

TARTU ÜLIKOOL  
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
BOTAANIKA OSAKOND

Mari Torsus

**TAIMEDE KASVUSTRATEEGILISTE OMADUSTE MÕJU  
JUUREERITISTE KOGUSELE GENOTÜÜBI TASANDIL**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendaja: prof Marina Semtsenko

Tartu 2024

## **Taimede kasvustrateegiliste omaduste mõju juureeritiste kogusele genotüübi tasandil**

Käesoleva töö eesmärgiks on uurida liigisiseseid seoseid juureeritiste koguse ja kasvustrateegiliste tunnuste vahel. Töö kirjanduslikus pooles antakse ülevaade juureeritiste olemusest ja peamistest funktsioonidest. Lisaks iseloomustatakse kiire ja aeglase kasvustrateegiaga taimi ning neile omaseid tunnuseid. Uurimuslikus osas kirjeldatakse töö käigus läbi viidud katset, mis uuris kahe kõrrelise liigi (*Briza media* ja *Holcus lanatus*) juureeritiste kogust iseloomustavate tunnuste varieeruvust sõltuvalt teistest taimetunnustest. Saadud tulemuste põhjal püütakse paigutada juureeritiste kogus taimede kasvustrateegia teljestikule.

Märksõnad: juureeritised, taimede kasvustrateegia, *Briza media*, *Holcus lanatus*

CERCS kood: B270 Taimetöökoloogia

## **Linking root exudates to plant economics spectrum at the genotypic level**

The aim of this thesis is to study intraspecific relations between traits describing root exudate quantity and traits related to plant economics spectrum. The literature review of the thesis gives an overview of the essence of root exudates and their main functions. In addition, plant economic strategies and their relation to root exudates are characterized. The research part describes the experiment carried out within the thesis, which investigated the variability of root exudate quantity characteristics of two grass species (*Briza media* and *Holcus lanatus*) depending on the plant economic strategy. Based on the obtained results, it is aimed to place the quantity of root exudates on the axis of plant growth strategy.

Keywords: root exudates, plant economic strategy, *Briza media*, *Holcus lanatus*

CERCS code: B270 Plant ecology

# SISUKORD

SISUKORD .....	3
Kasutatud lühendid .....	4
Sissejuhatus .....	5
1. Juureeritised.....	6
1.1 Juureeritiste koostis ja funktsioon .....	6
1.2 Juureeritiste vahendatud taim-taim interaktsioonid.....	7
1.3 Juureeritiste mõju mulla omadustele ja mullamikroobidele.....	9
1.4 Juureeritistele uurimise olulisus .....	10
2. Kasvustrateegia mõju juureeritise hulgale.....	12
2.1 Kiire ja aeglase kasvustrateegiaga taimed.....	12
2.2 Uurimusliku osa sissejuhatus .....	12
3. Materjal ja meetodika.....	14
3.1 Taimede valik ja kasvatamine.....	14
3.2 Juureeritiste kogumine.....	15
3.3 Taimetunnuste mõõtmise .....	17
3.4 Andmeanalüüs .....	18
4. Tulemused.....	19
5. Arutelu.....	25
Kokkuvõte .....	30
Summary.....	31
Tänuavaldused.....	32
KASUTATUD KIRJANDUS .....	33

## Kasutatud lühendid

$C_{prop}$  – fotosünteesis fikseeritud süsinikust juureeritistesse suunatud süsiniku proportsioon; juureeritistes eraldunud orgaaniline süsinik (ühe tunni kohta) / fotosünteesi käiguss fikseeritud süsinik (ühe tunni kohta)

LDMC – *leaf dry matter content*; lehe kuivaine sisaldus; leheproovi kuivkaal / leheproovi värske kaal

SLA – *specific leaf area*; lehe eripindala; leheproovi pindala / leheproovi kuivkaal

TOC – *total organic carbon*; kogu juureritistega eraldunud orgaaniline süsinik

RTD – *root tissue density*; juure koetihedus; juurte kuivkaal / juurte ruumala

SRL – *specific root length*; juure eripikkus; juureharude kogupikkus / juurte kuivkaal

SRA – *specific root area*; juure eripindala; juurte pindala / juurte kuivkaal

## Sissejuhatus

Taimede eritatud juureeritistel on asendamatu roll informatsiooni kandjana. Juureeritised on taimevaheliseks signaalmolekuliks, mille abil tajutakse teisi taimi enda ümber ning kujundatakse vastavalt sellele oma juuremorfoloogiat ja eritiste koostist (Cabal *et al.*, 2020; Semchenko *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2021). Lisaks on juureeritised olulised taimede ja mullamikroobide vaheliste interaktsioonide vahendajana, mõjutades nii lagundajaid, patogeene kui ka mutualistlikke mikroobe (Keiluweit *et al.*, 2015; Shaposhnikov *et al.*, 2023; Wen *et al.*, 2022). Muuhulgas võivad juureeritised muuta mullakeemiat ja parandada seeläbi toitainete kättesaadavust (Hinsinger *et al.*, 2003; Gerke, 2015). Vaatamata juureeritiste olulistele ökoloogilistele rollidele, on mullas toimivate protsesside uurimine keerukas ning seetõttu on veel palju avastamata, sealhulgas juureeritiste ja kasvustrateegiliste omaduste täpsed seosed.

Taimi on võimalik paigutada kasvustrateegia teljestikule, mille ühes otsas on aeglase kasvu, kuid kvaliteetse ja vastupidava koeehitusega taimed ning teises otsas kiire kasvu, aga odavama ja lühemaajalise koeehitusega taimed. Sellele teljestikule on püütud paigutada mitmeid taimetunnuseid, kaasaarvatud juureeritisi. Varasemalt on leitud, et üldiselt eritavad rohkem juureeritisi liigid, mis kasutavad kiiret kasvustrateegiat. Kuigi juureeritiste ja kasvustrateegiliste tunnuste vaheline seaduspära on liikidevahelisel tasandil enam-vähem teada, on genotüüpide vahelisi uuringuid tehtud vähe.

Käesolev uurimistöö püüabki paigutada juureeritiste kogust kasvustrateegia teljestikule liigisiselt. Taimetunnuste ja juureeritiste koguse varieeruvust võrreldakse kahe kõrrelise liigi (*Briza media* ja *Hocus lanatus*) eri genotüüpidel. Töös püütakse leida, milliste kasvustrateegiliste tunnustega genotüübid panustavad rohkem juureeritiste tootmisesse ja kuidas sarnaneb see üldreeglitega liigi tasandil.

# 1. Juureeritised

## 1.1 Juureeritiste koostis ja funktsioon

Juureeritised on taime juurte eritatud orgaanilised ühendid, mis võivad olla nii primaarsed kui ka sekundaarsed metaboliidid, ning mis võivad väljuda juurtest aktiivsete või passiivsete transpordi mehhanismide abil. Nendel ühenditel on mitmeid taimedele vajalikke funktsionaalseid rolle. Näiteks on juureeritised vajalikud mullamikroobide koosluste kujundamiseks, mulla pH muutmiseks ja toitainete omastamiseks (Vives-Peris *et al.*, 2020). Lisaks mulla biotiliste ja abiotiliste omaduste mõjutamisele on juureeritised olulised ka taimedevahelistes interaktsioonides. Nimelt võivad juureeritised anda taimedele märku läheduses kasvavatest lähisugulastest või mõjutada läheduses kasvavate taimede elutegevust ehk kutsuda esile allelopaatiat (Semchenko *et al.*, 2014; Kong *et al.*, 2018).

Taimed eritavad juurte kaudu keskmiselt 27% maa alla suunatud süsinikust ning 11% kogu fotosünteesi käigus fikseeritud süsinikust (Jones *et al.*, 2009). Seega kasutavad taimed rohkelt ressursi nende orgaaniliste ühendite sünteesiks, mistõttu võib pidada juureeritisi üpriski oluliseks. Juureeritiste koostises leidub mitmeid laialdaselt levinud, kuid ka spetsiifilisemaid ühendeid, mis esinevad vaid teatud taimeliikidel. Kuigi paljud juureeritistes sisalduvad ained on suudetud määrata, pole veel teada nende kogu roll taime funktsioneerimises. Järgnevalt tuuakse välja mõned juurtest eritatavad orgaanilised ühendid ning nende teadaolevad funktsioonid.

Üks üldlevinud ühend juureeritistes on lolioliid ((-)-*loliolide*; 1,3-Dihüdrosü-3,5,5-trimetüülsükloheksüülidene-4-äädikhappe laktoon). Tegemist on kõige laialdasemalt levinud monoterpenoidse laktooniga (Grabarczyk *et al.*, 2015). Taimed eritavad lolioliidi biotilise ja abiotilise stressi tulemusena, mis omakorda käivitab erinevate kaitsemolekulide tootmise (Li *et al.*, 2023). Lisaks on leitud, et lolioliid kutsub teatud taimede puhul esile allelopaatiat (Kong *et al.*, 2018). Allelopaatia on taimedevaheliste keemiliste interaktsioonide vorm, mille mõju on peamiselt teiste taimede kasvu inhibeeriv, vähendades taimede kasvu keskmiselt 25%, kuid harvemini on tuvastatud ka kasvu stimuleerivat mõju (Zhang *et al.*, 2021). Kong *et al.* (2018) katsed on näidanud, et eriti tugevalt kutsub allelopaatiat esile lolioliid koostoimes teise laialdaselt levinud orgaanilise ühendi jasmoonhappega.

Jasmoonhape on sarnaselt lolioliidile vajalik kaitsemehhanismide käivitamiseks. Lisaks on tegemist taime arenguks vajaliku hormooniga. On leitud, et jasmoonhape võib indutseerida muutusi juureeritiste koostises ning kujundada risosfääri mikroobikooslusi *Arabidopsis thaliana* taimede puhul (Carvalhais *et al.*, 2015).

Veel üks orgaaniline ühend, mida leidub juureeritistes ning mis on ka oluline taimehormoon, on salitsüülhape. Ka salitsüülhape on oluline kaitseks patogeenide vastu (Peng *et al.*, 2021). See fenoolne hape võib koostöös primaarsete juure metaboliitidega suurendada seente hulka mullas (Clocchiatti *et al.*, 2021). Suhkrupeedi puhul on leitud, et salitsüülhape abil muudab taim fosforivaesetes tingimustes fosforit endale omastatavaks (Khorassani *et al.*, 2011). Ka salitsüülhape võib indutseerida allelokemikaalide tootmise, kuid erinevalt lolioliidist ja jasmoonhappest töötab see vaid kõrgete kontsentratsioonide juures (Kong *et al.*, 2018).

Sarnaselt salitsüülhappele on leitud positiivne mõju mullamikroobide mitmekesisusele ka juure etüleeni (Chen *et al.*, 2020). Lisaks on etüleen stressihormoon, mis aitab toime tulla ebasobivate keskkonnatingimustega, nagu näiteks liigniiskus ja kõrge raskemetallide kontsentratsioon mullas (Sasidharan & Voesenek, 2015; Thao *et al.*, 2015). Etüleen on ka oluline hormoon erinevates taime kasvuetappides, mõjutades õitsemist ja viljade küpsemist (Bleecker & Kende, 2000).

Õisi ja vilju mõjutavad ka flavonoidid, mis on sekundaarsed metaboliidid polüfenoolide hulgast (Samanta *et al.*, 2011). Flavonoidid annavad paljude taimede õitele ja viljadele värvi ning lõhna, mistõttu on need ained olulised tolmetajate ning seemneid levitavate loomade meelitamiseks (Koes *et al.*, 1994). Lisaks on flavonoidid vajalikud kaitseks kahjurite vastu (Simmonds & Stevenson, 2001). Juureeritistes sisalduvad flavonoidid on aga olulised interaktsioonides mutualistlike mikroobidega ning allelopaatia esile kutsumises (Coronado *et al.*, 1995; Star, 1980).

Need on vaid vähesed näited juureeritistes sisalduvatest ühenditest ning reaalsuses on juureeritiste koostis palju mitmekesisem ja keerukam. Näiteks Dietz *et al.* (2020) uurimuses tuvastati rohumaa liikide juureeritistest 285 erinevat keemilist ühendit. Seega on juureeritised segu mitmetest keemilistest ühenditest, millel on vägagi erinevaid funktsioone taime ning biotilise ja abiotilise keskkonna vahelistes interaktsioonides. Ülal mainitud ühendid pole kuidagi olulisemad kui mõned mainimata jäänud juureeritised, vaid on lihtsalt käesoleva töö kirjanduse ülevaate paremaks mõistmiseks välja toodud.

## **1.2 Juureeritiste vahendatud taim-taim interaktsioonid**

Juureeritised aitavad läbi viia mitmesuguseid taimedevahelisi interaktsioone, mis on omakorda olulised mitmetes kohastumiseks vajalikes protsessides (Wang *et al.*, 2021). Juureeritiste kontrollitud taim-taim interaktsioonide kulg sõltub tihti uuritavate taimede sugulusastmest. Semchenko *et al.* (2021) uuringus leiti, et pottides, kus kasvatati koos eri genotüüpe oli rohkem ja mitmekesisemad juureeritised kui oleks võinud monokultuurina kasvatatud genotüüpidelt kogutud tulemuste põhjal oodata. Leitud on, et taimed väldivad konflikti lähedaste sugulastega,

hoidudes kasvatamast enda juuri selles suunas, kus muld sisaldab sugulaste eritatud juureeritisi. Lisaks kasvatavad mitte-sugulaste juureeritistega kokkupuutuvad taimed enda juured pikemaks ja harulisemaks (Semchenko *et al.*, 2014). Seejuures pole oluline, et taimede juured otseselt omavahel kokku puutuksid (Kong *et al.*, 2018).

Lisaks konflikti vältimisele sugulastaimede vahel võivad juureeritised avaldada ka otsest negatiivset mõju mitte-sugulastele. Allelopaatia näib olevat tugevama negatiivse efektiga taimede puhul, mis kasvavad looduslikult eri piirkondades (Zhang *et al.*, 2021). Zhang *et al.* (2021) leidsid, et kõige kaugemalt suguluses olevad taimed inhibeerisid üksteise kasvu tervelt 41%. Selliste taimedevaheliste interaktsioonide mõistmine on oluline arusaamaks, miks võivad osad võõrliigid muutuda invasiivseteks. Näiteks Põhja-Ameerikas sissetungiva salukõdriku (*Alliaria petiolata*) üheks oluliseks invasiivsust mõjutavaks teguriks peetakse selle allelopaatilisi omadusi (Prati & Bossdorf, 2004). Lisaks võivad invasiivsusega seotud taimedevahelised interaktsioonid olla vahendatud kaudselt. Nimelt on leitud, et salukõdriku juureeritistel on suurem negatiivne mõju Põhja-Ameerika muldade arbuskulaarsele mükoriisale võrreldes Euroopa muldadega, kus salukõdrik looduslikult esineb. Piirkonnas looduslikult esinevatele taimedele oluliste mutualistlike partnerite vähenemise tõttu langeb Põhja-Ameerika kohalike taimede kohasus, mis annab omakorda salukõdrikule konkurentsieelise (Callaway *et al.*, 2008).

Veel on oluline mõista, et juureeritiste indutseeritud taimedevaheliste interaktsioonide kulg võib omada koostoimet abiootiliste faktoritega. Näiteks pärn-abuutiloni (*Abutilon theophrasti*) puhul on leitud, et üksikult kasvavate taimede puhul ei sõltu juurte kasvu suund ja ulatus toitainete asukohast mullas. Samas on leitud, et kui potis kasvab kaks isendit, suunavad taimed enda juuri rohkem toitainerikastesse piirkondadesse mullas (Cahill *et al.*, 2010). Tõenäoliselt on tegu juureeritiste vahendatud interaktsiooniga, mille puhul taimed tajuvad konkurendi olemasolu ning püüavad ammendada ressursse kiiremini kui liigikaaslane. Sarnane juurte paigutamise strateegiamuutus on täheldatud ka harilikul paprikal (*Capsicum annuum*). Kuid paprikataimede puhul on leitud, et taim suurendab konkurendi olemasolul juurte kasvu enda varre lähedal ning vähendab endast kaugel olevate juurte kasvu konkurendi juurestikutiheduse kasvades (Cabal *et al.*, 2020).

Interaktsioone taimede vahel indutseerivad mitmed keemilised ühendid, mille hulgas leidub nii üldlevinud juureeritisi, näiteks salitsüülhape, jasmoonhape ja (-)-loliolid, kuid ilmselt esineb veel mitmeid meile tundmatuid signaliseerivaid ühendeid (Wang *et al.*, 2021). Need kolm eelnevalt mainitud ühendit on universaalsed mitmete taimeliikide puhul. Kong *et al.* (2018) uurimuses leiti neid ühendeid kõigi 101 uuritava taime juureeritistest.



Kõike eelnevat arvesse võttes võib öelda, et juureeritistel on oluline roll taimekoosluste kujundajana, mõjutades vastavalt naabertaimede geneetikale tema kasvukulgu.

### 1.3 Juureeritiste mõju mulla omadustele ja mullamikroobidele

Juureeritised on olulised lämmastiku ja fosfori omastamiseks mullast (Wen *et al.*, 2022). Juurte eritatavad keemilised ühendid võivad soodustada mutualistlike suhete kujunemist bakterite ja seentega, mille tõttu on taimed võimelised paremini kohanema muutuvate keskkonnatingimustega (Vives-Peris *et al.*, 2020). Mikroobide elutegevust kujundades mõjutavad juureeritised ka orgaanika lagunemiskiirust (Keiluweit *et al.*, 2015).

Juureeritiste roll toitainete hankimisel võib olla kahesugune. Esiteks võivad taimed otseselt eritada kemikaale, mis on vajalikud toitainete lahustamiseks või omastatavaks muutmiseks. Teise variandi puhul eritavad taimed ühendeid, et stimuleerida mutualistlike mikroobide elutegevust, kes omakorda aitavad taimedel toitaineid kätte saada (Wen *et al.*, 2022).

Fosfori omastamiseks vajalikud juureeritised on laialdaselt levinud (Wen *et al.*, 2022). Näiteks eritavad taimed prootoneid, et muuta mulla pH-d ning seeläbi parandada kättesaadavust mineraalsele fosforile (Hinsinger *et al.*, 2003). Teine viis muuta fosforiühendeid paremini omastatavaks on karboksülaatide ( $\text{RCOO}^-$ ) eritamine. Selline strateegia on taimedele eriti kasulik väga fosforivaestes muldades (Gerke, 2015; Wen *et al.*, 2022). Fosforiühendeid aitavad taimedel mullast kätte saada ka erinevad mullamikroobid. On leitud, et arbuskulaarse mükoriisa (AM) seente olemasolul mullas, vähendavad taimed eritatavate karboksülaatide hulka. Samas suureneb mullas, kuhu on lisatud AM seeni, taimede fosforisisaldus võrreldes mükoriisa vaba mullaga (Ryan *et al.*, 2012). Juureeritised on olulised sümbioosi tekkeks: taim eritab strigolaktoone, mis tõstavad seenehüüfide hargnemise aktiivsust ning on seeläbi oluliseks signaalmolekuliks kahe poole vahel (Gomez-Roldan *et al.*, 2008; Buee *et al.*, 2000). On leitud, et arbuskulaarne mükoriisa mõjutab omakorda juureeritiste koostist peale taime koloniseerimist (Ma *et al.*, 2022).

Lämmastiku omastamisel on juureeritiste otsene roll väiksem ning olulisemad on juureeritiste vahendatud interaktsioonid mikroobidega (Wen *et al.*, 2022). Lämmastik on taimede eluks hädavajalik makroelement, kuid õhulämmastikku suudavad siduda vaid teatud prokarüootsed eluvormid. Selleks, et taimed saaksid lämmastikku omastada peab see olema eelnevalt bakterite või arhede poolt nitraadi ( $\text{NO}_3^-$ ) või ammooniumi ( $\text{NH}_4^+$ ) molekuli seotud. Juureeritised kujundavad mikroobikooslusi ning mõjutavad seeläbi lämmastikuringet. Juurte metaboliidid on vajalikud sümbioosiks näiteks mügarbakterite, tsüaanobakterite ja arbuskulaarse mükoriisaseentega (Coskun *et al.*, 2017). On leitud, et tingimustes, kus lämmastik on

limiteerivaks toitaineks eritavad taimed rohkem flavonoide, mis on vajalikud taime ja lämmastikku siduvate bakterite vahelise sümbioosi indutseerimiseks (Coronado *et al.*, 1995). Lisaks õhulämmastikku siduvate bakterikoosluste mõjutamisele, on ammooniumi eelistavate taimede juureeritistel leitud ka nitrifikatsiooni protsesse inhibeeriv toime (Subbarao *et al.*, 2009; Sun *et al.*, 2016). Nitrifikatsiooni käigus oksüdeerivad mullamikroobid ammooniumi nitritiks ja lõpuks nitraadiks. Seega taimedel, mis omastavad paremini ammooniumi on kasulik eritada juureeritisi, mis seda protsessi vähendavad.

Juureeritised mõjutavad mikroobikooslusi kujundades ka orgaanika lagunemist, mille käigus vabanevad samuti taimedele omastatavad toitained (Keiluweit *et al.*, 2015). On leitud, et taimed stimuleerivad juureeritiste kaudu lagundajate elutegevust (Henneron *et al.*, 2020; Semchenko *et al.*, 2021).

Kokkuvõtlikult võib-öelda, et taimed mõjutavad toitainete paremaks omastamiseks mitmeid mulla keemilisi ning bioloogilisi omadusi.

#### **1.4 Juureeritistele uurimise olulisus**

Juureeritised mängivad rolli keerulistes ökoloogilistes protsessides ning seetõttu võib nende tundmine olla kasulik nii põllumajanduse kui ka metsanduse valdkonnas (Wang *et al.*, 2021).

Juureeritiste koostis võib kujundada taim mullamikroob suhteid nii sümbiontide kui ka patogeenidega. Näiteks nisutaimede puhul on leitud, et suurema aminohappe eritamise intensiivsusega taimede juurtel elutseb rohkem taimekasvu soodustavaid mutualistlikke baktereid liigist *Pseudomonas fluorescens*. Samas mõjutab juureeritiste koostis taimede vastuvõtlikust jahukastele ja harilikule kõrreroostele (Shaposhnikov *et al.*, 2023). Seega võiks juureeritiste uurimine olla kasulik kultuurtaimede aretusel, et parandada taimede koostööd mullamikroobidega ja suurendada taimede vastupidavust haigustele.

Lisaks biotiliste faktorite mõjutamisele on juureeritistel ka oluline roll toitainete omastamises. Näiteks eelmises peatükis mainitud nitrifikatsiooni inhibeeriv toime on oluline nii efektiivse toitainete omastamise kui ka keskkonnakaitselisest vaatepunktist (Sun *et al.*, 2016; Coskun *et al.*, 2017). Keskmiselt 53% teraviljakasvatuses kasutatud lämmastikväetisest jääb taimede poolt omastamata (Ladha *et al.*, 2016). Lämmastikväetiste lisamisel suureneb tugeva kasvuhoonegaasi N<sub>2</sub>O eraldumine atmosfääri ning nitrifikatsiooni tulemusel tekkiv nitraat on mullas tunduvalt liikuvam kui ammoniaak, mistõttu on suurem tõenäosus, et see satub veekeskkonda, kus ta põhjustab eutrofeerumist (Shcherbak *et al.*, 2014; Coskun *et al.*, 2017). Seega vähendavad taimed, mis eritavad nitrifikatsiooni inhibeerivaid ühendeid keskkonna reostumist.

Keskkonnakaitselisest seisukohast on juureeritised olulised ka võõrliikide invasiivsuse mõistmiseks. Salu-kõdriku näitel võib öelda, et juureeritiste koostisel võib olla tugev negatiivne mõju kohalikule floorale, mis võib olla määravaks võõrliigi levimise intensiivsusele (Prati & Bossdorf, 2004; Callaway *et al.*, 2008).

Seega on juureeritiste uurimine oluline kultuurtaimede aretuse seisukohast, et parandada taimede kasvu, vastupidavust ning vähendada põllumajanduse negatiivset keskkonnamõju. Lisaks on juureeritiste vahendatud interaktsioonide mõistmine oluline looduskaitse seisukohalt.

## 2. Kasvustrateegia mõju juureeritise hulgale

### 2.1 Kiire ja aeglase kasvustrateegiaga taimed

Tänapäeva ökoloogias on laialdaselt kasutusel ressursi hankimisel ja kasutamisel põhinev kontseptsioon, mis jaotab taimed laiemas mõistes kiire- ja aeglasekasvulisteks. Juba 1977. aastal pakkus J. P. Grime välja, et stressi ja häiringute sageduse tulemusena taimede evolutsioonilises ajaloos, on välja arenenud erinevaid kasvustrateegiaid. Grime jaotas taimed vastavalt sellele konkureerivateks, stressi-taluvateks ja ruderaalseteks (Grime, 1977). Sarnane käsitlus on kasutusel tänaseni, kuid lisaks üldisemale jaotusele on püütud sellele spektrile lisada mitmeid lehe- ja juuretunnuseid, mis võiksid kindlaid kasvustrateegiaid iseloomustada.

Toitainete efektiivsemaks hankimiseks on taimedel võimalik rakendada kolme põhilist strateegiat, või kombinatsiooni nendest. Esiteks võivad taimed suurendada oma juurepinda, et tõsta tõenäosust puutuda kokku omastatavate toitainetega. Teiseks võivad taimed koostööd teha mükoriisa seentega, et laiendada oma haardeulatust risosfääris. Ning kolmandaks strateegiaks on juureeritiste abil mullas leiduvate ühendite omastatavaks muutmine. Sellest tulenevalt on erinevate strateegiatega taimedel erisugune juuremorfoloogia (Wen *et al.*, 2022). Üldiselt seostatakse kiire kasvustrateegiaga ja lühikese elueaga suurt juure eripikkust (*specific root length*, SRL), mis kujutab endast juure pikkust kuivmassi ühiku kohta. Kõrge juure eripikkusega taimedel on iseloomulikud pikad ja väikese läbimõõduga juured. Samas kõrget juure koetihedust (*root tissue density*, RTD), mis näitab juure kuivmassi ja ruumala vahekorda, seostatakse üldiselt pikaealisuse ja aeglase kasvustrateegiaga (Eissenstat *et al.*, 2000).

Lisaks juurte omadustele on ka mitmeid kasvustrateegiat iseloomustavaid lehetunnuseid. Kiire kasvustrateegiaga taimi seostatakse üldiselt suure respiratsiooni ja fotosünteesilise võimekusega ning vähese lehtede kuivmassi sisaldusega pindalaühiku kohta. Lisaks on sellistel lehtedel tavaliselt suur toitainesisaldus ja lühike eluiga. Aeglasekasvuliste taimede puhul on vastupidi: lehed sisaldavad palju kuivmassi ja on seetõttu vastupidavamad, kuid madala fotosünteesi ja respiratsiooni tasemega (Wright *et al.*, 2004).

Seega kiirekasvuliste taimede strateegiaks on kasvada võimalikult kiiresti, aga odavalt suureks ning levida kiiresti. Aeglase kasvustrateegiaga taimed panustavad aga vastupidavusele ja ebasoodsate keskkonnatingimuste heale taluvusele, seda aga kasvukiiruse arvelt.

### 2.2 Uurimusliku osa sissejuhatus

Sellisele kasvustrateegiate raamistikule on üritatud paigutada ka taimi vastavalt nende juureeritiste kogusele ja kvaliteedile. Hiljutistes uuringutes on leitud, et liikidevahelisi võrdlusi tehes võiksid kiirele kasvustrateegiale iseloomulike tunnustega taimed eritada rohkem

juureeritisi (Guyonnet et al., 2018; Henneron et al., 2020; Wen et al., 2022). Samas Semchenko *et al.* (2021) uurimuses tuli välja seos, et liigisiselt eritavad genotüübid, millel on madalam lehe eripindala (lehe pindala ja kuivmassi vahekord) rohkem juureeritisi. Kuna madalat lehe eripindala seostatakse aga üldiselt aeglasekasvuliste taimedega, näib, et liigisiselt võib esineda vastupidine seos võrreldes liikidevaheliste seaduspäradega.

Käesolevas töös tehti katse, et uurida lähemalt kasvustrateegiliste tunnuste mõju juureeritistele genotüübitasandil. Eksperimendi eesmärgiks oli tuvastada, milliseid seaduspärasid esineb taimetunnuste ja juureeritiste koguse vahel liigisiselt ning kas ja kuidas sarnanevad need liikidevaheliste muustritega. Töö käigus taheti tuvastada, mis taimetunnused seostuvad kõige tugevamini juureeritiste kogusega. Lisaks võrreldi kahte erinevat juureeritiste kogumise meetodit, et näha, kas tulemused sõltuvad meetodikast.

### 3. Materjal ja metoodika

#### 3.1 Taimede valik ja kasvatamine

Katses kasutati taimede kasvatamisel ja juureeritiste kogumisel kahte alternatiivset meetodit: meetod A ja meetod B (Joonis 1). Katse läbiviimiseks valiti kahest kõrrelise liigist, *Briza media* (keskmise värihein) ja *Holcus lanatus* (vill-mesihein), kummastki 15 genotüüpi. *B. media* genotüübid pärinesid Viita lähistelt Lääne-Eestis ja *H. lanatus*'e genotüübid pärinesid Rengeni väetuskatsesest Saksamaal. Taimed olid korjatud erisugustest kasvutingimustest: *B. media* puhul võeti taimed karjatatud ja karjatamata loopealsetelt ning *H. lanatus*'e taimed olid kogutud väetatud ja väetamata katselappidelt. Mõlema meetodi puhul kasutati kummagi taimeliigi puhul samasid genotüüpe.

Meetod A puhul istutati taimed 0,54 l ruumalaga äravooluaukudega pottidesse autoklaavitud kruusa-liiva (1 : 1) segusse. Pottide põhja pandi enne istutussegu lisamist õhuke riidetükk, et vältida kastmisel materjali kadu ja juurte potist välja kasvamist. Lisaks lisati igasse potti MacroRhizon filterpulk poorisuurusega 0,15 µm (MacroRhizon 19.21.35, Rhizospere research products, Wageningen, Holland), mis on vajalik katse hilisemates etappides juureeritiste kogumiseks. Iga potti kasteti enne istutamise alustamist senikaua kuni äravooluavadest väljuv vesi muutus selgeks, et eemaldada pisikesed tolmuosakesed. Seejärel lisati iga poti ümber kilest kott, et edaspidi taimi kastes ei voolaks kogu vesi kerge lõimise tõttu liiga kiirelt potist välja ja juured ei kuivaks ära. Ette valmistati ka kontrollpott, kuhu ei istutatud ühtegi taime. Katseks kasutati kloonalselt paljundatud taimi, mida oli kasvatatud steriilses mulla ja liiva segus. Enne istutamist pesti taimede juured voolava vee all. Selleks, et anda kõikidele taimedele kasvama hakkamiseks samasugune alguspunkt, lõigati lehelabad umbes 3 cm pikkuseks ning juured lõigati 0,5-1 cm pikkuseks. Igasse potti istutati 2-3 isendit valitud genotüübist, kuid kahe nädala möödudes eemaldati halvemini kohanenud isendid nii, et igasse potti jääks üks taim. Kasvuperioodi vältel toimus taimede väetamine. Väetamisega alustati 10 päeva pärast taimede istutamist. Esimesel neljal väetamise nädalal toimus väetamine üks kord nädalas, kuid taimede kasvades hakkas lehtede värvusest ilmnema märke toitainepuudusest, mille tõttu otsustati tõsta väetamise sagedust kahele korrale nädalas. Kaks korda nädalas väetati taimi kuni 7 päeva enne koristust. Väetamiseks kasutati Biopon väetislahust rohelistele taimedele, mida lahjendati vastavalt tootja juhisteile: 10 ml väetist 1,2 l vee kohta (NPK 7:4:6 mikroelementidega, Biopon, Bros, Poznan, Poola). Üks väetise annus oli 20 ml lahust ühe poti kohta. Taimi kasvatati enne juureeritiste kogumist 60 päeva, millest 40 päeva hoiti taimi kasvukambris, kus oli määratud temperatuur 23 °C ja taimed said valgust 16 h ööpäevas (fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus 125 µmol/m<sup>2</sup>/s). Kevade saabudes viidi taimed kasvuhoonesse, kus neid kasvatati ülejäänud 20

päeva. Kasvuperioodi jooksul kasteti taimi vastavalt vajadusele 1-2 korda nädalas. Mõlema uuritava liigi puhul leidis genotüüpe, mis ei suutnud kasvutingimustega kohaneda, mistõttu oli kasvuperioodi lõpuks alles 8 genotüüpi *B. media* ja 8 genotüüpi *H. lanatus*'e elujõulist taime.

Meetod B puhul toimus taimede istutamine samaaegselt meetod A-ga. Sarnaselt esimese meetodiga lõigati mõlema liigi 15-l genotüübil lehelabad 3 cm ja juured 0,5-1 cm pikkusteks, kuid istutamismeediumina kasutati hoopis gammakiirgusega steriliseeritud mulla ja liivasegu (kiirgusdoos 25Gy) ning igasse potti istutati 3-9 (keskmiselt 5,57) taimevõsu. Taimi kasvatati samuti 60 päeva enne juureeritiste proovide kogumist, kuid meetod B puhul asusid taimed terve kasvuperioodi jooksul kasvuhuones, kus nad said naturaalselt ja tehislisku valgust (16 tundi ööpäevas fotosünteesiliselt aktiivne lisakiirgus  $50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ). Taimi kasteti vastavalt vajadusele iga 1-2 päeva tagant. Kaks päeva enne juureeritiste kogumise algust eemaldati taimed pottidest, juured pesti mullast puhtaks ning taimed asetati juurtega 50 ml tuubidesse, mis täideti kraaniveega. Meetod B puhul kasvasid elujõulised taimed kõikidest genotüüpidest.

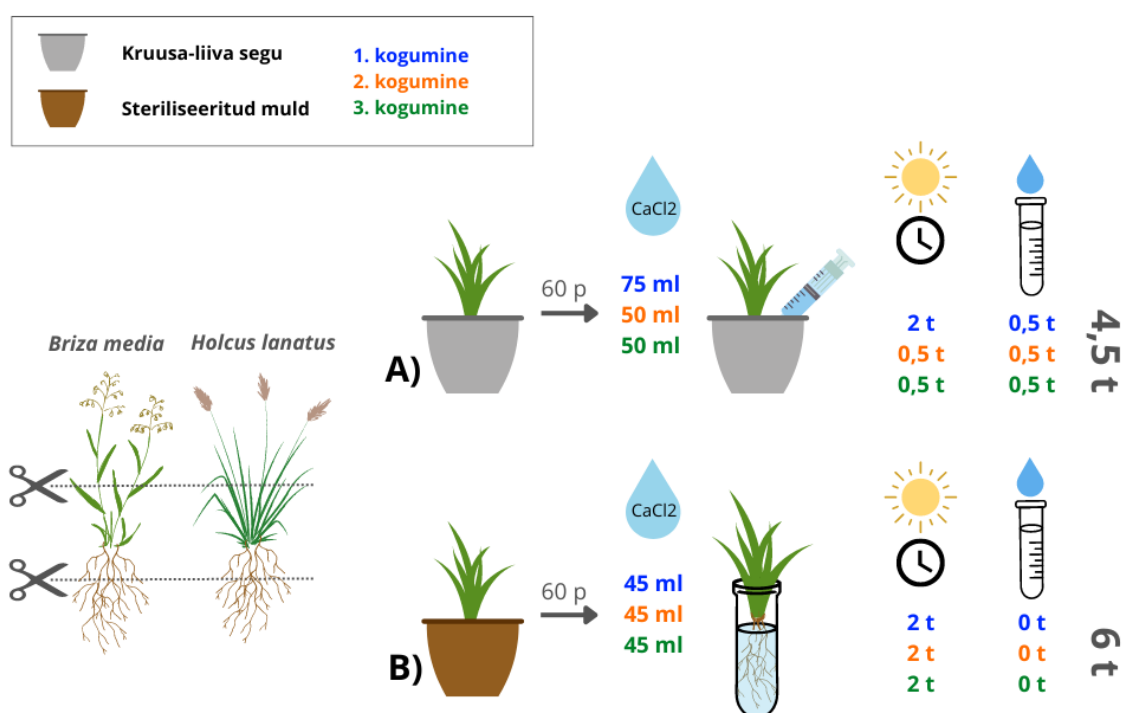
### 3.2 Juureeritiste kogumine

Juureeritised koguti 60 kasvupäeva möödudes igalt taimelt kolmel korral ühe päeva jooksul. Lisaks eritiste kogumisele, mõõdeti sellel päeval kõikide taimede CO<sub>2</sub> voogusid päikesevalguses ja pimedas (Portable CO<sub>2</sub> gas analyzer EGM-5, PP Systems, Amesbury, Ameerika Ühendriigid). Mõõtmine toimus 2 l mahuga kambrites 2 min jooksul. CO<sub>2</sub> voogusid mõõdeti päikesepaistelise päeva hommikul kella 9-11 vahemikus, millele järgnes juureeritiste kogumine kuue tunni jooksul. Fotosünteesilise aktiivsuse mõõtmine ja juureeritiste kogumine toimus kahe liigi puhul eraldi päevadel. Mõõtmisi alustati *H. lanatus*'e taimede ja kontrollpotiga. Selle päeva keskmine PAR oli 394 nm. Teisel päeval tegeleti *B. media* taimedega ning keskmine PAR oli siis 550 nm.

Meetod A puhul algas ettevalmistus pottide veega läbiuhtumisest. Selleks eemaldati pottide ümbert plastkotid, taimed kasteti põhjalikult, pottidel lasti ühe tunni jooksul veest tühjaks nõrguda ning seejärel pandi pottidele uued ümbriskotid. Igale potile lisati seejärel 75 ml kaltsiumkloriidi (CaCl<sub>2</sub>) lahust kontsentratsiooniga 1mM. Selleks, et taimed jõuaksid lahusesse juureeritisi eritada, jäeti need kaheks tunniks valgusrikkasse asukohta. Kahe tunni möödudes kinnitati MacroRhizon (MacroRhizon 19.21.35, Rhizospere research products, Wageningen, Holland) filterpulkade külge süstlad ja tõmmati need vaakumisse, et süstla sisse hakkaks kogunema kaltsiumkloriidi lahus koos eritistega. Filtrite membraani poorisuurus oli 0,15  $\mu\text{m}$ . Süstal jäeti filterpulkade külge 30 minutiks, mille jooksul jõudis piisavalt vedelikku läbi filtri imenduda. Seejärel süstlad eemaldati ning pottidele lisati 50 ml kaltsiumkloriidi lahust. Uue

kogumisega alustati 30 minuti möödudes ning vedelikku koguti taaskord 30 minutit. Kolmas kogumine toimus samamoodi nagu teine. Seega koguti juureeritisi ühe päeva jooksul igalt taimelt kokku kolm korda 4,5 tunni jooksul.

Meetodis B kasutusel olevate taimede puhul eemaldati 50 ml tuubidest kraanivesi ning asemele pandi 45 ml kaltsiumkloriidi lahust. Taimed jäeti lahusesse kaheks tunniks päikesevalguse kätte. Seejärel eemaldati lahus koos juureeritistega ning filtreeriti lahus läbi Minisart® NML süstlafitri poorisuurusega 0,2 µm (Minisart®, Sartorius Stedim Biotech GmbH, Goettingen, Saksamaa) steriilsetesse tuubidesse. Pärast proovide kogumist lisati taimele uus 45 ml doos kaltsiumkloriidi lahust. Taaskord asetati taimed kaheks tunniks päikesevalguse kätte, mille järel toimus lahuse kogumine. Meetod B puhul koguti samuti proove kokku kolm korda ühe päeva jooksul (kuue tunni jooksul eritatud juureeritised).



**Joonis 1.** Taimede kasvatamise ja juureeritiste kogumise meetodika võrdlus. Hallid potid tähistavad kruusa-liiva segus kasvanud taimi (meetod A) ning pruunid potid gammakiirgusega steriliseeritud mullas kasvavaid taimi (meetod B). Kõikidel taimedel lõigati katse alguses lehed ja juured ühepikkuseks. Juureeritiste kogumisega alustati 60 päeva möödudes. Meetod A taimed jäid peale seda perioodi samasse potti, kuhu need istutatud olid, kuid meetod B taimed tõsteti 50 ml tuubidesse. Sinise, oranži ja rohelisega on vastavalt märgitud esimene, teine ja kolmas eritiste kogumine. Nende värvidega on vasakult paremale esitatud 1) kaltsiumkloriidi kogus, mis lisati katsetaimele; 2) aeg, mille jooksul taim eritas juureeritisi; 3) aeg, mis kulus eritiste kogumiseks (mille jooksul taim samuti eritas juureeritisi). Kõige paremal on tähistatud kogu juureeritiste eritamise aeg taime kohta meetodi piires. Kõik kolm kogumist tehti ühe päeva jooksul.



Juureeritistest mõõdeti orgaanilise süsiniku sisaldust Analytikjena multi N/C UV HS analüsaatoriga (Analytik Jena GmbH+Co. KG, Jena, Saksamaa).

### 3.3 Taimetunnuste mõõtmine

Peale proovide kogumist alustati taimetunnuste mõõtmisega, mis toimus nii meetod A kui ka meetod B taimede puhul üldjuhul samamoodi. Ainuke erinevus seisnes selles, et meetod B taimede puhul polnud võimalik mõõta taimvõsude kuivkaalu, sest neid taimi oli ka edaspidiste katsete jaoks vaja ning need istutati mulda tagasi. Siiski kaaluti mõlema meetodi taimede värsket kaalu.

Lehetunnuste määramiseks hoiti värsked taimed vähemalt 24 tunni jooksul niisketes kilekottides pimedas 4 °C juures, et lehed saavutaks maksimaalset võimalikku veesisaldust. Seejärel lõigati igalt taimelt lehelaba keskelt neli 5-10 cm pikkust lehe fragmenti. Proovid kaaluti täpsusega 0,001 g ning seejärel skaneeriti resolutsiooniga 300 DPI kasutades EPSON Perfection skannerit (mudel V370, EPSON, Suwa, Jaapan). Peale seda asetati proovid paberkottides kuivatusahju, kus need kuivasid 40 °C juures vähemalt kolm ööpäeva. Pärast kuivatamist kaaluti proovid uuesti, et teada saada nende kuivkaal. Selle jaoks kasutati kaalu täpsusega 0,001 mg. Leheskannide analüüsimiseks kasutati RhizoVision Explorer tarkvara (Seethepalli *et al.*, 2021), millega määrati iga leheproovi pindala. Hiljem arvutati tulemuste põhjal välja kaks lehetunnust: LDMC (*leaf dry matter content* ehk lehe kuivaine sisaldus) ning SLA (*specific leaf area* ehk lehe eripindala). LDMC leidmiseks jagati leheproovide kuivmass värsket kaaluga ning SLA arvutamiseks jagati proovi pindala kuivmassi ühikuga.

Juuretunnuste kirjeldamiseks lõigati taimedelt ära kõik juured, mille hulgast valiti skaneerimise jaoks juhuslikult välja 5-10 juureharu nii, et skaneerimisalus oleks ühtlaselt täidetud. Aluseks kasutati risküliku kujulist läbipaistvat servadega anumad, kuhu lisati piisavalt vett, et juured oleksid kaetud. Enne skaneerimist sätiti proovid nii, et juureharud oleks võimalikult laiaili ja juuresegmentid ei kattuks üksteisega. Proove skaneeriti (EPSON Perfection V800, Epson, Suwa, Jaapan) skanneriga, mille resolutsiooniks oli määratud 600 DPI. Pärast skaneerimist eristati iga genotüüpi puhul skaneeritud ja ülejäänud juuri, mis tõsteti eraldi paberkottidesse ning kuivatati 40 °C juures vähemalt neli päeva. Kõik juureproovid kaaluti kuivatatult täpsusega 0,001 mg. Juureskanne analüüsiti RhizoVision Explorer tarkvaraga, mille abil saadi teada skaneeritud proovi juurepikkus, -pindala, -ruumala ja keskmine diameeter (Seethepalli *et al.*, 2021). Nende andmete abil leiti kolm juuretunnuseid iseloomustavat väärtust: SRL (*specific root length* ehk juure eripikkus), SRA (*specific root area* ehk juure eripindala) ning RTD (*root*

*tissue density* ehk juure koetihedus). SRL-i ja SRA leidmiseks jagati vastavalt kas juurepikkus või – pindala proovi kuivmassiga. RTD leidmiseks jagati proovi kuivmass juureruumalaga.

### **3.4 Andmeanalüüs**

Andmeanalüüsi käigus uuriti mitmeid juureeritiste koguse ja taimetunnuste vahelisi seoseid. Terviktaime tunnustest vaadeldi värsket kaalu (kogu biomass) ning juurte kuivkaalu, kruusas kasvatatud taimedel veel lisaks ka maapealsete taimeosade kuivkaalu. Statistilises analüüsis oli veel kasutusel kaks lehetunnust: lehe eripindala (SLA) ja kuivainesisaldus (LDMC), ning neli juuretunnust: keskmine juure läbimõõt, juure eripikkus (SRL), juure eripindala (SRA) ja juure koetihedus (RTD). Veel analüüsiti ka fotosünteesi- ja respiratsioonitasemega ilmnevaid seoseid. Juureeritiste puhul kasutati andmeanalüüsis kogutud juureeritistes sisalduva orgaanilise süsiniku hulka (TOC) ja fotosünteesi käigus fikseeritud süsinikust juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni ( $C_{prop}$ ).

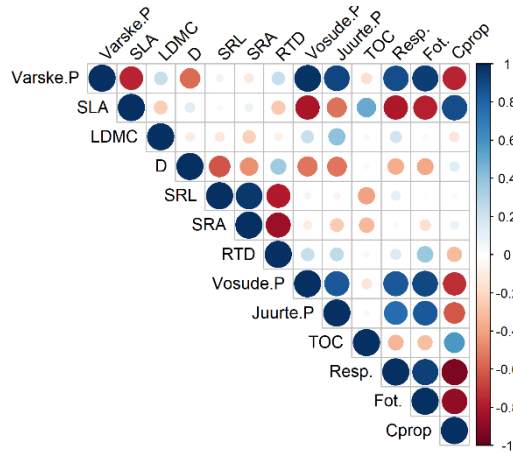
Korrelatsioonide tugevuse ja suuna hindamiseks kasutati Pearsoni korrelatsioonikordajat ( $r$ ) ja olemasolevate põhjuslike seoste hindamiseks lineaarset regressiooni ja determinatsioonikordajat ( $R^2$ ). Statistilise olulisuse piiväärtuseks määrati  $P < 0,05$ .

Andmeid analüüsiti programmiga RStudio (versioon 3.6.0+). Korrelatsioonimaatriksite tegemiseks kasutati paketti `corrplot` (Wei & Simko, 2001). Graafikute joonestamiseks kasutati paketti `ggpubr` (Kassambara, 2023).

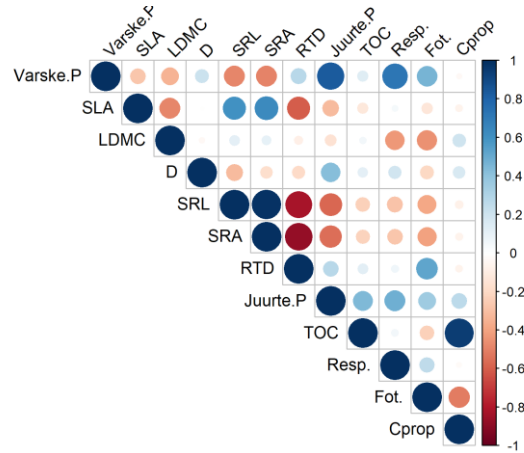
## 4. Tulemused

Tulemusi analüüsid ja vaadeldes oli põhiorhk juureeritiste ja taimekasvustrateegiliste tunnuste vahelistel seostel. Kuid tulemuste seletamiseks vaadeldi ka taimetunnuste varieeruvust ning omavahelisi seoseid (Joonis 2; Tabel 1). Kõige suurem tunnuste keskmine variatsioon oli kruusa-liiva segus (meetod A) *H. lanatus* taimede puhul ning kõige väiksem mullas kasvatatud (meetod B) *H. lanatus* taimede puhul (Tabel 1). Keskmise kogu taime, lehe ja juure tunnuste variatsioon oli väikseim mullas (meetod B) kasvatatud *B. media* taimedel (Tabel 1). Suurim kogu taime ja juure tunnuste variatsioon oli meetod A *H. lanatus* taimedel ning suurim lehe tunnuste variatsioon meetod A *B. media* taimedel. Juureeritiste kogust iseloomustavate tunnuste variatsioon oli suurim meetod A *H. lanatus* taimedel ning väikseim meetod B *H. lanatus* taimedel (Tabel 1).

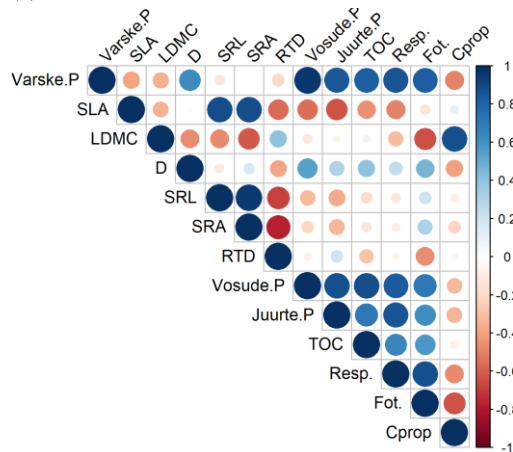
(a) Meetod A *Briza media*



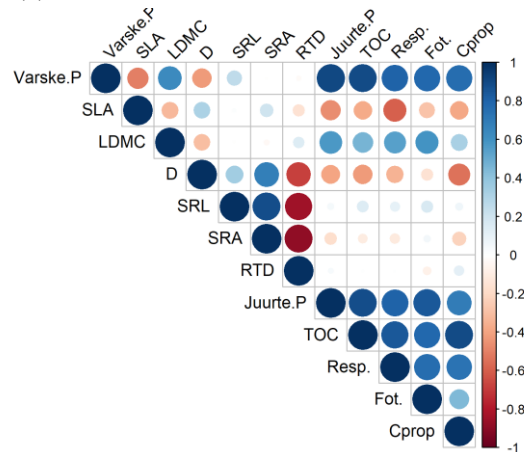
(b) Meetod B *Briza media*



(c) Meetod A *Holcus lanatus*



(d) Meetod B *Holcus lanatus*



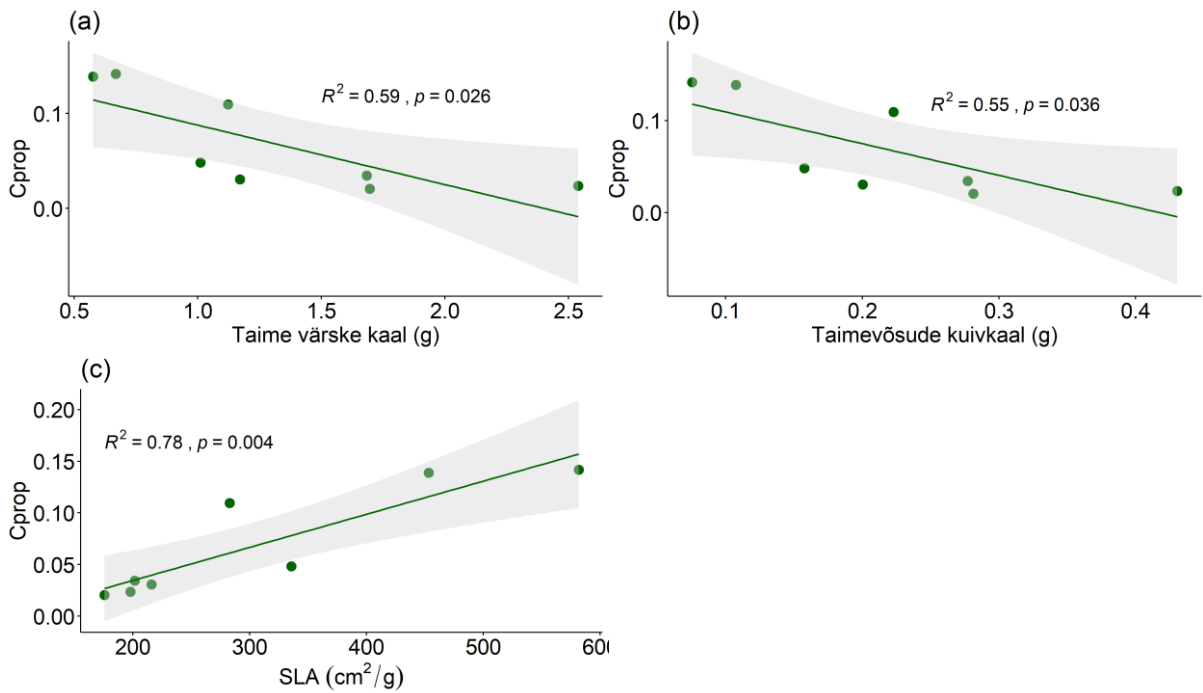
**Joonis 2.** Taimede tunnuste vahelised korrelatsioonimaatriksid. (a) Kruusa-liiva segus kasvatatud (Meetod A) *Briza media*. (b) Mullas kasvatatud (meetod B) *Briza media*. (c) Kruusa-liiva segus kasvatatud (Meetod A) *Holcus lanatus*. (d) Mullas kasvatatud (meetod B) *Holcus lanatus*. Sinisega on tähistatud positiivsed ja punasega negatiivsed korrelatsioonid, ringi suurus ja tumedus sõltub korrelatsiooni tugevusest (suuremad ja tumedamad on tugevamad), skaalal on välja toodud Pearsoni korrelatsioonikordaja väärtused. Varske.P – taime värske kaal (lehed

ja juured kokku); SLA – lehe eripindala; LDMC – lehe kuivaine sisaldus; D – juurte keskmine läbimõõt; SRL – juure eripikkus; SRA – juure eripindala; RTD – juure koetihedus; Vosude.P – maapealsete taimeosade kuivkaal; Juurte.P – juurte kuivkaal; TOC – kogu juureeritistega eraldunud orgaaniline süsinik; Resp. – respiratsiooni tase; Fot. - fotosünteesiline aktiivsus; C<sub>prop</sub> – proportsioon fotosünteesis fikseeritud süsinikust, mis eritati juureeritistena.

**Tabel 1.** Taimetunnuste variatsioon *B. media* ja *H. lanatus* genotüüpide vahel kui taimed kasvasid steriilses kruusas (Meetod A) või mullas (Meetod B). Andmed on esitatud kujul: keskmine(miimum – maksimum). SLA – lehe eripindala; LDMC – lehe kuivaine sisaldus; SRL – juure eripikkus; SRA – juure eripindala; RTD – juure koetihedus; TOC – kogu juureeritistega eraldunud orgaaniline süsinik; C<sub>prop</sub> – proportsioon fotosünteesis fikseeritud süsinikust, mis eritati juureeritistena. Kruusa-liiva seguga kontrollpotist kogutud juureeritistes tuvastati 0,72 mg orgaanilist süsinikku ning juureeritiste kogumiseks kasutatud kaltsiumkloriidi lahuse süsinikusisaldus oli 0,46 mg/l ehk 0.062 mg C 135ml kogutud lahuse kohta.

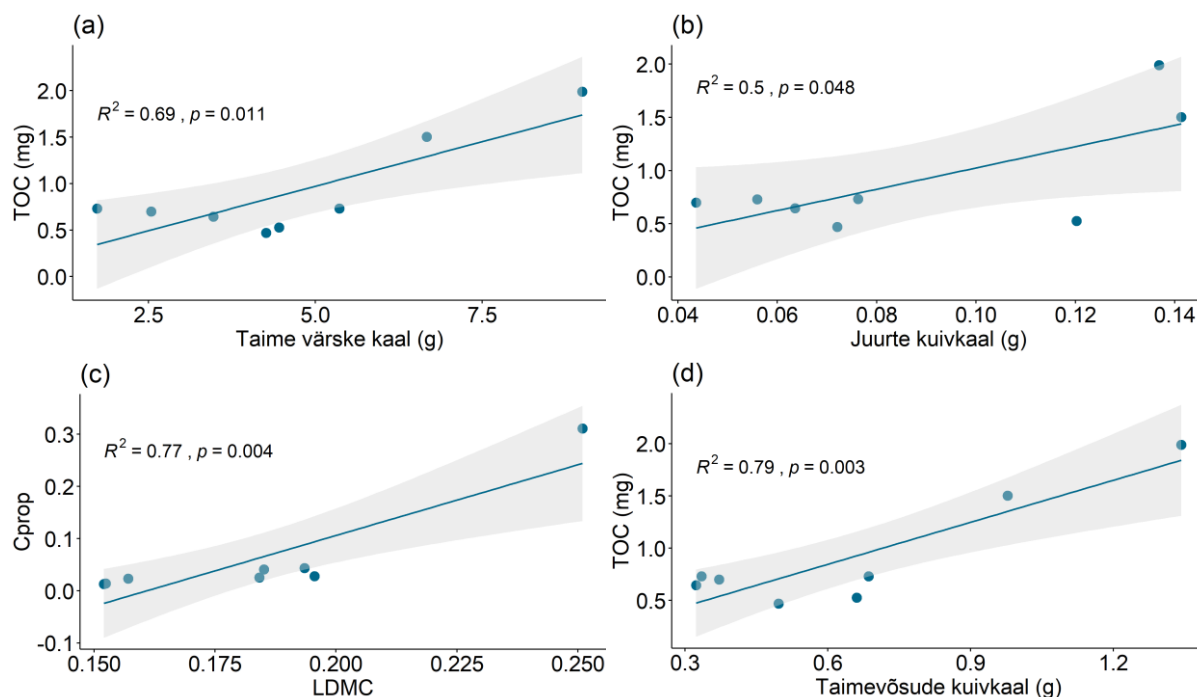
<b>Tunnus</b>	<b>Meetod A <i>Holcus lanatus</i></b>	<b>Meetod B <i>Holcus lanatus</i></b>	<b>Meetod A <i>Briza media</i></b>	<b>Meetod B <i>Briza media</i></b>
Värske kaal (g)	4,7 (1,7 - 9)	8,7 (3,6 - 13,5)	1,3 (0,6 - 2,5)	4,3 (2,6 - 6)
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	406 (332 - 519)	318 (177 - 494)	306 (176 - 582)	250 (188 - 386)
LDMC	0,18 (0,15 - 0,25)	0,27 (0,22 - 0,31)	0,26 (0,22 - 0,29)	0,34 (0,29 - 0,39)
Juure läbimõõt (mm)	0,27 (0,22 - 0,35)	0,22 (0,18 - 0,3)	0,3 (0,24 - 0,37)	0,21 (0,19 - 0,25)
SRL (cm/mg)	33,7 (10 - 67,6)	31,4 (16,1 - 47,3)	16,7 (3,5 - 31,7)	35,6 (19,9 - 59,3)
SRA (cm <sup>2</sup> /mg)	0,65 (0,18 - 1,2)	0,52 (0,24 - 1,09)	0,35 (0,09 - 0,59)	0,56 (0,34 - 0,89)
RTD (g/cm <sup>3</sup> )	0,053 (0,022 - 0,156)	0,074 (0,015 - 0,137)	0,079 (0,043 - 0,165)	0,077 (0,045 - 0,126)
Juurte kuivkaal (g)	0,089 (0,044 - 0,141)	0,26 (0,099 - 0,482)	0,038 (0,012 - 0,073)	0,107 (0,048 - 0,154)
Võsude kuivkaal (g)	0,65(0,32-1,34)		0,22(0,08-0,43)	
Respiratsioon (mgC/h)	4,45 (2,18 - 7,67)	2,51 (0,93 - 3,26)	1,39 (0,69 - 2,08)	2 (1,39 - 2,78)
Fotosüntees (mgC/h)	7,28 (0,52 - 13,24)	5,98 (3,61 - 8,03)	3,08 (1,04 - 6,41)	7,45 (3,23 - 11,69)
TOC (mg)	0,91 (0,47 - 1,99)	0,48 (0,18 - 0,83)	0,61 (0,38 - 0,7)	0,37 (0,2 - 1,28)
C <sub>prop</sub>	0,062 (0,013 - 0,311)	0,013 (0,008 - 0,018)	0,068 (0,021 - 0,142)	0,01 (0,004 - 0,045)

*B. media* genotüüpide puhul leiti vähem olulisi korrelatsioone juureeritiste koguse ja teiste taimetunnuste vahel kui *H. lanatus* genotüüpide puhul (Joonis 2). Meetod A, ehk kruusas kasvatatud *B. media* taimedel leiti negatiivne korrelatsioon taime värske kaalu ja C<sub>prop</sub> ehk fotosünteesist juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni vahel ( $r = -0,77$ ;  $P = 0,026$ ; Joonis 3a) ning maapealse osa kuivkaalu ja C<sub>prop</sub>-i vahel ( $r = -0,74$ ;  $P = 0,036$ ; Joonis 3b). Positiivne korrelatsioon leiti SLA ehk lehe eripindala ja C<sub>prop</sub>-i vahel ( $r = 0,88$ ;  $P = 0,004$ ; Joonis 3c). Meetod B, ehk mullas kasvanud *B. media* taimede juureeritiste ja kasvustrateegiliste tunnuste vahel ei leitud statistiliselt olulisi korrelatsioone (Joonis 2b).



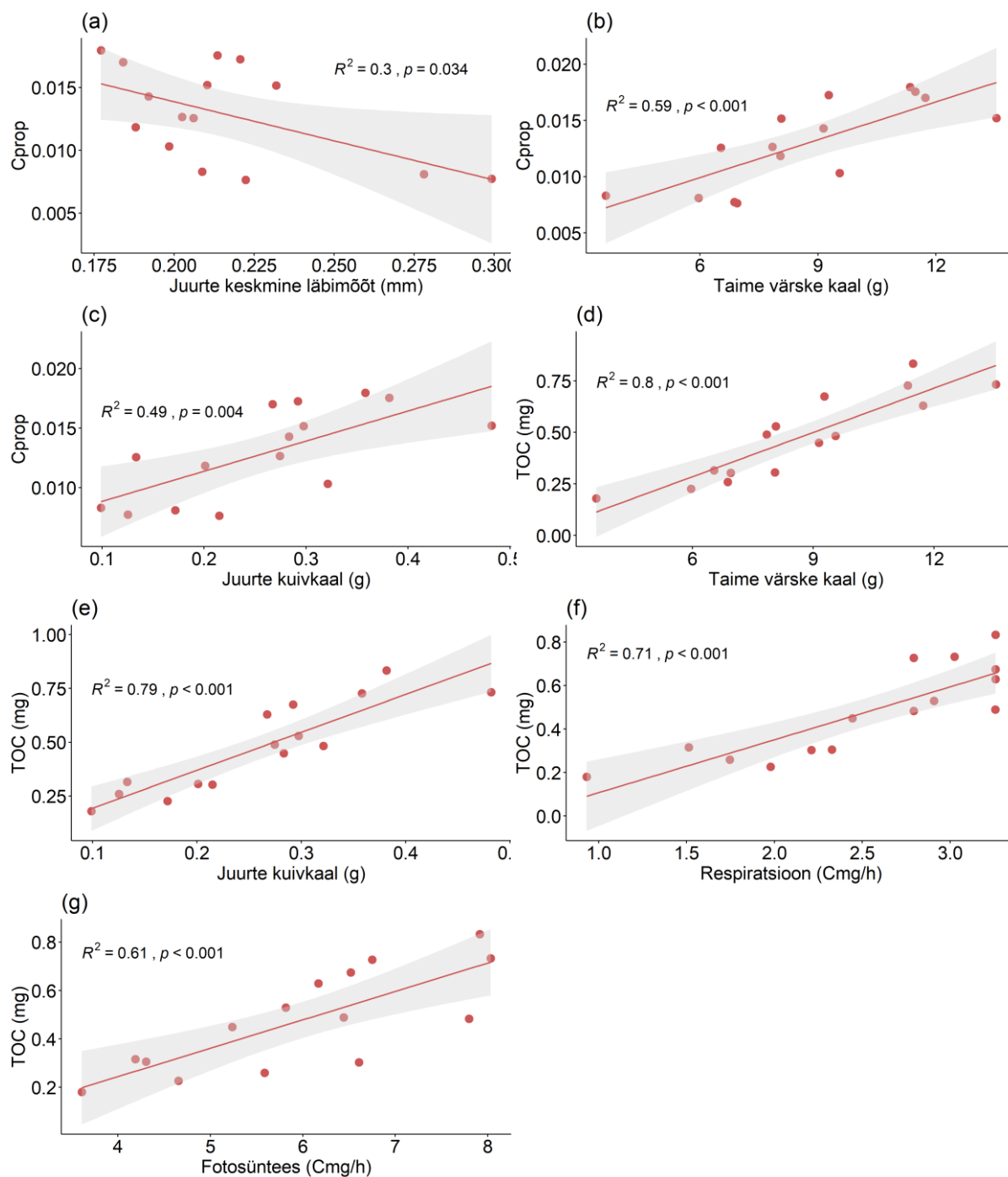
**Joonis 3.** *Briza media* fotosünteesi käigus fikseeritud süsinikust juureeritistega eraldunud orgaanilise süsiniku proportsiooniga (tähistatud C<sub>prop</sub>-iga) tekkinud korrelatsioonid. Kõik graafikud on kruusa-liiva segus kasvatatud (meetod A) taimede kohta. Rohelisega märgitud punktid tähistavad saadud tulemusi ning rohelise joonega on lisatud trendijoon.

Meetod A ehk kruusa-liiva segus kasvatatud *H. lanatus* taimede puhul leiti statistiliselt oluline korrelatsioon taimede värske kaalu ja TOC ehk juureeritistena eraldunud süsiniku vahel ( $r = 0,83$ ;  $P = 0,011$ ; Joonis 4a) ning juurte kuivkaalu ja TOC vahel ( $r = 0,71$ ;  $P = 0,048$ ; Joonis 4b). Statistiliselt oluline positiivne korrelatsioon leiti ka LDMC ehk lehe kuivaine sisalduse ja C<sub>prop</sub>-i vahel ( $r = 0,88$ ;  $P = 0,004$ ; Joonis 4c) ning maapealse osa kuivkaalu ja TOC vahel ( $r = 0,89$ ;  $P = 0,003$ ; Joonis 4d).



**Joonis 4.** Juureeritistega seotud ja muude tunnuste vahelised seosed *Holcus lanatus* kruusa-liiva segus kasvatatud (meetod A) taimede puhul. Cprop tähistab proportsiooni fotosünteesis fikseeritud süsinikust, mis eraldus juureeritistena ning TOC tähistab kogu juureeritistega eraldunud orgaanilist süsinikku. Siniste punktidega on tähistatud saadud tulemused ning sinise joonega trendijoon.

Meetod B ehk mullas kasvatatud *H. lanatus* taimedel leiti statistiliselt oluline negatiivne korrelatsioon juure keskmise diameetri ja C<sub>prop</sub>-i vahel ( $r = -0,55$ ;  $P = 0,034$ ; Joonis 5a). Statistiliselt oluline positiivne korrelatsioon leiti värse kaalu ja C<sub>prop</sub>-i vahel ( $r = 0,77$ ;  $P < 0,001$ ; Joonis 5b), juurte kuivkaalu ja C<sub>prop</sub>-i vahel ( $r = 0,70$ ;  $P = 0,004$ ; Joonis 5c), värse kaalu ja TOC vahel ( $r = 0,90$ ;  $P < 0,001$ ; Joonis 5d), juurte kuivkaalu ja TOC vahel ( $r = 0,89$ ;  $P < 0,001$ ; Joonis 5e), respiratsiooni (mgC/h) ja TOC vahel ( $r = 0,85$ ;  $P < 0,001$ ; Joonis 5f) ning fotosünteesilise aktiivsuse ja TOC vahel ( $r = 0,78$ ;  $P = 0,001$ ; Joonis 5g).



**Joonis 5.** Juureeritistega seotud ja muude tunnuste vahelised seosed mullas kasvatatud (meetod B) *Holcus lanatus* taimede puhul. Punaste punktidega on tähistatud saadud tulemused ning punase joonega trendijoon. Cprop tähistab proportsiooni fotosünteesis fikseeritud süsinikust, mis eraldus juureeritistena ning TOC tähistab kogu juureeritistega eraldunud orgaanilist süsinikku.

Lisaks võrreldi nii *B. media* kui ka *H. lanatus* kõiki meetod A taimi sama genotüübi meetod B taimedega, et näha, kas genotüüpide vahelised erinevused tunnuste väärtustes säilivad kui taimed kasvavad eri tingimustes (kruus vs muld). Mitte ühegi tunnuse puhul ei leitud statistiliselt olulist korrelatsiooni eri tingimustes kasvanud, kuid sama genotüübiga taimedel

mõõdetud tunnuste väärtuste vahel, seda nii *B. media* kui ka *H. lanatus* genotüüpide puhul (Tabel 2).

**Tabel 2.** Võrdlus samast genotüübist kuid eri tingimustes (meetod A ja meetod B) kasvatatud taimede tunnuste vahel. Tabel näitab genotüüpide vaheliste erinevuste säilimist iga vaadeldud tunnuse kohta. Esitatud on korrelatsioonikordaja (r) ja p-väärtus (P).

<b>Tunnus</b>	<i>Holcus lanatus</i>		<i>Briza media</i>	
	<b>r</b>	<b>P</b>	<b>r</b>	<b>P</b>
Värske kaal (g)	0,05	0,91	-0,02	0,96
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	0,06	0,89	0,58	0,14
LDMC	0,34	0,41	0,26	0,54
Keskmine juureläbimõõt (mm)	-0,11	0,8	-0,26	0,54
SRL (cm/mg)	0,16	0,7	0,37	0,37
SRA (cm <sup>2</sup> /mg)	0,35	0,4	0,64	0,09
RTD (g/cm <sup>3</sup> )	-0,07	0,87	0,47	0,24
Juurte kuivkaal (mg)	0,36	0,38	0,32	0,44
TOC (mg)	0,05	0,91	-0,59	0,12
Respiratsioon (mgC/h)	0,2	0,64	-0,29	0,48
Fotosüntees (mgC/h)	-0,33	0,43	0,01	0,99
Cprop	-0,17	0,68	-0,45	0,27



## 5. Arutelu

Mitmetes uuringutes on leitud, et liikidevahelisi seoseid vaadates, eritavad kiirekasvulise strateegiaga taimed rohkem juureeritisi võrreldes aeglase kasvuga liikidega (Guyonnet et al., 2018; Henneron et al., 2020; Wen et al., 2022). Liigisised seaduspärad on aga suhteliselt väheuuritud ning pole selge, kas genotüüpe võrreldes leitakse sarnaseid mustreid nagu esineb eri liikide vahel. Näiteks Semchenko *et al.* (2021) uuringus leiti, et liigisiselt eritavad madalama lehe eripindalaga taimed rohkem juureeritisi. Seega tundub nagu kehtiks liigi sees vastupidine seaduspära liikide vahelisele. Samas on oluline silmas pidada, et juureeritistesse suunatud süsiniku osakaal ja lehe eripindala (SLA) vähenevad taime kasvustaadiumite jooksul, samal ajal kui kogu taime mass ja lehtede kuivainesisaldus (LDMC) suurenevad (Remus *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2020)

Käesoleva töö käigus tehtud katse tulemuste põhjal tundub, et ka liigisiselt eritavad rohkem juureeritisi pigem kiirekasvulised taimed, kuid tulemustes leidub ka erandeid. Lisaks leiti ka, et uuritud liikide kohta saadud tulemused olid vägagi erinevad. Kõige paremini näivad juureeritiste kogust ennustavat terviktaime omadused. Lehe- ja juuretunnuste puhul juureeritiste kogusega seoseid ei leitud. Küll aga leiti, et lehetunnused võivad olla seotud sellega, kui suurt osa fotosünteesis fikseeritud süsinikust suunavad taimed juureeritistesse. Juuretunnused olid juureeritiste koguse ja fotosünteesist juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni ennustamiseks kõige kehvemad. Henneron *et al.* (2020) uurimuses leiti samuti, et kõige tugevamini on juureeritised seotud terviktaime ja lehetunnustega. Samas Guyonnet *et al.* (2018) leidsid, et juureeritised on seotud just eelkõige juuretunnustega: positiivselt juure eripikkusega ning negatiivselt juure kuivaainesisaldusega. Seoseid juureeritiste kogust kirjeldavate tunnuste ja teiste taime tunnuste vahel leiti mõlema meetodiga kasvatatud *H. lanatus* taimedel, kuid *B. media* taimedel leiti statistiliselt olulisi korrelatsioone vaid kruusaliiva segus (meetod A) kasvatatud taimedel. Meetod B, ehk mullas kasvanud *B. media* taimede statistiliselt oluliste korrelatsioonide puudumise põhjuseks võib olla taimetunnuste väike varieeruvus.

Juureeritiste kogusega olid positiivselt seotud nii terve taime värske kaal kui ka juurte ning võsude kuivakaal (mõõdeti ainult meetod A taimedel), kuid seda ainult *H. lanatus* taimede puhul. *B. media* taimede puhul juureeritistest tuvastatud orgaanilise süsiniku koguse ja teiste tunnuste vahel olulisi korrelatsioone ei leitud. Need seosed, mis aga *H. lanatus* taimede kaalu ja juureeritiste kaudu eraldunud orgaanilise süsiniku koguse vahel leiti, on kooskõlas liikidevahelise seaduspäraga. Kuna katse alguses lõigati taimede lehed ja juured ühepikkuseks, võib arvata, et taimed, mis olid katse lõpus suuremad, on ka kiirema kasvukiirusega. Henneron

*et al.* uuringus leiti samuti, et parim omadus juureeritistest sõltuvate protsesside ennustamiseks, on taime kasvukiirus ( $\text{g taime} / \text{m}^{-2} \text{ päevas}^{-1}$ ). Siiski ei saa tulemuste põhjal täiesti kindlalt öelda, et just kiirekasvulised genotüübid eritavad rohkem juureeritisi, sest on võimalik, et juureeritistes leiduva süsiniku kogus on seotud vaid taime suurusega. Selleks, et kindlaks teha kasvukiiruse mõju, oleks vaja juureeritisi koguda mitu korda taime kasvuperioodi jooksul, kaaludes eritiste kogumiste ajal biomassi. Sellisel juhul oleks võimalik võrrelda juureeritiste kogust eri kasvukiirusega genotüüpide vahel siis, kui nad on sarnaste kaalude juures ning jälgida tulemuste muutumist ajas. Lisaks oli juureeritiste kogusega positiivselt seotud ka meetod B *H. lanatus* taimede fotosünteesi ja respiratsiooni tase, mis on samuti kiire kasvuga taimede omadus (Wright *et al.*, 2004).

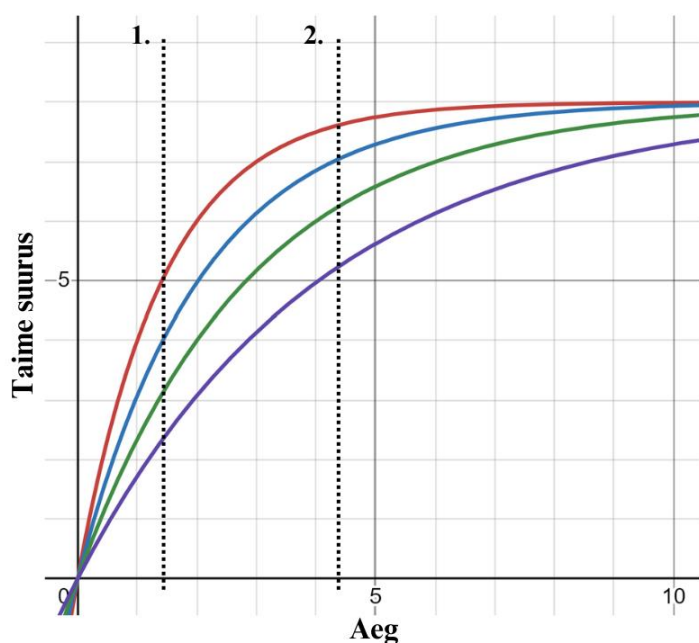
Rohkem korrelatsioone taimeomaduste ja juureeritistes sisalduva orgaanilise süsiniku koguse vahel ei leitud, kuid lisaks võrreldi tunnuseid ka fotosünteesist juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooniga, mis avaldas veel mitmeidki seoseid. Jones *et al.* (2009) uuringus leiti, et keskmiselt suunab taime juureeritistesse 11% fotosünteesi käigus fikseeritud süsinikust. Käesolevas töös saadi oodatust veidi madalam keskmine. Kõigi katsealuste taimede keskmiseks juureeritistesse suunatud süsiniku protsendiks leiti 3%. Kusjuures meetod A taimedel saadi keskmiseks tulemuseks 6,5% ning meetod B taimedel vaid 1,1%. See erinevus näib sõltuvat rohkem TOC hulga erinevusest meetodite vahel kui fotosünteesis fikseeritud süsiniku hulgast. Juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni uurides on oluline silmas pidada taime kasvustaadiumit, sest nooremad taimed kasvavad kiiremini ning suunavad rohkem ressursi juureeritistesse (Zhang *et al.*, 2020).

Lehetunnuseid uurides leiti meetod A *H. lanatus* ja *B. media* taimedel kaks esmapilgul vastastikust korrelatsiooni. Nimelt *H. lanatus* taimede puhul leiti positiivne korrelatsioon lehe kuivaine sisalduse (LDMC) ja juureeritistesse suunatud süsiniku vahel ning *B. media* puhul positiivne korrelatsioon lehe eripindala (SLA) ja fotosünteesist juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni vahel. Lisaks leiti *B. media* taimedel negatiivne seos juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni ja taime värske ning võsude kuivkaalu vahel.

Kuna taime kasvades taime mass suureneb ning SLA väheneb, on need tunnused omavahel negatiivses korrelatsioonis. See seos tuleb välja ka käesoleva töö tulemustest. Seega on tõenäoliselt jõudnud uuritavad *B. media* taimed oma kasvustaadiumites erinevatele tasemetele ja sellest tulenevalt on muutunud taime massi ja lehe eripindala vahekord ning ka juureeritistesse suunatava süsiniku proportsioon fotosünteesist fikseeritud süsinikust.

*H. lanatus*'e puhul leitud korrelatsiooni lehe kuivaine sisaldusega pole aga nii lihtne seletada. Selleks, et tuvastada, kas saadud tulemused sõltuvad taime kasvustaadiumist, võrreldi lehe kuivainesisaldust taime massi ning lehe eripindalaga, kuid statistiliselt olulisi seoseid ei leitud. Seega tundub, et saadud tulemused ei ole põhjustatud taime arengustaadiumist. Saadud seost muudab ka tugevamaks üks, teistest tulemustest tunduvalt eristuv punkt. Siiski säilib statistiliselt oluline seos ka selle punkti väljaarvamisel ( $r = 0,81$ ;  $P = 0,028$ ). Lisaks tasub silmas pidada, et harilikult esineb SLA ja LDMC vahel statistiliselt oluline negatiivne seos (Zhang *et al.*, 2020). Käesolevas töös ei jäänud leitud korrelatsioonid leheeripindala ja kuivaine sisalduse vahel küll seatud usaldusnivoosse, kuid kõikide meetodite puhul leiti negatiivne korrelatsioon (korrelatsioonikordaja vahemikus  $(-0,25) - (-0,49)$ ). Seega tõenäoliselt oleks tugevam korrelatsioon suurema valimiga siiski välja tulnud.

Meetod B *H. lanatus* taimedel leiti positiivne korrelatsioon juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni ja taime värske ning juurte kuivkaalu vahel. Siinkohal ei paista tegu olevat taimede kasvustaadiumist sõltuva seosega, sest suuremaks kasvanud taimed eritavad fikseeritud süsinikust suurema proportsiooni. Seega võib olla olulisemaks määrajaks genotüübi üldine kasvukiirus. Võib oletada, et *H. lanatus* taimede puhul on suuremad taimed endiselt suurema kasvukiirusega kui väiksemad taimed ning eelnevalt mainitud *B. media* puhul on jõudnud osad genotüübid juba teatud piirini, kust kasvukiirus hakkab aeglustuma ja sellest tuleneb ka vastupidine seos kahe liigi puhul (Joonis 6).



**Joonis 6.** Taimede kasvukiiruse hüpoteetiline olukord visualiseerimaks saadud tulemusi. Graafikul on x-teljel märgitud aeg ja y-teljel taime suurus. Värvilised graafiku jooned tähistavad nelja hüpoteetilist genotüüpi, millest

punase joonega on tähistatud üldises mõttes kõige kiirema kasvuga genotüüp ning lilla joonega kõige aeglasema kasvuga genotüüp. Punktirjoonega on tähistatud kaks mõõtmise hetke. 1. mõõtmine on tehtud taimede arengustaadiumi mõttes varem ning mõõtmise hetkel on suurima kasvukiirusega (graafiku kiirendusega) punase joonega tähistatud taim ning väikseima kasvukiirusega lillaga tähistatud taim. 2. mõõtmine on toimunud taimede hilisemas arengustaadiumis ning selle puhul tuleb välja vastupidine seos: punasega märgitud taime kasvukiirus on aeglasem kui lilla oma, kuigi punane on endiselt kõige suurem taim. Selline olukord võis tekkida ka käesoleva töö katses, 1. olukord tähistab meetod B *H. lanatus* taimedega saadud tulemusi ja 2. olukord meetod A *B. media* taimedega saadud tulemusi.

Juuretunnuste ja juureeritiste vahel leiti vaid üks korrelatsioon. Andmeanalüüsi käigus selgus mullas kasvatatud (meetod B) *H. lanatus* taimedel statistiliselt oluline negatiivne korrelatsioon juure keskmise läbimõõdu ja juureeritistesse suunatud süsiniku proportsiooni vahel. Jämedamaid juuri seostatakse harilikult mükoriisa sümbioosiga ning seetõttu väiksema juureeritiste kogusega (Wen *et al.*, 2022). Katses kasutatud *H. lanatus* taimed pärinesid Rengeni pikaajalisest väetuskatsesest Saksamaal, kus erinevatele maalappe on väetatud erineva koostisega väetistega (Hejzman *et al.*, 2007). Pikaajalisel fosforiga väetamisel on negatiivne mõju arbuskulaarse mükoriisa kooslustele (Lang *et al.*, 2022). Kuna taimede juurte morfoloogia sõltub nende ressursi hankimise strateegiast, võib erinevus juure keskmise diameetri vahel tuleneda väetamise mõjudest arbuskulaarsele mükoriisale (Wen *et al.*, 2022; Lang *et al.*, 2022). Täpsemate põhjuste välja selgitamiseks oleks vajalik uurida, milliste töötlustega väetamisaladel kindlad genotüübid on kogutud ning kuidas see korreleerub nende keskmise juure diameetri ja juureeritistega.

Mõlema taimeliigi puhul võrreldi ka sama genotüübiga meetod A ja meetod B taimi, et näha, kas esineb genotüübist sõltuvaid tunnuseid. Selleks vaadati, kas mingi tunnuse meetod A-ga leitud variatsioonimuster genotüüpide vahel sarnaneb meetod B tulemustega. Näiteks, kas genotüübid, mis olid meetod A-s võrreldes teiste genotüüpidega suure lehe eripindalaga, on seda ka meetod B-s. Ei *H. lanatus* ega *B. media* taimede ühegi tunnuse puhul ei leitud sellist meetodite vahelist ja genotüübist sõltuvat korrelatsiooni. Seega kuigi mõned taimeomadused ja juureeritiste kogus on omavahel seotud, on enamik mõõdetud tunnustest plastilised ja keskkonna tingimustest sõltuvad. Ka Herz *et al.* (2018) uurimuses leiti, et kuigi taimeomadused ja juureeritised on omavahel seotud, mõjutab enim juureeritisi taime kasvukeskkond.

Kokkuvõtlikult võib öelda, et juureeritiste liigisisese uurimisel on kolm põhilist mõjurit: keskkond, arengustaadium ja geneetiline päritolu. Keskkonna mõjul näib siinkohal olevat suurem olulisus kui geneetikal. Keskkonna tingimustest tulenevalt avalduvad taimedel erinevad kasvustateegilised tunnused, mis omakorda mõjutavad taimede ressursside paigutamist. Kogu juureeritistes eraldunud orgaanilise süsiniku kogusega korreleerusid ainult taime kaaluga

seotud omadused ning järeldus oli üpriski lihtne: suuremaks kasvanud taimed eraldavad rohkem juuremetaboliite. Muud kasvustrateegiaga seotud omadused ei paistnud juureeritiste kogust mõjutavat. Küll aga mõjutasid erinevad tunnused juureeritistesse suunatava süsiniku proportsioon fotosünteesi käigus fikseeritud süsinikust, ning siinkohal leidis kahe uuritava liigi vahel vastuolusid. Saadud tulemuste põhjal võib oletada, et seda võisid põhjustada arengu kiirusest sõltuvad erisused ning juureeritistesse suunatava süsiniku proportsioon sõltus n-ö taime hetkelisest kasvukiirusest. Siiski ei saa antud töö puhul teha kindlaid järeldusi ning vaja on täpsustavaid katseid.

## **Kokkuvõte**

Juureeritised on olulised mitmetes taime elutegevuseks vajalikes protsessides, alates mullakeemia mõjutamisest kuni keerulisemate mitme organismi vaheliste interaktsioonideni. Sedasi kujundab taim juureeritiste kaudu risosfääri mikroobioomi kui ka taimekooslust enda ümber. Tänu oma mitmekesistele funktsioonidele on juureeritiste uurimine oluline mitmetes keskkonna ja põllumajandusega seotud valdkondades.

Siiski on juureeritiste kohta palju veel teadmata. Seda peamiselt mullas toimuvate protsesside uurimise keerukuse ning juureeritiste suure mitmekesisuse tõttu. Vähe uuringuid on tehtud ka juureeritiste liigisisese varieeruvuse kohta.

Uurimistöö raames läbi viidud katses püüti selgust leida juureeritiste koguse varieerumisele liigisiselt. Juureeritiste kogusega seotud tunnuseid püüti paigutada taime kasvustrateegia teljestikule. Katse tulemusi analüüsisid leiti, et juureeritiste tootmisesse võiksid kahe vaadeldud liigi puhul panustada rohkem kiirekasvulised taimed. Seejuures näis taimede süsiniku ressursi suunamine juureeritistesse sõltuvat taime kasvu hetkekiirusest ning vähem taime genotüübist. Juureeritiste kogus oli enim seotud kogu taime ja lehe tunnustega. Selleks, et teha lõplikumaid järeldusi oleks kindlasti vaja teha katseid rohkemate liikide ja suurema valimiga ning informatiivsemate andmete saamiseks oleks kasu ka rohkematest juureeritiste kogumistest kasvuprotsessi vältel.

## Summary

Root exudates are important in many processes that influence plant functioning, from influencing soil chemistry to more complex multi-organism interactions. With root exudates, plants shape the rhizosphere microbiome as well as the plant community around itself. Studying root exudates is important in several fields related to the environment and agriculture, due to its diverse functions.

However, much is still unknown about root exudates. This is mainly due to the complexity of studying the processes taking place in the soil and the great variety of compounds found in the root exudates. Little research has also been done on the intraspecific variability of root exudates.

The main purpose of the experiment carried out as part of this thesis was to investigate the variation in the quantity of root exudates at the intraspecific level. An attempt was made to place the characteristics related to the quantity of root exudates on the axis of plant economic strategy. The results of the experiment showed that fast-growing plants could contribute more to the production of root exudates in the case of the two observed species. At the same time, the allocation of plant carbon resources to root exudates seemed to depend on the current plant growth rate and less on the plant genotype. The quantity of root exudates was most related to whole plant and leaf traits. In order to make more definitive conclusions, it would be necessary to conduct experiments with more species and a larger sample size. To obtain more informative data, it would also be useful to collect root exudate samples at multiple time points during the growth process.

## **Tänuavaldused**

Soovin südamest tänada oma juhendajat prof Marina Semtšenkot ja kogu toredat evolutsioonilise taimeökoloogia töörühma kollektiivi, kellega töö tegemine läks vägagi lõbusasti. Aitäh, et olite alati olemas ja abivalmid. Juba varsti ununeb suur töö ja vaev ning meelde jääb vahvalt veedetud aeg koosolekutel, kasvuhoonetes või Laelatu bioloogiajaamas. Kindlasti tahan tänada ka enda pere ja sõpru, kes jaksasid kuulata ja aidata kui kirjutamisega hädas olin või aitasid viimaseid proove kaaluda kui õhtu pikaks venis.



## KASUTATUD KIRJANDUS

- Bleecker, A. B., & Kende, H. (2000). Ethylene: A Gaseous Signal Molecule in Plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 16 (Volume 16, 2000), 1–18.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.16.1.1>
- Buee, M., Rossignol, M., Jauneau, A., Ranjeva, R., & Bécard, G. (2000). The Pre-Symbiotic Growth of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Is Induced by a Branching Factor Partially Purified from Plant Root Exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, 13(6), 693–698. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2000.13.6.693>
- Cabal, C., Martínez-García, R., de Castro Aguilar, A., Valladares, F., & Pacala, S. W. (2020). The exploitative segregation of plant roots. *Science*, 370(6521), 1197–1199.  
<https://doi.org/10.1126/science.aba9877>
- Cahill, J. F., McNickle, G. G., Haag, J. J., Lamb, E. G., Nyanumba, S. M., & St. Clair, C. C. (2010). Plants Integrate Information About Nutrients and Neighbors. *Science*, 328(5986), 1657–1657. <https://doi.org/10.1126/science.1189736>
- Callaway, R. M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., Stinson, K., & Klironomos, J. (2008). Novel Weapons: Invasive Plant Suppresses Fungal Mutualists in America but Not in Its Native Europe. *Ecology*, 89(4), 1043–1055.  
<https://doi.org/10.1890/07-0370.1>
- Carvalhais, L. C., Dennis, P. G., Badri, D. V., Kidd, B. N., Vivanco, J. M., & Schenk, P. M. (2015). Linking Jasmonic Acid Signaling, Root Exudates, and Rhizosphere Microbiomes. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, 28(9), 1049–1058.  
<https://doi.org/10.1094/MPMI-01-15-0016-R>
- Chen, Y., Bonkowski, M., Shen, Y., Griffiths, B. S., Jiang, Y., Wang, X., & Sun, B. (2020). Root ethylene mediates rhizosphere microbial community reconstruction when chemically detecting cyanide produced by neighbouring plants. *Microbiome*, 8(1), 4.  
<https://doi.org/10.1186/s40168-019-0775-6>

- Clocchiatti, A., Hannula, S. E., van den Berg, M., Hundscheid, M. P. J., & de Boer, W. (2021). Evaluation of Phenolic Root Exudates as Stimulants of Saptrophic Fungi in the Rhizosphere. *Frontiers in Microbiology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.644046>
- Coronado, C., Zuanazzi, J.A.S., Sallaud, C., Quirion, J. C., Esnault, R., Husson, H. P., Kondorosi, A., & Ratet, P. (1995). Alfalfa Root Flavonoid Production Is Nitrogen Regulated. *Plant Physiology*, 108(2), 533–542. <https://doi.org/10.1104/pp.108.2.533>
- Coskun, D., Britto, D. T., Shi, W., & Kronzucker, H. J. (2017). How Plant Root Exudates Shape the Nitrogen Cycle. *Trends in Plant Science*, 22(8), 661–673. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.05.004>
- Dietz, S., Herz, K., Gorzolka, K., Jandt, U., Bruelheide, H., & Scheel, D. (2020). Root exudate composition of grass and forb species in natural grasslands. *Scientific Reports*, 10(1), 10691. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54309-5>
- Eissenstat, D. M., Wells, C. E., Yanai, R. D., & Whitbeck, J. L. (2000). Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytologist*, 147(1), 33–42. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00686.x>
- Gerke, J. (2015). The acquisition of phosphate by higher plants: Effect of carboxylate release by the roots. A critical review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 178(3), 351–364. <https://doi.org/10.1002/jpln.201400590>
- Gomez-Roldan, V., Fermas, S., Brewer, P. B., Puech-Pagès, V., Dun, E. A., Pillot, J.-P., Letisse, F., Matusova, R., Danoun, S., Portais, J.-C., Bouwmeester, H., Bécard, G., Beveridge, C. A., Rameau, C., & Rochange, S. F. (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455(7210), 189–194. <https://doi.org/10.1038/nature07271>
- Grabarczyk, M., Wińska, K., Mączka, W., Potaniec, B., & Anioł, M. (2015). Loliolide—The most ubiquitous lactone. *Acta Universitatis Lodzianensis. Folia Biologica et Oecologica*, 11, 1–8. <https://doi.org/10.1515/fobio-2015-0001>

- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, *111*(982), 1169–1194.
- Guyonnet, J. P., Cantarel, A. A. M., Simon, L., & Haichar, F. el Z. (2018). Root exudation rate as functional trait involved in plant nutrient-use strategy classification. *Ecology and Evolution*, *8*(16), 8573–8581. <https://doi.org/10.1002/ece3.4383>
- Hejcman, M., Klaudivová, M., Schellberg, J., & Honsová, D. (2007). The Rengen Grassland Experiment: Plant species composition after 64 years of fertilizer application. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *122*(2), 259–266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.036>
- Henneron, L., Cros, C., Picon-Cochard, C., Rahimian, V., & Fontaine, S. (2020). Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *Journal of Ecology*, *108*(2), 528–545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>
- Herz, K., Dietz, S., Gorzolka, K., Haider, S., Jandt, U., Scheel, D., & Bruehlheide, H. (2018). Linking root exudates to functional plant traits. *PLOS ONE*, *13*(10), e0204128. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204128>
- Hinsinger, P., Plassard, C., Tang, C., & Jaillard, B. (2003). Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: A review. *Plant and Soil*, *248*(1), 43–59. <https://doi.org/10.1023/A:1022371130939>
- Jones, D. L., Nguyen, C., & Finlay, R. D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil*, *321*(1), 5–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Kassambara, A. (2023). `ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots`. R package version 0.6.0, <<https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>>

- Keiluweit, M., Bougoure, J. J., Nico, P. S., Pett-Ridge, J., Weber, P. K., & Kleber, M. (2015). Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, *5*(6), 588–595. <https://doi.org/10.1038/nclimate2580>
- Khorassani, R., Hettwer, U., Ratzinger, A., Steingrobe, B., Karlovsky, P., & Claassen, N. (2011). Citramalic acid and salicylic acid in sugar beet root exudates solubilize soil phosphorus. *BMC Plant Biology*, *11*(1), 121. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-121>
- Koes, R. E., Quattrocchio, F., & Mol, J. N. M. (1994). The flavonoid biosynthetic pathway in plants: Function and evolution. *BioEssays*, *16*(2), 123–132. <https://doi.org/10.1002/bies.950160209>
- Kong, C.-H., Zhang, S.-Z., Li, Y.-H., Xia, Z.-C., Yang, X.-F., Meiners, S. J., & Wang, P. (2018). Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature Communications*, *9*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06429-1>
- Ladha, J. K., Tirol-Padre, A., Reddy, C. K., Cassman, K. G., Verma, S., Powlson, D. S., van Kessel, C., de B. Richter, D., Chakraborty, D., & Pathak, H. (2016). Global nitrogen budgets in cereals: A 50-year assessment for maize, rice and wheat production systems. *Scientific Reports*, *6*(1), 19355. <https://doi.org/10.1038/srep19355>
- Lang, M., Zhang, C., Su, W., Chen, X., Zou, C., & Chen, X. (2022). Long-term P fertilization significantly altered the diversity, composition and mycorrhizal traits of arbuscular mycorrhizal fungal communities in a wheat-maize rotation. *Applied Soil Ecology*, *170*, 104261. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104261>
- Li, L.-L., Li, Z., Lou, Y., Meiners, S. J., & Kong, C.-H. (2023). (-)-Loliolide is a general signal of plant stress that activates jasmonate-related responses. *New Phytologist*, *238*(5), 2099–2112. <https://doi.org/10.1111/nph.18644>
- Ma, J., Wang, W., Yang, J., Qin, S., Yang, Y., Sun, C., Pei, G., Zeeshan, M., Liao, H., Liu, L., & Huang, J. (2022). Mycorrhizal symbiosis promotes the nutrient content accumulation

- and affects the root exudates in maize. *BMC Plant Biology*, 22(1), 64.  
<https://doi.org/10.1186/s12870-021-03370-2>
- Peng, Y., Yang, J., Li, X., & Zhang, Y. (2021). Salicylic Acid: Biosynthesis and Signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 72(Volume 72, 2021), 761–791.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-081320-092855>
- Prati, D., & Bossdorf, O. (2004). Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 91(2), 285–288.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.91.2.285>
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Remus, R., Pandey, D., & Lüttschwager, D. (2022). What regulates the rhizodeposition of winter oilseed rape during growth? *Plant and Soil*, 478(1), 283–310.  
<https://doi.org/10.1007/s11104-022-05441-1>
- Ryan, M. H., Tibbett, M., Edmonds-Tibbett, T., Suriyagoda, L. D. B., Lambers, H., Cawthray, G. R., & Pang, J. (2012). Carbon trading for phosphorus gain: The balance between rhizosphere carboxylates and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plant phosphorus acquisition. *Plant, Cell & Environment*, 35(12), 2170–2180.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02547.x>
- Samanta, A., Das, G., & Das, S. (2011). Roles of flavonoids in Plants. *International Journal of pharmaceutical science and technology*, 6, 12–35.
- Sasidharan, R., & Voesenek, L. A. C. J. (2015). Ethylene-Mediated Acclimations to Flooding Stress. *Plant Physiology*, 169(1), 3–12. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00387>
- Seethepalli, A., Dhakal, K., Griffiths, M., Guo, H., Freschet, G. T., & York, L. M. (2021). RhizoVision Explorer: Open-source software for root image analysis and measurement standardization. *AoB PLANTS*, 13(6), plab056. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab056>

- Semchenko, M., Saar, S., & Lepik, A. (2014). Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytologist*, *204*(3), 631–637. <https://doi.org/10.1111/nph.12930>
- Semchenko, M., Xue, P., & Leigh, T. (2021). Functional diversity and identity of plant genotypes regulate rhizodeposition and soil microbial activity. *New Phytologist*, *232*(2), 776–787. <https://doi.org/10.1111/nph.17604>
- Shaposhnikov, A. I., Belimov, A. A., Azarova, T. S., Strunnikova, O. K., Vishnevskaya, N. A., Vorobyov, N. I., Yuzikhin, O. S., Bupalova, L. A., & Tikhonovich, I. A. (2023). The Relationship Between the Composition of Root Exudates and the Efficiency of Interaction of Wheat Plants with Microorganisms. *Applied Biochemistry and Microbiology*, *59*(3), 330–343. <https://doi.org/10.1134/S000368382303016X>
- Shcherbak, I., Millar, N., & Robertson, G. P. (2014). Global metaanalysis of the nonlinear response of soil nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) emissions to fertilizer nitrogen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(25), 9199–9204. <https://doi.org/10.1073/pnas.1322434111>
- Simmonds, M. S. J., & Stevenson, P. C. (2001). Effects of Isoflavonoids from Cicer on Larvae of *Heliocoverpa armigera*. *Journal of Chemical Ecology*, *27*(5), 965–977. <https://doi.org/10.1023/A:1010339104206>
- Star, A. E. (1980). Frond Exudate Flavonoids as Allelopathic Agents in *Pityrogramma*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *107*(2), 146–153. <https://doi.org/10.2307/2484219>
- Subbarao, G. V., Nakahara, K., Hurtado, M. P., Ono, H., Moreta, D. E., Salcedo, A. F., Yoshihashi, A. T., Ishikawa, T., Ishitani, M., Ohnishi-Kameyama, M., Yoshida, M., Rondon, M., Rao, I. M., Lascano, C. E., Berry, W. L., & Ito, O. (2009). Evidence for biological nitrification inhibition in *Brachiaria* pastures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(41), 17302–17307. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903694106>

- Sun, L., Lu, Y., Yu, F., Kronzucker, H. J., & Shi, W. (2016). Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency. *New Phytologist*, *212*(3), 646–656. <https://doi.org/10.1111/nph.14057>
- Zhang, D., Zhang, M., Tong, S., Qi, Q., Wang, X., & Lu, X. (2020). Growth and physiological responses of *Carex schmidtii* to water-level fluctuation. *Hydrobiologia*, *847*(3), 967–981. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04159-z>
- Zhang, Z., Liu, Y., Yuan, L., Weber, E., & van Kleunen, M. (2021). Effect of allelopathy on plant performance: A meta-analysis. *Ecology Letters*, *24*(2), 348–362. <https://doi.org/10.1111/ele.13627>
- Thao, N. P., Khan, M. I. R., Thu, N. B. A., Hoang, X. L. T., Asgher, M., Khan, N. A., & Tran, L.-S. P. (2015). Role of Ethylene and Its Cross Talk with Other Signaling Molecules in Plant Responses to Heavy Metal Stress. *Plant Physiology*, *169*(1), 73–84. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00663>
- Vives-Peris, V., de Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2020). Root exudates: From plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, *39*(1), 3–17. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5>
- Wang, N.-Q., Kong, C.-H., Wang, P., & Meiners, S. J. (2021). Root exudate signals in plant–plant interactions. *Plant, Cell & Environment*, *44*(4), 1044–1058. <https://doi.org/10.1111/pce.13892>
- Wei, T. & Simko, V. (2021). R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wen, Z., White, P. J., Shen, J., & Lambers, H. (2022). Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. *New Phytologist*, *233*(4), 1620–1635. <https://doi.org/10.1111/nph.17854>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom,

P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R.  
(2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.  
<https://doi.org/10.1038/nature02403>



Mina, Mari Torsus,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

Taimede kasvustrateegiliste omaduste mõju juureeritiste kogusele genotüübi tasandil,

mille juhendaja on prof Marina Semtšenko, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Mari Torsus*

20.05.2024