda, et seni on käed rüpes istunud ning lahti rulluvat ökokatastroofi etendust ükskõiksest pealt vaadatud. Kogu maailmas on suur hulk (loodus)teadlasi, kes tegelevad palehigis uute tulevikulahenduste väljatöötamisega, eesmärgiks olenemata spetsialiteedist ikka tükk tüki haaval parandada ökosüsteemide müüre, millele nii kergekäeliselt kahurituld anname. Läbi aegade on need pingutused andnud küllalt erinevaid tulemusi. Mõned neist on tulnud, et jääda, näiteks freonide kasutamise jõuline vähendamine Montreali protokoll (1987) jõustumise järel, kui sai selgeks, et need Maa osoonikihi terviklikkusele hästi ei mõju. Teised on aga algselt suure entusiasmi rakendust leidnud, kuid hiljem teadmiste lisandudes ajaloo prügikasti jõudnud, näiteks üleilmne märgalade kuivendamise ehk „looduse tehtud vigade parandamise“ (Matthews, 1993) tuhin. Ka tänaseks kõrvale jäetud ideede taga on lugematu hulk teadlaste töötunde ning omal ajal peeti neid ehk koguni pioneerideks. Võib jääda vaashoiuks ning öelda, et aeg oli lihtsalt selline, teised nimetaksid seda aga kuriteoks looduse ja

*TÜ, ÖMI, kontakt: tanel.vahter@ut.ee

tulevaste põlvede ees. Hoiakust olenemata on aga selge, et tehtud vigadest tuleb teha järeldused ning neid mitte korrata. Kergus millega säärane kantseliit üle huulte libiseb, võtab ajalukku vaadates sageli lausa piinlikkuse mõõtme, mistõttu on olenemata välja töötatu keerukusest ning revolutsioonilisusest paslik küsida „Kas oleme selle reha otsa juba varem astunud?“. Tasub meeles pidada, et sarnaselt Baeri embrüoloogia seadustele (Baer, 1828–1837) on ka maailma muutvad teaduslikud ideed varajases looteas üsna sarnase välimusega: nende eesmärk on teha midagi teistmoodi, paremini, olenemata sellest, kui erinevaks kujuneb nende ideede lõpptulemus. Seda, kas viljastatud munarakust saab armas kollane tibu või krokodill, näeme aga paraku alles siis, kui kahju on tehtud.

Varajast embrüonaalset staadiumi on läbimas ka krohmseen- te biotehnoloogiline rakendamine taimekasvu toetava meetmena. Üsna hästi on teada see, mida tahame teha, kuid veel ei ole päris selge, mis loom sellest lõpuks välja tuleb. Järgnevas arutluses on sestap tera- vik suunatud sellele, mis võiks meile vihjata, kas krohmseentega ino- kuleerimise näol on tegemist armsa kollase tibu või hoopis kroko- dilliga ning kas ideedele leidub ka õpetlikke analooge minevikust.

Krohmseente inokulaadid

Arbuskulaarne mükoriisa on kõige laialdasemalt levinud juur-seen assotsiatsioon, mille moodustavad krohmseened ehk *Mucoromycota* hõimkonna (Spatafora *et al.*, 2016) esindajad taimedega. Üldise aru- saama kohaselt toimub mükoriisa kaudu süsinikuühendite transport taimelt seenele ning vastutasuks saab taim seenelt mitmesuguseid mineraalseid toitaineid ja kaitset biotilise ja abiootilise stressi suhtes (Smith ja Read, 2008). Lisaks otsesele toitainete ülekandest tingitud kasule on krohmseened võimelised taimede kasvu panustama ka mulla struktuuri parandamise kaudu (Leifheit *et al.*, 2014). Selle peamine mehhanism on seenehüüfide koostises olev liimitaoline glomaliin, mis pärast hüüfide lagunemist mulda jääb ning peenosakesi

suuremateks agregaatideks seob (Wright ja Upadhyaya, 1997). Seeläbi suureneb mulla õhustatus ja veemahutavus ja väheneb mullaerosioon.

Oma positiivse mõju tõttu taimede kasvule on viimaste kümnendite jooksul toimunud ka kiire areng krohmseente biotehnoloogilise rakendamise suunal. Esimesed katsetused krohmseente paljundamiseks tehti lihtsates potikultuurides (Biermann ja Lindermann, 1983), mille käigus paljundati looduslikus mullas olevaid krohmseeni peremeestaime kaasabil. Ainus oluline võte oli substraadi toitainesisalduse vähendamine, sundimaks peremeestaime sümbioosist maksimaalse aktiivsusega osa võtma. Saadud inokulaadid olid oma olemuselt kompleks-inokulaadid, kuna potikultuuridesse kaasatakse paljud krohmseeneliigid korraga ning lisaks ka muid mullaorganisme (Klironomos ja Hart, 2002). Protsess on aga raskesti kontrollitav ning teaduslikus mõttes must kast: tavaliselt pole täpselt teada, mis läks sisse ning mis tuli välja. Paralleelselt toimusid meetodilised läbimurded üheliigiliste kultuuride kasvatamisel (Mosse ja Hepper, 1975; Mugnier ja Mosse, 1987; Becard ja Fortin, 1988), leiti liigid, mis sellele paremini allusid (Chabot *et al.*, 1992) ning võimaldasid suuremahulist kontrollitud paljundamist (St-Arnaud *et al.*, 1996). Uks inokulaatide masstootmisele oli jalaga pärani löödud.

Maailmas on kümneid, kui mitte sadu, ettevõtteid (otsing: *mycorrhizal inoculant*), kes tegelevad krohmseente inokulaatide tootmise ja turustamisega. Erinevad nad oma geograafilise paiknemise, nime, tuntuse, toodete kvaliteedi ja sihtrühma poolest, sarnanevad aga nende samade kultuuris paljundamisele alluvate ja seega toodetes kasutatavate krohmseene liikide poolest. Kuigi krohmseeneliike on võrreldes nende peremeestaime liikide arvuga ülimalt vähe (300–400 liiki, vt Öpik *et al.*, 2014), on tööstuslikes inokulaatides enim levinud liike võimalik üles loendada ühe käe sõrmedel.

Kasutusala

Olukordi, kus krohmseente kasutamisest võiks taimede kasvule positiivset mõju olla, on palju. Esimesena tuleb pähe kindlasti põllu-

majandus ning seda vaieldamatult põhjusega. Osalt on krohmseentega inokulatsiooni tung tingitud soovist saada veelgi suuremat saaki kui on võimalik praegu. Teine, praegu ehk veel vähem oluline faktor on krohmseente inokulatsiooni abil kasutada vähem väetisi. Lisaks võib ette kujutada näiteks olukorda, kus krohmseente loomulikku elutegevust tugevalt häirinud intensiivselt majandatud põllumaa (Jansa *et al.*, 2006) tahetakse muuta mahepõlluks või viia üle minimeeritud mullaharimisele. Ka sel juhul võib tekkida soov loomuliku taastumise järel ootamise asemel ulatada loodusele abikäsi ning kunstlikult krohmseened mulda tagasi viia. Kust ka asjale ei lähene, paistab, et tegu on täiesti mõistlike mõtetega ning igati positiivse arenguga.

Lisaks põllumajandusele on krohmseente inokulatsioon potentsiaalne abivahend ka erinevatel põhjustel rikutud alade taimkatte taastamiseks. Olgu selleks siis suured ehitusprojektid, kus ulatuslikul maa-alal muld segi pööratud (*Roadside erosion cont.*, 2011), või näiteks karjääriviisilisest maavarade kaevandamisest maha jääv tühermaa (Pushel *et al.*, 2008) – inimese rikutud paikadest teadupärast puudust ei ole (Gibbs ja Salmon, 2015).

Kolmandaks, vähem tuntud suunaks on krohmseente kasutamine spetsiifiliste taimekoosluste taastamiseks. Ühisnimetaja on sel puhul maailma eri paigus kohalikult iseloomulikud, kuid mingil põhjusel hävinud väärtuslikud ja sageli liigirikkad taimekooslused. Eestimaal on vastavaks näiteks puisniidud ja alvarid, kaugemalt näiteks preeriad. Põhimõtteline idee seisneb selles, et kuigi krohmseened on küllalt kosmopoliitsed ning endemismi leidub vähe (Davison *et al.*, 2015), on erinevatel taimekooslustel siiski neile iseloomulikud krohmseenekooslused (Moora *et al.*, 2014) ning eeldatavasti on taimekooslus krohmseenekooslusega seotud (Zobel ja Öpik, 2014). Seetõttu on spetsiifiliste taimekoosluste taastamiseks üritatud kasutada sellele kooslusele sobivat kohaomast krohmseenekooslust (nt Pellegrino *et al.*, 2011; Mariotte *et al.*, 2013; Middleton *et al.*, 2015).

Vastuolude küüsis

Eelnevalt saime teada, et krohmseene inokulaate on põhimõtteliselt kahte tüüpi: kompleksed, looduslikus mullas leiduvatest liikidest koosnevad ning tööstuslikud, üksikutest ja lihtsasti paljundatavatest liikidest koosnevad. Samuti saime teada, et krohmseente inokulaatidele on palju erinevaid kasutusalasid põllumajandusest preeriaste taastamiseni. Tehes katse ühildada inokulaate nende võimalike kasutusaladega, jõuame aga ideoloogilise konfliktini: miks eeldame, et põllumajanduses ja karjääripuistangutel kasutamiseks sobivad iga-sugused pakendisse vormistatud krohmseened, kuid näiteks alvarite taastamisel peaksime jälgima ka krohmseente ja taastatava taimekoosluse omavahelist sobivust? Esimese hooga teeme loogilise järelduse, et põllu või karjääripuistangu näol on tegemist ju tehnilike süsteemidega ning järsku polegi suurt vahet, milliseid krohmseene-liike me sinna lisame – äkki töötab ja annabki soovitud tulemusi. Eesmärk pühendab abinõu ning olenemata külvatud taimeliigist, mullatüübist, kliimaoludest ja inokulaadis olevate seente päritolust, rebime pakendi lahti ning puistame selle sisu sinna, kuhu vaja. Kuna põllumaad, ehitusplatsid ja karjääripuistangud ei ärata ka looduskaitsetes suurt huvi, on töö vaikne ja suuremate takistusteta. Ehk saab isegi innovatiivsuse eest kiita. Mis saab edasi?

Elu pärast inokulatsiooni

Erinevaid katsetusi krohmseente inokulaatidega on tehtud pikki aastaid (Lekberg ja Koide, 2005) ning väikese liialdusega võib väita, et nii palju, kui on olnud katsetusi, on saadud ka erinevaid tulemusi. Arvestades, et asjasse puutuvaid muutujaid, nagu katsepaiga mullastik, katsealune taimeliik, inokulaadi koostis jm, on väga palju, ei ole see ka üllatav. Protsentuaalselt paistab kaalukauss kalduvat siiski positiivsete tulemuste poole, kuid kiviks selles kapsaaias võib olla ka negatiivsete tulemuste paratamatult raskendatud publitseerimine (Jennissons ja Møller, 2002; Fanelli, 2012). Kahjuks ei ole juhtumiuuringud olnud laiemas plaanis süstemaatilised ning annavad vähe

infot selle kohta, miks mõned meetodid on edu toonud, teised aga mitte. Piirdutakse tulemuste raporteerimisega ning katsedisaini ja muutujate kirjeldamisega, mis on kahtlemata väärtuslik informatsioon, kuid tervikpilt on endiselt segane.

Peamine takistus komplekssete rakendusuringute läbiviimisel võib olla see, et väga vähe on teada erinevate krohmseene-liikide funktsionaalsetest omadustest (Aguilar-Trigueros *et al.*, 2014). Sestap on praegu ainus võimalus käsitleda neid funktsionaalselt võrdsetena ning õigupoolest ei ole võimalik väita ka vastupidist. Saades hüpoteetilisel katsel tulemuse, et liik A oli taimekasvu soodustamisel efektiivsem kui liik B, jääb endiselt õhku küsimus, kas edu töid katse tingimused või sisuline liikidevaheline funktsionaalne erinevus. Selle piirangu tõttu on oht asuda kompleksset süsteemi liialt lihtsustama. Saades näiteks tulemuseks, et üheliigiline krohmseene inokulaat avaldab nisu kasvule mõju X, järeldame, et see mõju on sarnane olenemata sellest, millist liiki kasutasime. Nähtus on paraku liialt tavapärane ka erialakirjanduses, kus piiratud andmete tõttu laiendatakse saadud tulemused vaikimisi kogu krohmseente rühmale. Seda, milliseid krohmseente liike katsetes kasutatakse, ei dikteeri aga mitte nende sobivus konkreetsetesse oludesse, vaid nende kättesaadavus, mistõttu võib vaid oletada, et enamiku liikide suhtes oleme teinud palju ülekohut. Looduseinimesena tahaks ikkagi uskuda, et iga liigi jaoks on oma koht ja keskkond, kus ta teeb täpselt seda, mida ta on loodud tegema, ning teeb seda väga hästi.

Mutantkrohmseened Marsilt

Õigupoolest pole päris täpselt teada, mis saab mulda lisatud krohmseentest edaspidi, viie, kümne või viiekümne aasta pärast. Praktilised katsetused on üldiselt lühiajalised ning suunatud taimede kasvuvastuse väljaselgitamisele. Sellele, mis saab kunstlikult mulda viidud seentest hiljem, on paraku seni vähe tähelepanu pööratud. Kui näiteks taimede puhul on reeglid võõrliikide kasutamise kohta küllalt hästi paigas (Eestis nt RTL 2004, 134, 2076 § 2), siis krohmseente (ja

mullaorganismide üldiselt) puhul selliseid regulatsioone pole. Seisus, kus meil puudub sisuline teadmine krohmseente elujõulisusest erinevates keskkondades ning inokulaatides kasutatakse laialdaselt mittekohaomaseid liike, on ka asjasse pühendatud teadlased hakanud häirekellasid lööma (Schwartz *et al.*, 2006; Hart *et al.*, 2017). Näiteid, kus algselt kasuliku liigina võõrasse keskkonda tutvustatud taimed või loomad on hakanud kohalikult elurikkuselt lõivu võtma, on palju, kuid mikroorganismide seas (v.a patogeenid) seni analoogid puuduvad. Jällegi võib mõelda, et seekord oleme targemad ning paremini andmetega varustatud. Ent kas oleme krohmseentega tõesti taas kord sama vana reha otsa astumas? Kuigi tõendeid invasiivsetest krohmseentest (veel) ei ole, tasub meenutada, et ka tõendeid selliste tendentside puudumise kohta (veel) ei ole. Isegi kui võõrad seeneliigid ise probleemiks ei osutu, võivad nad pakkuda konkurentsieelist näiteks invasiivsetele taimeliikidele (Menzel *et al.*, 2016), võimendades nende levikut ning raskendades tõrjet. Lahendus peaks peituma eluterves kalkuleeritud ettevaatusprintsipiis, mis võiks olla soovitatavalt ka seaduste kujul vormistatud. Näiteks võiksime lahendada ideoloogilise konflikti inokulaatide liigilise identiteedi ja nende looduslike või tehnilike kasutusala vahel, rakendades esialgu kõikjal vaid kohaomaseid krohmseeni. Lisaks õigustatud ettevaatlikkusele on arvukalt andmeid ka selle kohta, et kohaomased liigid kipuvad olema võõrastest efektiivsemad (Hoeksema *et al.*, 2010). Kuigi praegu Jõgevamaa rukkipõllule või Saaremaa kaerapõllule sobivaid inokulaate osta ei saa ning kohaomaste inokulaatide masstootmine arvatavasti ka tulevikus majanduslikult tasuvaks ei osutu, on krohmseente elutegevuse soodustamiseks teisigi võtteid, näiteks maaharimisvõtete muutmise teel (Renker *et al.*, 2004; Alguacil *et al.*, 2008). Seda, kas alvarite, puisniitude ja karjäärilade taastamiseks on ka ettevaatlikud potikultuurides paljundatud kohaomased krohmseened päris sobilikud, uurin oma doktoritöös, mille tulemustest on loodetavasti järgmistes kogumikes põhjust kirjutada. Vettpidavate andmete tekkimiseni tasub aga pigem olla ettevaatlik ning koorumata muna esialgu teistest tibudest eraldi hoida – võib juhtuda, et maimukese hambad on teravad.

Kirjandus

- Aguilar-Trigueros, C. A., Powell, J. R., Anderson, I. C., Antonovics, J., Rillig, M. C. (2014) Ecological understanding of root-infecting fungi using trait-based approaches. *Trends in Plant Science*, 19: 432–438.
- Alguacil, M. M., Lumini, E., Roldán, A., Salinas-García, J. R., Bonfante, P., Bianciotto, V. (2008) The Impact of Tillage Practices on Arbuscular Mycorrhizal Fungal Diversity in Subtropical Crops. *Ecological Applications*, 18: 527–536.
- Baer K. E. v. (1828–1837) *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflektion*. Königsberg: Gebrüder Borntraeger, pt. 1.
- Bécard, G., Fortin, J. A. (1988) Early events of vesicular–arbuscular mycorrhiza formation on Ri T-DNA transformed roots. *New Phytologist*, 108: 211–218.
- Biermann, B., Linderman, R. G. (1983) Use of vesicular–arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist*, 95: 97–105.
- Carpenter, S. R., Pingali, P. L., Bennett, L. M., Zurek, M. eds. (2005) *Ecosystems and human well-being: scenarios: findings of the Scenarios Working Group, Millennium Ecosystem Assessment*, Island Press, London.
- Chabot, S., Bécard, G., Piché, Y. (1992) Life cycle of *Glomus intraradix* in root organ culture. *Mycologia*, 84: 315–321
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Adholeya, A., Ainsaar, L., Bâ, A., Burla, S., Diedhiou, A. G., Hiiesalu, I., Jairus, T., Johnson, N. C., Kane, A., Koorem, K., Kochar, M., Ndiaye, C., Pärtel, M., Reier, Ü., Saks, Ü., Singh, R., Vasar, M. & Zobel, M. (2015) Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349, 970–973.
- Fanelli, D. (2012). Negative results are disappearing from most disciplines and countries. *Scientometrics*, 90: 891–904.
- Gibbs, H. K., Salmon, J. M. (2015) Mapping the worlds degraded lands. *Applied Geography*, 57: 12–21.
- Hoeksema, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Karst, J., Koide, R. T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J. D., Moore, J. C., Wilson, G. W., Klironomos, J. N., Umbanhowar, J. (2010) A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, 13: 394–407.

- Jansa, J., Wiemken, A., Forssard, E. (2006) The effects of agricultural practices on arbuscular mycorrhizal fungi, In *Function of soils for human societies and the environment* (Frossard, E., Blum, W. E. H., Warkentin, B. P. eds), Geological Society, London.
- Jennions, M. D., Møller, A. P. (2002) Publication bias in ecology and evolution: an empirical assessment using the 'trim and fill' method. *Biol Rev Camb Philos Soc.*, 77: 211–22.
- Klironomos, J. M., Hart, N. N. (2002) Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*, 12: 181–184.
- Leifheit, E. F., Veresoglou, S. D., Lehmann, A., Morris, E. K., Rillig, M. C. (2014) Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation – a meta-analysis. *Plant Soil*, 374: 523–537.
- Lekberg, Y., Koide, R. T. (2005) Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytol*, 168: 189–204.
- Looduslikku tasakaalu ohustavate võõrliikide nimekiri. (2004) *RTL* 134, 2076 § 2.
- Mariotte, P., Meugnier, C., Johnson, D., Thébault, A., Spiegelberger, T., Buttler, A., (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi reduce the differences in competitiveness between dominant and subordinate plant species. *Mycorrhiza*, 23: 267–277.
- Matthews, G. V. T. (1993) *The Ramsar Convention on Wetlands: its History and Development*, Ramsar Convention Bureau, Gland, Switzerland.
- Middleton, E. L., Richardson, S., Koziol, L., Palmer, C. E., Yermakov, Z., Henning, J. A., Schultz, P. A., ja Bever, J. D. (2015) Locally adapted arbuscular mycorrhizal fungi improve vigor and resistance to herbivory of native prairie plant species. *Ecosphere*, 6: 276.
- Moora, M., Davison, J., Öpik, M., Metsis, M., Saks, Ü., Jairus, T., Vasar, M., Zobel, M. (2014) Anthropogenic land use shapes the composition and phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 90: 609–621.
- Mosse, B., Hepper, C. M. (1975) Vesicular-arbuscular infections in root–organ cultures. *Physiol Plant Pathol*, 5: 215–233.
- Mugnier, J., Mosse, B. (1987) Vesicular–arbuscular mycorrhizal infection in transformed root-inducing T-DNA roots grown axenically. *Phytopathology*, 77: 1045–1050.
- Pellegrino, E., Bedini, S., Avio, L., Bonari, E., Giovannetti, M. (2011) Field inoculation effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi in a Mediterranean agricultural soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 43: 367–376.

- Pushel, D., Rydlova, J., Vosatka, M. (2008) Does the sequence of plant dominants affect mycorrhiza development in simulated succession on spoil banks? *Plant and Soil*, 302: 273–282.
- Renker, C., Zobel, M., Öpik, M., Allen, M. F., Allen, E. B., Vosátka, M., et al. (2004) Structure, dynamics, and restoration of plant communities: do arbuscular mycorrhizae matter? In *Assembly Rules and Restoration Ecology : Bridging the Gap Between Theory and Practice* (Temperton, V. M., Hobbs, R. J., Nuttle, T., Halle, S. eds). Island Press, Washington, DC, 189–229.
- Roadside Erosion Control and Management Study (2011) Mycorrhiza: issues relative to roadside revegetation, Literature review 1970–2010. State of California Department of Transportation, Sacramento.
- Schwartz, M. W., Hoeksema, J. D., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Klironomos, J. N., Abbott, L. K., Pringle, A. (2006) The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. *Ecology Letters*, 9: 501–515.
- Smith, S. E., Read, D. J. (1997) *Mycorrhizal symbiosis* 2nd ed. Academic Press, San Diego.
- Spatafora, J. W., Chang, Y., Benny, G. L., Lazarus, K., Smith, M. E., Berbee, M. L., Bonito, G., Corradi, N., Grigoriev, I., Gryganskyi, A., James, T. Y., O'Donnell, K., Roberson, R. W., Taylor, T. N., Uehling, J., Vilgalys, R., White, M. M., Stajich, J. E. (2016). A Phylum-Level Phylogenetic Classification of Zygomycete Fungi Based on Genome-Scale Data. *Mycologia*, 108, 5: 1028–1046.
- St-Arnaud, M., Hamel, C., Vimard, B., Caron, M., Fortin, J. A. (1996) Enhanced hyphal growth and spore production of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* in an in vitro system in the absence of host roots. *Mycol Res*, 100: 328–332.
- Zobel, M., Öpik, M. (2014) Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities - which drives which? *Journal of Vegetation Science* 25: 1133–1140.
- Wright, S. A., Upadhyaya, A. (1997) A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 198: 97–107.
- Öpik, M., Davison, J., Moora, M., Zobel, M. (2014) DNA-based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy of environmental sequences. *Botany*, 92(2): 135–147.