

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja Maateaduste instituut
Botaanika osakond

Anna Tonevitskaja

HÕIMUVALIK TAIMEDEL

Bakalaureusetöö
Bioloogia ja elustiku kaitse
12 EAP

Juhendajad: Susanna Vain
Kristjan Zobel

Tartu 2019

Hõimuvalik taimedel

Lühikokkuvõte

Bakalaureusetöö teoreetilise osa eesmärk oli anda ülevaade hõimuvalikust taimedel ning katseliselt uurida eri geneetiliste distantsidega ökotüüpe kasvu ja konkurentsivõimet harilikul müürloogal (*Arabidopsis thaliana*). Selle töö uurimusliku osa hüpoteesiks oli, et erinevad ökotüübid kasvades koos konkureerivad rohkem, kui sama ökotüübi taimed. Seega *Arabidopsis thaliana* eri ökotüüpide kokkupuutealal juurkonkurents peaks olema intensiivsem, kui sama ökotüübi puhul. Kuid katse tulemused näitasid, et konkurentsivõime ei sõltunud naabri geneetilise sugulustasemest, ning eri tunnuste varjeerus sõltus ökotüübist.

Märksõnad: hõimuvalik taimedel, taimede sugulaste äratundmine, *Arabidopsis thaliana*, konkurents

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

Kin selection in plants

Abstract

The aim of this bachelor thesis was to give overall understanding of kin selection for plants and to test ecotypes with genetically different distances and competitiveness in thale cress. The hypothesis of this thesis is that different ecotypes are more competitive when growing all together, than the same ecotypes. Therefore the root competition of different *Arabidopsis thaliana* ecotypes should be more intense, than of same ecotype. The results of experiment indicated to different conclusions, showing that root competitiveness does not depend on genetical relatedness of the plants that grow next to each other, but it did depend on the ecotypes.

Keywords: kin selection in plants, kin recognition in plants, *Arabidopsis thaliana*, competition

CERCS code: B270 Plant ecology

Sisukord

1.SISSEJUHATUS.....	4
2. HÕIMUVALIK.....	5
2.1. Altruism ja Hamiltoni reegel.....	6
2.2 Konkurents.....	7
3. SUGULASTE ÄRATUNDMINE	8
3.1. Sugulaste äratundmine taimedel	9
3.4. <i>Arabidopsis thaliana</i> sugulaste äratundmise katsetes	11
3. UURIMUSLIK OSA	12
3.1. Uurimusliku osa eesmärk.....	12
3.2.Materjal ja meetodika	13
3.3.Tulemused	15
ARUTELU.....	20
KOKKUVÕTE	22
SUMMARY.....	23
TÄNUAVALDUSED	24
KASUTATUD KIRJANDUS	25

1.Sissejuhatus

Hõimuvaliku teooria järgi käitub isend oma geneetiliste sugulaste suhtes altruistlikult ja kooperatiivselt ning tänu sellele paraneb isendi kaasuv kohasus (Hamilton 1964). Hõimuvaliku esinemist on korduvalt näidatud ka taimedel. Katseliselt on tõendatud, et taimede puhul on hõimuvalik suunatud konkurentsi vähendamisele (Dudley, Murphy, & File 2013). Kuna taimed on sessiilsed organismid, siis interaktsioonid neid ümbritsevate naabritega on äärmiselt olulised. Konkurents on kõige levinum interaktsiooni tüüp, mis on negatiivne isendite vaheline vastastikmõju, olles samuti ka väga kulukas käitumisstrateegia (Goldberg 1990). Samas, koopereerides oma sugulastega vähendavad taimed konkurentsiga kaasnevat kulu, suurendavad seemnetoodangut ja ellujäämist (Biernaskie 2011). Üks olulisematest hõimuvaliku aspektidest on sugulaste äratundmise võime (Hamilton 1964), mida on tõendatud taimedel erinevate mehhanismidena, peamiselt juurkonkurentsi intensiivsusega (Dudley & File 2007).

Hõimuvaliku olemasolu taimedel tähendab seda, et nende omavahelised interaktsioonid on kompleksed ja keerukad, nagu loomadelgi. Kuid siiani on ebaselge, kui levinud on hõimuvalik taimeriigis.

Selles töös käsitletakse hõimuvaliku teooriat kui loodusliku valiku mehhanismi, seletatakse Hamiltoni reeglit, kaasuvat kohasust ning altruismi. Lisaks, antakse ülevaade sugulaste äratundmise mehhanismidest ja taimede vahelisest konkurentsist.

Töö uurimuslik osa hõlmab endas katset hariliku müürloogaga (*Arabidopsis thaliana*), kus vaadatakse konkurentsi eri geneetiliste distantsidega ökotüüpide vahel. Käesoleva töö uurimusliku osa tulemustest ei järeldu hõimuvaliku esinemist, kuna katsest puudusid seemnete andmed. Seega töö uurimuslik pool kajastab sugulaste äratundmise võimet ja konkurentsivõimekust *A. thaliana* eri ökotüüpidel. Lisaks, pakutakse töös soovitusi edaspidisteks katseteks ning tuuakse esile saadud tulemuste võimalikke tagajärgi.

2. Hõimuvalik

Loodusliku valiku teooria põhineb tugevate ja rohkem kohastunud isendite ellujäämisel. Hõimuvalik on üks loodusliku valiku mehhanismidest, mis peegeldab sotsiaalse käitumise kujunemist. Täpsemalt öeldes, kooperatiivne käitumine oma suguste vastu aitab indiviidile olla edukam loodusliku valiku mõttes (Hamilton 1964). Hamilton (1964) näitas, et teatud oludes looduslik valik soosib suurima kaasuva kohasusega isendeid, ehk teisisõnu on indiviidide käitumine on suunatud kaasuva kohasuse tõstmisele. Organismi kaasuvat kohasust võib defineerida otsese ja kaudse kohasuse summana. Otsene kohasus on indiviidi isiklik paljuemisedukus. Kaudne kohasus on aga indiviidi sugulaste paljunemisedukus, kellega nad samu geenikoopiaid jagavad (Hamilton 1964 ; Hamilton 1970). Niimoodi kaasuv kohasus soodustab hõimuvalikut esinemist: üritades tõsta oma kaasuvat kohasust, isendid tihti eelistavad sugulastega kooperatiivselt käituda (Hamilton 1970 ; Hamilton 1964).

Hõimuvaliku teooria eeldab vähem konkurentsi ja rohkem altruismi lähisugulaste vahel (Hamilton 1963 ; Hamilton 1964). Kui loomade puhul seletatakse tavaliselt hõimuvaliku teooriaga altruistlikku käitumist, siis taimede puhul räägitakse konkurentsi leevendumisest. Vähem konkureerivate isendite kohasus peaks olema kõrgem, sest nad ei kuluta nii palju ressursse konkurentssile. Seega võib eeldada, et kui taim suudab oma sugulasi ära tunda, oleks tema kohasus kõrgem sugulastega koos kasvades võrreldes võõraste isenditega koos kasvava isendiga (Dudley, Murphy, & File 2013). Biernaskie (2011) on seda luuderohi-lehtertapuga (*Ipomoea hederacea*) katseliselt näidanud. Geneetiliselt võõrad isendid olid seemnetoodangu arvelt saadavaolevaid ressursse omavahelisele juurte konkurentssile panustanud. Samas kui sugulaste rühma produktiivsus oli kõrgem, mis oli saavutanud tänu vähenenud maa-alusele konkurentssile (Biernaskie 2011). Samas, teised uuringud on aga näidanud vähendatud kohasust sugulaste rühmades. See võib tuleneda nišiteooriast (File, Murphy & Dudley 2012), mille fenotüübiliselt sarnased taimed omastavad limiteeritud ressursse sarnaselt, ning sellepärast konkureerivad tugevamalt (Young 1981). Milla jt. (2009) viisid läbi katse ahtlalehise lupiiniga (*Lupinus angustifolius*) ning saadud tulemuste põhjal järeldasid, et geneetiliselt lähedate isenditega kooskasvamine toob endaga kaasa nii individuaalse kui ka kogu grupi kohasuse vähenemise, kuna sugulaste rühmas kasvavate taimede seemnetoodang, õite arv ja ka vegetatiivne biomass olid väiksemad, kui mittesugulaste rühmas (Milla jt. 2009).

Tõestamiseks hõimuvaliku mõju taimede konkurentsile sugulaste vahel, on vaja uurida sugulaste äratundmisvõime mehhanisme ning näidata, et need on pärilikud (Lande & Arnold 1983). Hõimuvaliku esinemiseks peab isend suutma eristada sugulasi mittedugulastest ja valima kooperatiivse käitumisstrateegia sugulaste suhtes (Lande & Arnold 1983).

2.1. Altruism ja Hamiltoni reegel

Hamiltoni reegel on hõimuvaliku teooria tsentraalne põhimõtte. Selle reegli järgi altruistliku käitumist kodeeriv geen on loodusliku valiku poolt soositud, kui $rb > c$, kus b on indiviidi tulu, c on altruistliku käitumisega tulenev kulu ja r on isendi ja retsiptendi geneetiline kaugus ehk sugulusaste (Hamilton 1964). Sugulus väljendub tõenäosusega, et isendid jagavad ühist geeni. Õed-vennad pärivad sama geeni tõenäosusega $1/2$, ning onupojad tõenäosusega $1/8$ (Nowak 2006). Reegel näitab, et altruistlik käitumine on soositud, kui käitumisega tulenevad kulud kompenseeritakse isendi ja retsiptendi suguluse taseme ja tulude poolt (Hamilton 1964).

Mitmed Hamiltoni reeglit testivad empiirilised uuringud looduslikes populatsioonides tõestavad, et altruistlik käitumine tekitab kaudse tulu, tõstes sugulaste produktiivsust ja nende järglaste ellujäämist, ning tihti väljendub kooperatiivse vanemhoole ja paljunemisega (Bourke 2014). Näiteks mesilaste liigi *Xylocopa pubescens* kolooniates on ainult üks reproduktiivselt aktiivne emane, teiste emaste paljunemist surutakse maha. Katseliselt on näidatud, et emased eelistavad kaitsta ühist pesa, isikliku paljunemisedukuse arvelt (Hogendoorn & Leys 1993). Herilaste liikide *Polistes metrcus* ja *Ropalidia marginata* emased aga ühinevad geneetiliselt sarnaste emastega, et koos pesitseda (Metcalf & Whitt 1977 ; Gadagkar 2001). Selline käitumine tõstab individide kaasuvat kohasust, kuna suurendab nii enda kui ka sugulaste järglaste ellujäämist ja geenikoopiate ülekannet järgmistesse põlvkonnadesse.

Metskalkuni (*Meleagris gallopavo*) sotsiaalne käitumine on mõjutatud kaudsest kohasusest ja väljendub kooperatiivse käitumisega mänguplatsil, kus isased kaitsevad domineerivaid sugulasisendeid lindude mängimise ajal. Toetades domineerivat sugulast mänguplatsil on sel individil suurem tõenäosus oma geene edastada, seda sugulase järglaste kaudu (Krakauer 2005).

2.2 Konkurents

Konkurents on keskkonnas limiteeritud ressursi eest võitlemine, mille tõttu üks organism avaldab negatiivset mõju teisele (Goldberg 1990). Taimedel võib konkurentsi jaotada maa-aluseks ja maapealseks, kus maa all konkureeritakse mullaressursside eest (vesi ja toitained). Maapealsete osade peamiseks limiteerivaks ressurraks on valgus (Schnitzer, Kruzee, & Bongers 2005).

Tavaliselt räägitakse konkurentsi puhul kahest mehhanismist: konkurendi mahasurumisest või konkurendi tolereerimisest. Konkurenti võimaldab edukalt taluda suur fenotüübiline plastilisus, mis aitab parandada ressursside kättesaadavust. Näiteks, suurendada kas juurte biomassi, tihedust või pikkust või maapealse konkurentsi korral võsu omadusi – biomassi, varre pikkust, lehtede paigutust jne (Goldberg & Werner 1983). Bradshaw (1965) seletas fenotüübilist plastilisust kui genotüübi võimet avalduda eri keskkonnatingimustes eri fenotüüpidena. Arvatakse, et kõrge naabrite tiheduse juures muutub konkurents argessiivsemaks (Milbau jt. 2007). Juhul, kui limiteerivale ressursile on vaba ligipääs, võidakse hakata tugevamalt konkureerima tarbides ühist ressursi aktiivsemalt. Selline olukord on tuntud kui ühismanditragöödia (Hardin 1968). Selline argessiivne käitumise strateegia kulutab rohkelt ressursi konkureerimisele, mis tavaliselt tuleb paljunemisedukuse arvelt (O'Brien, Gersani, & Brown 2005). Ühismanditragöödia (tuntud ka kui ühisvaratragöödia) kohaselt kasutades ühist limiteeritud ressursi, saab organism individuaalset kasu, kuid selle kulu on jaotatud kõikide naabrite vahel võrdselt (Hardin 1968). Katseliselt on ühisvaratragöödiat tõestatud sojaoa (*Glycine max*) (Gersani jt. 2001) ja aedoa (*Phaseolus vulgaris*) (Maina jt. 2002) näitel. Samas kui Semchenko jt. (2007) konkurentsikatses hariliku kaeraga (*Avena sativa*) ühisvaratragöödia ei avaldunud – juurte kasv ei sõltunud naabertaime olemasolust. Samas ilmnes hoopis teine faktor – mulla ruumala. Teisisõnu, juurte kasv aktiveerus, kui mulla ruumala tõusis ning juurtel oli seega kasvamiseks rohkem ruumi (Semchenko, Hutchings, & John 2007).

3. Sugulaste äratundmine

Hõimuvaliku eelduseks on sugulaste äratundmise võime (Hamilton 1964). Enne Hamiltoni (1964) kõik sugulaste äratundmise võime uuringud loomadel olid suunatud vanem-järglane interaktsioonidele, kuid hõimuvaliku teooria äratas huvi sotsiaalsete suhete vastu ka teistel sugulustasemetel, näiteks õed-vennad. On kirjeldatud mitut sugulaste äratundmise mehhanismi. Üks nendest on ruumis põhinev äratundmine. Teatud kohtades on võimalik suurema tõenäosusega oma sugulasi kohata, näiteks oma rühma territooriumil või oma vanemate pesas. See mehhanism on hästi rakendatav väikese levimisvõimalusega organismidel, kelle suurem osa järglastest asuvad elama oma sünnikoha lähedal. Sellisel juhul on samal territooriumil asuvad isendid suurema tõenäosusega geneetiliselt sarnased (Waldman 1987).

Äratundmine võib põhineda ka peretutvusel. Kui isendid on ühest pesakonnast või kurnast õpivad nad oma õdede, vendade ja ka vanemate spetsiifilisi tunnuseid eristama (näiteks lõhnad, häälitused jne.) (Blaustein 1983). Äratundmine õnnestub, kui sugulane on identne või siis mõned tema tunnused kattuvad varem kohtunud sugulasega (Waldman 1987).

Äratundmine võib väljenduda fenotüübilise sarnasusega, tuntud kui „kaenlaaugu efekt“ („armpit effect“) (Dawkins 1976). Fenotüübilise sarnasuse mehhanism eeldab, et välimuslik sarnasus korreleerub geneetilise sugulusega ning suguluse identifitseerimine toimub läbi fenotüübiliste tunnuste võrdlemise. Indiviid võib geneetilise suguluse äratundmiseks tugineda kas iseenda tunnustel või talle juba tuttavatele sugulaste tunnustel. Võrdlemine võib põhineda sellistel tunnustel, nagu näiteks kemikaalid või välimus (Blaustein 1983).

Hamilton kirjeldas ka supergeeni evolutsiooni, mis on võimeline populatsioonis ära tunda enda koopiaid teistes organismides ja aidata neil levida (Hamilton 1964). See kontseptsioon on tuntud kui „roheline habeme“ efekt. Rohelise habeme geen kodeerib mitu tunnust korraga: haruldast fenotüübilist tunnust (näiteks roheline habe), mis lubab isendil ära tunda seda tunnust teistes isendites, käituda altruistlikult nende isendite vastu, kes omavad selle geeni koopiat ning niimoodi aidata selle geeni koopiate levikule kaasa (Dawkins 1976). Hamilton tunnistas, et sellise „supergeeni“ olemasolu on kaheldav, aga sellest hoolimata seletab see hästi altruismi teket ja levikut (Hamilton 1964).

3.1. Sugulaste äratundmine taimedel

Esimesena näidati taimedel võimet eristada ennast teistest. Korvõieliste sugukonna *Ambrosia dumosa* taime juurte kasv oli inhibeeritud kokkupuutes teise taime või enda klooni juurtega, kuid mitte iseenda juurtega (Mahall & Callaway 1991). Ennast teistest eristamist on tõestatud ka hariliku herne (*Pisum sativum*) näitel (Falik jt. 2003).

Dudley ja File (2007) tõestasid taimede võimet sugulasi ära tunda. Üheaastane taim *Cakile edentula* ristõieliste sugukonnast tootis rohkem juuri, kui kasvas võõrastega ühes potis, võrreldes sugulastega ühes potis kasvamisega. Suurem ressursside allokatsioon juurtesse tõstab taime konkurentsivõimet maa all. Seega võib väita, et kasvades koos sugulastega konkureerisid taimed vähem, mis kinnitab hõimuvaliku teooriat (Dudley & File 2007). Sugulaste äratundmine taimedel oli korduvalt katseliselt tõestatud juurte näitel, kuid liigniiskete kasvukohtade taimega *Impatiens pallida* (kahvatu lemmmalts) läbiviidud katse tulemused näitasid fenotüübilisi erinevusi just taimede maapealsetel osadel. Kasvades koos võõrastega suurenes taimedel varre pikkus ning lehtede arv, mis suurendas taime maapealset konkurentivõimet ning vastas hõimuvaliku teooriale, et sugulased konkureerivad omavahel vähem (Murphy & Dudley 2009).

Kõik eelnevalt loetletud katsed olid läbi viidud konkreetsete liikidega kontrollitud oludega kasvuhoonetes, kuid sugulaste äratundmine võib sõltuda ka keskkonnatingimustest. Lepik jt. (2012) katses oli uuritud sugulaste äratundmise võimet rohumaa taimedel erineva naabrite tiheduse juures. Katses kasutati kaheksat liiki, mis tihti kasvavad looduslikes kooslustes kõrvuti. Sugulaste äratundmise võimet oli märgatud kahel liigil. Kasvades koos sugulastega tootis valge ristik (*Trifolium repens*) rohkem seemneid just kõrge naabrite tiheduse korral (tiheduse vähendamisega vähenes ka seemnete toodang). Mittesugulastega kasvades ei reageerinud *T. repens* seemnete toodang naabrite tiheduse suurendamisele. Geneetilise sugulususe mõju *Lychnis flos-cuculi* liigile oli alati sõltuvuses naabrite tihedusest. Seega võib järeldada, et sugulaste äratundmine parasniiske kliima rohumaaal ei ole sage nähtus. Ainult väike osa taimedest muudab oma biomassi ja teisi morfoloogilisi tunnuseid kasvades koos sugulastega. (Lepik jt. 2012)

On ammu teada sugulaste äratundmise mehhanismidest loomadel ja mikroobidel, mis baseeruvad kemikaalide ja lõhnade tajumisel (Blaustein 1983). Ka taimede maailmas kemikaalid mängivad suurt rolli nii taim-taim, taim-putukas, taim-mikroob interaktsioonides. Sellised liigivahelised interaktsioonid võivad olla nii negatiivsed, kui ka positiivsed (Biedrzycki & Bais,

2010a). Mõned taimed võivad eraldada lenduvaid ühendeid, hoiatades teisi isendeid patogeenidest või teistest ohtudest. Negatiivsete interaktsioonide all mõistakse näiteks allelopaatiat, mis on mõnede liikide võime inhibeerida naabertaimede kasvu eritades mulda spetsiifilisi kemikaale (Bais jt. 2006). Juurte poolt eritatavad kemikaalid sugulususe äratundmisel taimedel on siiani ebaselged, kuid Semchenko, Saar ja Lepik (2014) tõestasid juurte eritiste olulisust naabrite äratundmises. Selles katses uuritav taim ei kasvanud koos teiste taimedega, vaid sellele lisati teiste taimede juurte eritisi. Luht-kastevars (*Deschampsia caespitosa*) taimedele oli lisatud kas lähisugulaste või geneetiliselt kaugete taimede juurte eritisi. Geneetiliselt kaugete taimede eritistega kokkupuutel suurenes *D. caespitosa* juurte pikkus, kuid sugulaste eritiste lisamisel sellist reaktsiooni ei toimunud (Semchenko, Saar, & Lepik 2014). Juurte pikkuse suurendamise põhjuseks võib olla konkurentsi intensiivistumine (Craine 2006). Nagu eelnevalt mainitud, võivad mõned taimed eritada lenduvaid orgaanilisi ühendeid, et hoiatada oma naabreid mingist ohust (Bais jt. 2006). Näiteks suudab kolmehambaline puju (*Artemisia tridentata*) hoiatada oma naabreid herbivooride rünnaku korral (Karban jt. 2013). Karban jt. (2013) on näidanud, et selline infovahetus on sugulaste vahel efektiivsem, sest nad tunnevad üksteise lenduvaid orgaanilisi ühendeid paremini ära. Seega tõenäosus, et taim aitab geneetiliselt võõral isendil herbivooride rünnakut vältida on väiksem, sest need isendid tunnevad eritajataime lenduvaid orgaanilisi ühendeid halvemini ära.

Taimedel on kirjeldatud geneetiliste sarnaste isendite äratundmise mehhanism, mis aitab neil inbriidingut vältida. Mehhanism väljendub õietolmu kokkusobimatuses. Kuid õietolmu teatud geenid on ekspresseeritud sama alleel, mis õie emakasuudmel, siis õietolmuterad tõukuvad emakasuudmelt teatud valkude vastastikmõjul. (Snowman jt. 2002)

3.4. *Arabidopsis thaliana* sugulaste äratundmise katsetes

Sugulaste äratundmine olid empiirilisel tõestatud mitmetes *Arabidopsis thaliana* katsetes. Biedrzycki ja Bais (2010b) kasutasid oma katses nii loodusest kogutud kui ka laboris kasvatatud *A. thaliana* erinevate ökotüüpide seemneid. Tulemused kinnitasid, et kõik ökotüübid reageerisid geneetiliselt võõra taime juurteeritistele suuremal või vähemal määral juure pikkuse ja lateraalsete juurte arvu suurendamisega, ning see taimede omadus ei sõltunud seemnete geograafilisest päritolust. (Biedrzycki & Bais 2010b). Biedrzycki jt. (2010) on kirjutatud, et harilik müürlook vajab rohkelt infovahetust juureeritiste näol sugulaste äratundmiseks. Samuti arutleti, et ennast teistest (self/non-self recognition) ja sugulaste äratundmise mehhanismid on erinevad. Masclaux jt. (2010) seevastu aga näitasid, et naabrite sugulus ei mõjutanud taime morfoloogilisi tunnuseid ning taimede vastastikune mõju sõltus pigem ökotüübi konkurentsivõimekusest. Üks suguluse äratundmise mehhanismidest loomadel põhineb fenotüübilisel sarnasusel, tuntud kui „roheline habeme efekt“ (Dawkins 1976). Crepy ja Casal (2015) näitasid selle mehhanismi võimalikku olemasolu taimedel *A. thaliana* näitel. Fenotüübiliselt sarnasemad taimed konkureerisid omavahel vähem, mis väljendus üksteise varjutamise vältimises. Kasvades koos fenotüübiliselt sarnaste isenditega, paigutasid taimed oma lehti niiviisi, et naaber ei oleks varjutatud. Samas kui fenotüübiliselt mittesarnaste taimedega koos kasvades oli lehtede paigutus juhuslik.

3. Uurimuslik osa

3.1. Uurimusliku osa eesmärk

Uurimusliku osa eesmärgiks on uurida lähemalt eri geneetiliste distantsidega ökotüüpe kasvu ja konkurentsiosid harilikul müürloogal (*Arabidopsis thaliana*). Kuna hõimuvaliku katsetes taimedel on näidanud leebemat konkurentsi geneetiliselt sarnaste isendite vahel (Dudley & File, 2007), selle töö hüpotees on, et erinevad ökotüübid kasvades koos konkureerivad rohkem, kui sama ökotüübi taimed. Ka varasemad *A. thaliana* uuringud on näidanud hõimuvaliku mõju sugulaste ja mittesugulaste vahelisele konkurentsile (Biedrzycki & Bais 2010b ; Biedrzycki jt. 2010). Samas kui Masclaux jt. (2010) *A. thaliana* peal läbiviidud katses selgus, et hõimuvalik selle liigi puhul rolli ei mänginud.

Uurimisobjektiks valiti üheaastane taim *A. thaliana*, kuna selle liigi puhul hõimuvaliku olemasolu ja geneetiliselt lähedaste äratundmise mehhanismid on ebaselged. Taim samuti sobib hästi kasvuhoonekasteks oma lühikese elutsükli (ca 8 nädalat) tõttu.

Katse mudelis neli eri ökotüüpi kasvatati kõrvuti, ning ka iseendaga. Hõimuvalik eeldab, et sugulastega koos kasvades parem kohasus (Hamilton 1964). Selle töö raames hõimuvalikust võib ainult kaudselt järeldada, sest puuduvad seemnete andmed.

3.2.Materjal ja meetodika

Katses kasvatati ristõieliste (*Brassicaceae*) sugukonda kuuluva üheaastase taime *Arabidopsis thaliana* nelja ökotüüpi. Katses kasutatud ökotüübid olid: Po-0, päritoluga Saksamaalt, Oy-0 Norrast, Cvi-0 Roheneemesaartelt ning Tsu-0 Jaapanist. Seemned telliti rahvusvahelisest *A. thaliana* seemnekeskusest (The European Arabidopsis Stock Centre (Scholl, May, & Ware 2000)). Katses kasutati aluseid suurusega 28x28x5 cm. Poolele alusele külvati ühe ökotüübi seemned (teine pool kinni kaetud), teisele poolele teise ökotüübi seemned (esimene pool kinni kaetud). Niimoodi külvati kõikide ökotüüpide kombinatsioonid. Igale alusele külvati 500 seemet (250 seemet üht ja 250 seemet teist ökotüüpi). Sama meetodikaga külvati ka ökotüüpide monokultuurid (tervel alusel vaid ühe ökotüübi seemned). Iga töötlust oli kolm replikaati. Enne külvamist pandi seemned vette ja seejärel külmkappi 48 tunniks, et soodustada idanemist. Enne külvamist segati seemned väikese koguse peenliivaga (umbes 10 g). Enne külvamist oli igasse alusesse lisatud 760 g mulda (mis koosnes 2:1 suhtes turvasmullasegust ja vermikuliidist) ning 280 g vett. Muld oli eelnevalt steriliseeritud, et elimineerida mulla elustiku mõju. Päev enne seemnete külvamist pritsiti mulda profülaktika mõttes fungitsiidiga. Kuna kastmise käigus võivad seemned nihkuda mulla pinnal, olid alused kuni idanemiseni läbipaistva kilega kaetud (et takistada aurustumist ja seega vältida kastmist). Pärast taimede idanemist võeti kile ära ning edasi kasteti igapäevaselt. Aluste järjekorda juhuslikustati iganädalalselt, et vältida aluse asukoha mõju taimede kasvule. Taimede õitsemise ajal koguti biomassi proovid. Proovide võtmine toimus kolmes sektoris: aluse vasakult poolelt (A), keskelt (B) ja paremalt poolelt (C). A, B ja C esindavad seega kumbagi ökotüüpi ning kahe ökotüübi kokkupuuteala. Igast sektorist võeti kaks proovi. Servaefekti vältimiseks võeti proovid vähemalt 1 cm kauguselt aluse äärest. Proovivõtuala diameeter oli 3 cm. Esmalt eemaldati taimed proovivõtualalt (võsu proov) ning nende arv loendati. Pärast taimede eemaldamist võeti samalt alalt juureproov (3 cm diameetriga mullapuuriga). Tekkinud augud täideti liivaga. Maapealse biomassi proovid kuivatati 48 h 75°C. Juurte proovid puhastati ettevaatlikult mullast. Igast sektorist võetud proovide juured skaneeriti (EPSON v700). Kasutades WinRHIZO Pro 2008a (Regent Instruments Inc., Quebec, Canada), saadi skaneeritud juurte piltidelt andmed juurte keskmise diameetri, pikkuse ja pindala kohta. Seejärel kuivatati juured samuti kuivatati (48 h, 75°C). Pärast kaaluti nii kuivatatud võsu- kui ka juureproovid.

Andmete statistiliseks analüüsiks kasutati andmetöötlusprogrammi Statistica 7.1. (Statsoft, Inc.). Peaesmärgiks oli tuvastada, kas *A. thaliana* mingi ökotüübi monokultuuri keskosast võetud juure- ning võsuproovid erinevad oluliselt kahe erineva ökotüübi monokultuuri kokkupuutekohast võetud omast. Tööhüpoteesi kohaselt võis oodata seal geneetiliselt mõnevõrra erinevate taimede konkureerimistsoonis vegetatiivsete taimeosade (juured ja võsud) üleproduktiooni võrreldes geneetiliselt suhteliselt homogeensete keskosadega.

Andmeanalüüsiks koostati kordusmõõtmiste ANOVA mudel, kus faktoriteks ehk sõltumatuteks muutujateks oli: 1) ökotüüpide vahelise konkurentsi olemasolu (kolm taset – Oy-0 ökotüübi puhaskultuur, Po-0 ökotüübi puhaskultuur, ökotüüpide Oy-0 ja Po-0 piiriala); 2) proovi paiknemine kasvualusel – kuivõrd aluste asukoha randomiseerimisel jäi viimaste orientatsioon ilmakaarte (ja ka kasvahoone sein) suhtes muutumatuks, sai eristada kolme faktori taset: sektor A (põhjapoolne osa kasvualusest), sektor B (kahe alusepoole piiriala), sektor C (lõunapoolne osa kasvualusest). Arvestades, et igal kasvualusel mõõdeti taimede tunnuseid korduvalt (põhjapoolne sektor, piiriala, lõunapoolne sektor) tuli seda faktorit käsitleda kordusmõõtmisena ja ühtaegu juhusliku faktorina. Mudelis hinnati nii peaefektide kui koosmõjude olulisust.

3.3.Tulemused

Katse jäi plaanitud väiksemaks, kuna Tsu-0 ja Cvi-0 ökotüüpide seemned teadmata põhjusel ei idanenud. Kuigi katsesse jäi ainult Po-0 ja Oy-0 ökotüüpidega alused, säilis katse põhimõte sellegipoolest. Võrreldes Cvi-0 või Tsu-0 ökotüübiga, on Po-0 ja Oy-0 omavahel geneetiliselt ja morfoloogiliselt sarnased (Mönchgesang jt. 2016). Katses võrreldi nendevahelise konkurentsi tugevust. Aluse tüüp (Oy-0 alus, Po-0 alus, ning Po-0 ja Oy-0 koos) on siin töös nimetatud töötluseks.

Tabelis 1. on esitatud töötluse ja sektori peamõju ning töötluse ja sektori koosmõju taime tunnustele, mis on saadud dispersioonanalüüsiga (ANOVA). Tulemused näitavad, et statistiliselt oluline töötluse peamõju leiti taimede arvu, võsu biomassi, juurte biomassi, juurte eripikkus ja eripinna puhul. Sektori peamõju leiti samuti taimede arvu puhul, ning lisaks ka *per capita* võsu ja juurte biomassi puhul. Statistiliselt oluline koosmõju leiti kolmel tunnusel: taimede arv, juurte biomass ja *per capita* võsu biomass.

Tabeli 1. töötluse peamõju oli arvutatud kõike kolme töötluse põhjal, kuid tabelis 2. esitatud töötluse peamõju peegeldab ainult Oy-0 ja Po-0 monokultuuridega aluste peamõju taime tunnustele (Po-o ja Oy-o segu välja jäetud). Sel viisil leiti statistiliselt oluline peamõju taimede arvu, võsu biomassi, juurte biomassi, juurte eripikkuse ja eripinna puhul.

Tabel 1. Töötluse ja sektori (ABC) peamõjud ja nende koosmõju taimede tunnustele

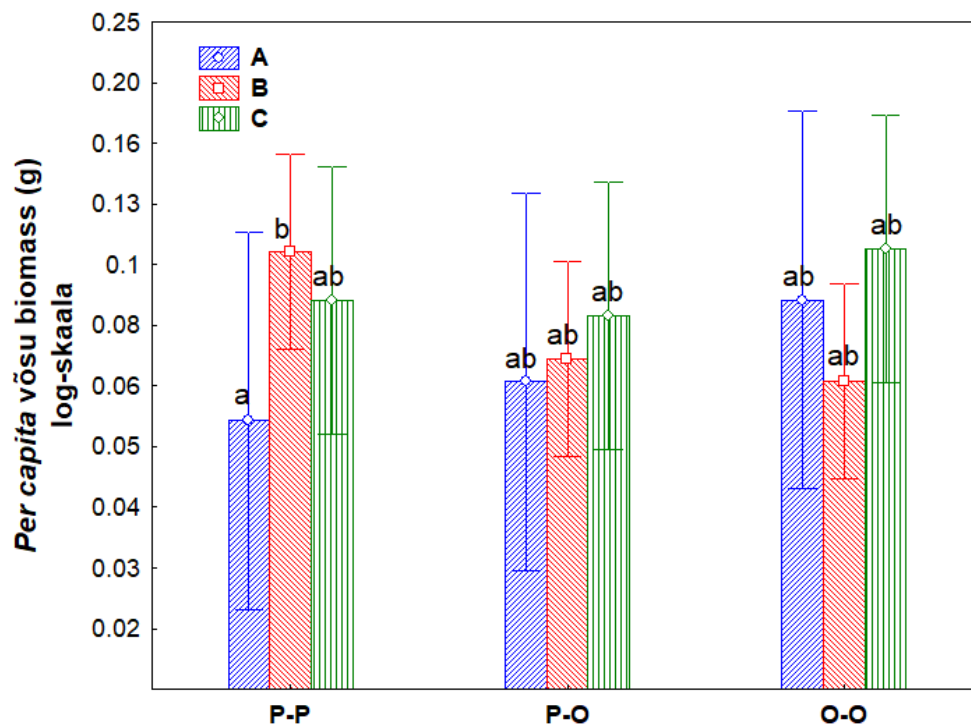
	Töötlus			ABC			ABC*töötlus		
	F	P	df	F	P	df	F	P	df
Taimede arv	5,54	0,043	2;6	8,33	0,005	2;12	3,89	0,030	4;12
Võsu biomass	12,54	0,007	2;6	1,36	0,294	2;12	0,35	0,840	4;12
<i>Per capita</i> võsu biomass	0,16	0,854	2;6	4,69	0,031	2;12	4,23	0,023	4;12
Juurte biomass	6,65	0,030	2;6	1,65	0,233	2;12	5,9	0,007	4;12
<i>Per capita</i> juurte biomass	2,53	0,159	2;6	8,73	0,005	2;12	1,49	0,265	4;12
Juure:võsu suhe	0,23	0,801	2;6	1,96	0,183	2;12	1,12	0,393	4;12

Juurte pikkus (ruumala kohta)	1,65	0,269	2;6	0,64	0,542	2;12	1,01	0,440	4;12
Juurte pindala	1,91	0,228	2;6	0,64	0,546	2;12	0,94	0,472	4;12
Juurte keskmine diameeter	1,16	0,375	2;6	0,09	0,917	2;12	0,27	0,894	4;12
Juurte eripikkus	6,52	0,031	2;6	1,89	0,193	2;12	0,32	0,859	4;12
Juurte eripind	6,60	0,030	2;6	1,82	0,203	2;12	0,30	0,875	4;12

Tabel 2. Ainult P-o ja Oy-o ökotüübi aluste peamõju taimede tunnustele.

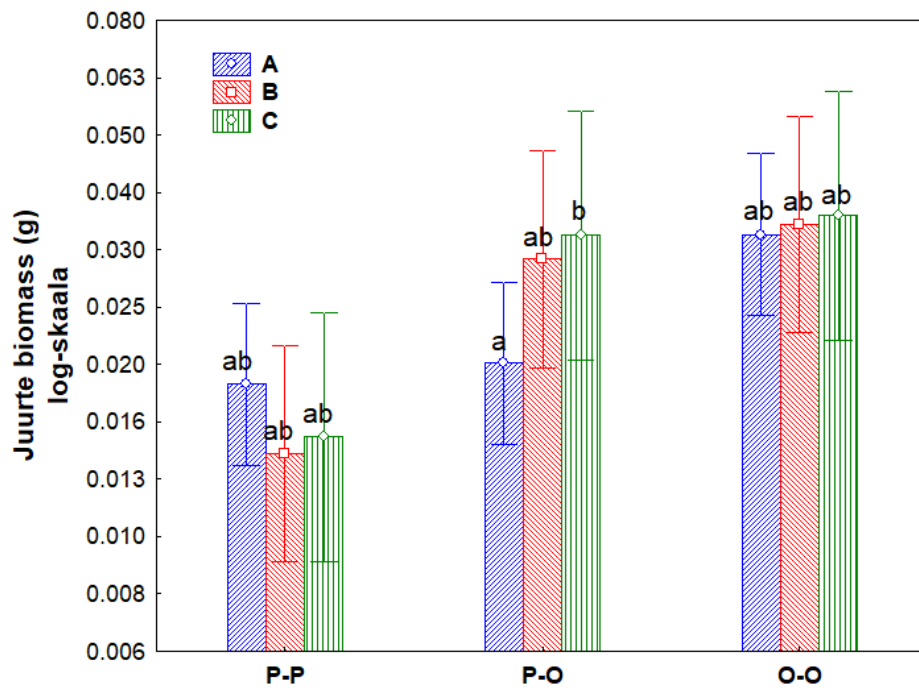
	Töötlus		
	F	P	df
Taimede arv	5,68	0,075	2;6
Võsu biomass	15,29	0,017	2;6
Võsu biomass <i>per capita</i>	0,02	0,887	2;6
Juurte biomass	8,89	0,041	2;6
Juurte biomass <i>per capita</i>	3,95	0,118	2;6
Juure:võsu suhe	0,311	0,608	2;6
Juurte pikkus (ruumala kohta)	1,16	0,294	2;6
Juurte pindala	1,652	0,268	2;6
Juurte keskmine diameeter	0,59	0,484	2;6
Juurte eripikkus	80,1	0,0009	2;6
Juurte erinid	87	0,0007	2;6

Tunnuste puhul, kus leiti statistiliselt olulise koosmõju, viidi läbi *post hoc* Tukey test, et uurida erinevusi rühmade vahel ja rühma sees. Joonisel 1 on näha, et tulemused ei näidanud olulisi erinevusi Oy-0 töötluse (edaspidi joonistel O-O) *per capita* võsu biomassil sektorite vahel. Samuti ei erinenud oluliselt ka segatüüpi töötlus (P-O) O-O töötlusest. Samas Po-0 töötluse (edaspidi P-P) puhul on näha, et A ja B sektorite vahel tunnused erinesid oluliselt.



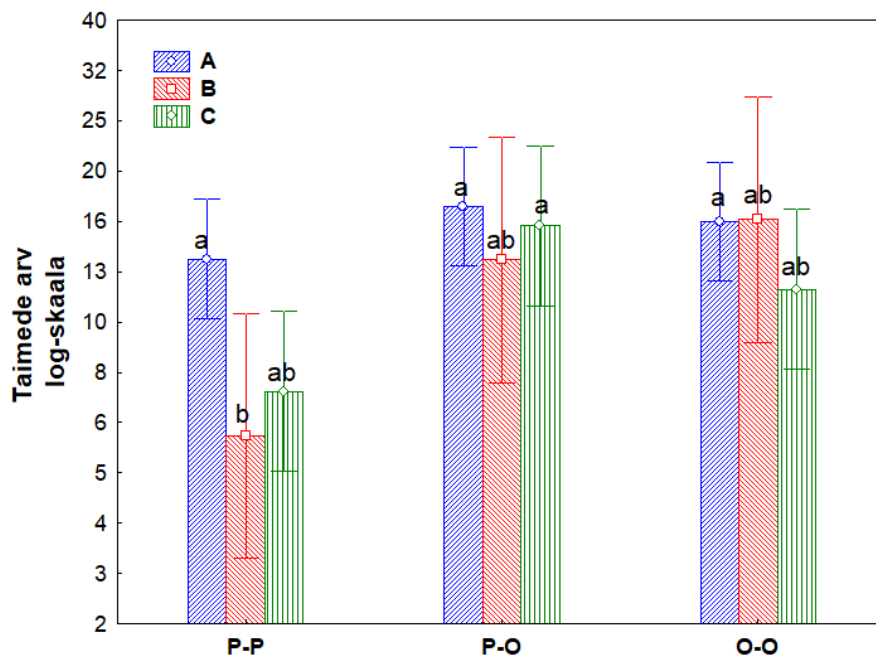
Joonis 1. Võsu biomass per capita erinevus eri tööstuste ja sektorite vahel ning keskväärtuste usalduspiirid, mis on näidatud joontega.

Joonis 2. kajastab juurte biomassi varjeeruvust ja erinevust eri sektorite ja tööstuste vahel. Statistiliselt oluline erinevus esineb vaid segatüüpi tööstuses (joonisel P-O), kus A sektor (Po-0 ökotüübi sektor) erines C sektorist (Oy-0). Keskmise sektori (B) biomass on aga A ja B sektorite vahepele. A sektori juurte biomass oli P-P tööstuse juurte biomassiga lähedane, ning C sektori juurte biomass sarnanes O-O tööstuse sektorite omaga. P-P ja O-O tööstuste sektorite vahel juurte biomassid ei erinenud.



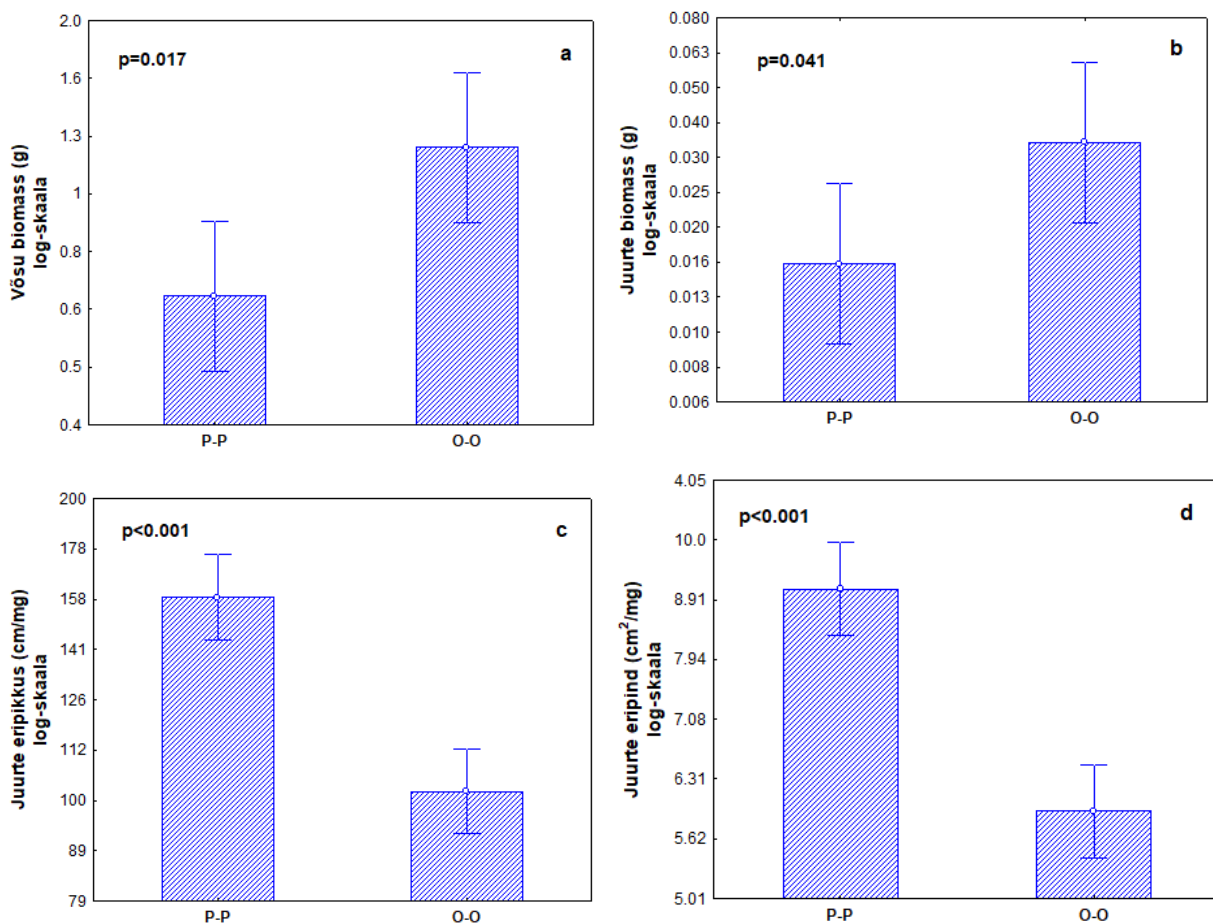
Joonis 2. Juurte biomassi erinevus eri sektorite ja töetluste vahel ning keskvaertuste usalduspiirid, mis on naadatud joontega.

Taimede arvu poolest erines P-P töetlus teistest töetlustest, kus oli rohkem taimi (joonis 3). P-P töetluses oli keskmine taimede arv eriti madal B sektoris, kuid samas selle sektori sisene varieeruvus oli väga suur. B sektori kõrval oleva A sektori keskmine taimede arv oli aga oluliselt suurem B sektorist.



Joonis.3 Taimede arvu erinevus eri sektorite ja töetluste vahe ning keskvaertuste usalduspiirid, mis on naadatud joontega.

Joonisel 4. on välja toodud kahe ökotüübi peamõju taime eri tunnustele Sektoriteks jaotumist pole üldse arvesse siin võetud. Oy-0 ökotüübi taimedel oli nii võsu kui juurte biomass Po-0 ökotüübiga võrreldes oluliselt suurem. Samas kui Po-0 ökotüübi taimede juurte eripikkus ja eripind olid olulisel määral Oy-0 ökotüübi omadest suuremad.



Joonis 4. P-P ja O-O töötluste peamõju erinevus a) võsu biomassi b) juurte biomassi c) juurte eripikkuse ning d) juurte eripinna puhul.

Arutelu

Konkurents on üks levinumatest taimevahelistest interaktsioonidest. Konkurentsi korral panustavad taimed oma ressursse konkurentsivõimekuse tõstmisele ning see tihti toimub seemnetoodangu arvelt (Biernaskie 2011). Hõimuvalik aitab leevendada konkurentsi, kuid selleks peab taim oma sugulast oskama ära tunda (Lande & Arnold 1983 ; Hamilton 1964).

On teada kaks empiirilist katset, mis on tõestanud hõimuvaliku esinemist *A. thaliana* liigil. See väljendus juurkonkurentsi suurendamisel geneetiliselt võõra naabri juures (Biedrzycki & Bais 2010b ; Biedrzycki jt. 2010). Käesoleva töö hüpotees oli, et *A. thaliana* konkureerib geneetiliselt lähemate naabritega vähem. Geneetiliselt lähedasemate taimede äratundmise korral peaks *A.thaliana* ökotüüpide kokkupuutealal olema juurte kasv vähenenud ning vastupidi – võõra ökotüübi kohtamisel peaks konkurents olema intensiivsem.

Sellised juurte parameetrid, nagu pikkus (ruumala kohta), pindala ja keskmine diameeter ja ka juure:võsu suhe ei olnud statistiliselt olulised, mistõttu nende tunnuste sõltuvust naabri sugulusastmest ei õnnestunud tõestada.

Selle töö tulemused näitasid, et üksteisega kokkupuutealal ökotüüpide juurkonkurents ei olnud ei suurenenud ega vähenenud (Joonis 2.). Ka taimede *per capita* võsu biomassi tulemuste põhjal ei olnud olulisi erinevusi, mis viitaksid konkurentsi muutumisele ökotüüpide kokkupuutealal (Joonis 1.). Samuti ka taimede arvu poolest erinevusi ei esinenud. Seega võib järeldada, et geneetiliselt võõra naabri olemasolu ei aktiveeri ega leevenda taimedevahelist konkurentsi. Saadud tulemuste põhjal ei õnnestunud töös püstitatud hüpoteesi tõestada. Samas on Joonise 2. puhul huvitav see, et üldiselt Po-0 ökotüüp kasvatas vähem juuri kui Oy-0 ökotüüp, ning nende kokkupuute sektoris (B sektor) juurte keskmine biomass on ökotüüpide vahepealne. See võib tuleneda ökotüüpide juurte tunnuste n-ö kokkuliitumisel. Katses analüüsitud Po-0 ja Oy-0 ökotüübid võisid olla geneetiliselt liiga sarnased, et konkurentsi tunnused väljenduksid. Kui õnnestuks võrrelda neid näiteks Cvi-0 või Tsu-0 ökotüüpidega, mis on selgelt erinevad, siis tulemused oleks võinud olla hoopis teissugused. Või taimed võisid panustada hoopis teistesse tunnustesse, näiteks seemnetoodangusse. Kuid katses puudusid seemnete andmed, et seda tõestada.

Joonise 3. puhul eriti silmapaistev on see, et Po-0 töötluste aknapoolsete sektorite (A) keskmine taimede arv oli sama töötluste teistest sektoritest suurem. Rohkem valgust ja sooja võisid soodustada taimede idanemist ja kasvamist. Iga nädal paigutati aluseid ümber, kuid aluste ümberpöörämist (nii, et C oleks aknapoolsem) ei tehtud. Selle pärast võib tulemustest näha asukoha mõju Po-0 ökotüübile. Oy-0 ökotüübi puhul olulist erinevust taimede arvus ei esinenud, ning asukoha mõju töötluste sektoritele ei olnud silmapaistev.

Töös esitatud hüpoteesi geneetiliselt lähedaste *A. thaliana* ökotüüpide äratundmist ei õnnestunud tõestada, kuid tulemuste põhjal on näha siiski ökotüüpide vahelisi morfoloogilisi erinevusi. ANOVA peamõju tulemustest selgus, et Oy-0 ökotüübi nii võsu kui juurte keskmised biomassid olid Po-0 ökotüübiga võrreldes suuremad. Samas kui Po-0 ökotüübi taimed pannustasid juurte eripikkusesse ja eripinda.

Naabrite suguluse mõju taimede morfoloogilistele tunnustele ei tuvastatud, kuid sarnaselt Masclaux jt. (2010) *A. thaliana* katsega selgus, et taimede konkurentsivõimekuse ning seega ka tunnuste varieeruvus sõltus ökotüübist.

Selle katse käigus on õnnestunud koguda ainult kahte ökotüübi proove. Kuid laiema andmete analüüsiks võib edaspidistes katsetes kasutada rohkem ökotüüpe, kui selles töös. See annaks rohkem informatsiooni eri ökotüüpide tunnuste sõltuvusest eri sugulustasemetel, seega sugulaste äratundmisest. Edaspidistes kasvuhoonekatsetes oleks samuti tähtis arvestada asukohamõjuga taimede kasvule, mitte ainult ümber paigutada vaid ka ümberpöörata potte või aluseid. Ning edaspidistes katsetes võiks arvestada ka taimede seemnetoodanguga, sest arvestades lisaks biomassi andemetele ka seemnete andmetega saab näha palju selgemat pilti ning teha järeldusi ka taimedel hõimuvalikust.

Kokkuvõte

Hõimuvalik on üks loodusliku valiku mehhanismidest, mis tagab taimedel kooperatiivse käitumise ja konkurentsi vähendamise oma geneetiliste sugulaste suhtes (Hamilton 1964). Konkurents on taimede vahel kõige levinum interaktsiooniviis, kuid ressursside kasutuse poolest väga kulukas. Hõimuvalik aga soodustab säästvat ressursside kasutamist, mis muidu on tihti suunatud konkurentsile just seemnetoodangu arvelt (Biernaskie 2011). Taimeriigis on hõimuvaliku esinemist ja sugulaste äratundmist mitmekordselt näidatud. Kuid selle levimus ja varieeruvus on veel ebaselged. *A. thaliana* sugulusäratundmise katsed on andnud nii positiivseid kui negatiivseid tulemusi (Biedrzycki ja Bais 2010b ; Biedrzycki jt. 2010 ; Masclaux jt. 2010).

Selle töö eesmärgiks oli anda ülevaade hõimuvaliku esinemisest taimedel ning katseliselt uurida *A. thaliana* näitel sugulaste äratundmise võimet ehk eri ökotüüpide sõltuvust naabrite sugulustasemest. Hüpoteesiks oli, et *A. thaliana* taimed konkureerivad geneetiliselt lähedasemate naabritega vähem kui geneetiliselt kaugemate naabritega. Katses kasvatati eri ökotüüpe iseendaga ning koos kõigi teiste katse ökotüüpidega. Töös analüüsiti ökotüüpide vastastikust mõju taimede tunnustele ning tunnuste sõltuvust igas ökotüübis eraldi.

Katse tulemustest selgus, et taimede juurte ja võsu tunnused ei reageerinud eri sugulustasemega naabritele konkurentsi intensiivsuse muutmise kaudu. Seega katse hüpoteesi ei õnnestunud tõestada. See võis tuleneda sellest, et võrreldavad ökotüübid olid geneetiliselt liiga sarnased ja ei tuvastanud üksteist geneetiliselt võõrasteks isenditeks. Samas võis see väljenduda seemnetoodangus, mille andmeid selle töö raames ei analüüsitud. Juurte biomassi puhul olid ökotüüpide tunnused kokkupuutealal pigem kokku liitunud. Vaatamata sellele, et katse andmete põhjal ei sõltunud taimede tunnused naabrite geneetilisest sugulustasemest, leiti, et taimede konkurentsivõimekus sõltus pigem ökotüübist. Ehk eri ökotüüpide panustamine erinevatesse tunnustesse sõltus pigem ökotüübist.

Summary

Kin selection is one of the natural selection mechanisms that ensures plants' cooperative behavior and reduces the amount of competition in relation to their own genetic relatives (Hamilton 1964). Competition is the most common type of interaction between plants, but it is very costly in terms of resource use. Kin selection promotes the sustainable use of resources, which is otherwise compromised at the expense of seed production (Biernaskie 2011). The occurrence of kin selection and the ability to recognize relatives in the kingdom of plants has been proven numerous times. However, the distribution and variability of kin selection remain unclear. Experiments on *A.thaliana*'s ability to recognize relatives has given both positive and negative results (Biedrzycki ja Bais 2010b ; Biedrzycki jt. 2010 ; Masclaux jt. 2010).

The aim of this bachelor thesis was to give an overview of kin selection in plants and experimentally investigate *A.thaliana*'s ability to recognize relatives. This would allow to investigate the dependence of different ecotypes on the level of relation with their neighbors. The hypothesis was that *A.thaliana* plants compete with their genetically closer neighbors less than with genetically distant neighbors. In this experiment we raised different ecotypes with themselves and with other ecotypes. We analyzed the coefficients of ecotypes on plants' traits and the dependence of traits in each ecotype separately.

The results of the experiment revealed, that the traits of the roots and stems of plants did not respond to the change of intensity of competition with neighbors of different relation levels. Thus, the hypothesis was not supported. The absence of response might have been caused by excessive genetical similarity of comparable ecotypes, which could mean that the plants did not identify each other as genetical strangers to each other. It is also possible that there was a response, that was expressed through seed production, which was not measured in this work. In the case of the roots' biomass, the traits of the ecotypes in the contact area were rather joined. Despite the fact that, based on the test data, the plant traits did not depend on the level of genetic relation to their neighbors, it was found that the competitiveness of the plants depended on the ecotype. The contribution of different ecotypes to different traits was more dependent on the ecotype.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajaid Susanna Vainu ja Kristjan Zobelit suure kannatlikkuse ja väga suure abi eest. Lisaks soovin tänada Jaan Liirat abi eest andmete statistilisel töötlemisel.

Kasutatud kirjandus

- Bais, H., Weir, T., Perry, L., Gilroy, S., & Vivanco, J. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology* 57:233–266
- Biedrzycki, M., & Bais, H. 2010a. Kin recognition in plants: a mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany* 15:4123–4128
- Biedrzycki, M., & Bais, H. 2010b. Kin recognition: Another biological function for root secretions. *Plant Signaling & Behavior* 5:4 :401-402
- Biedrzycki, M., Jilany, T., Dudley, S., & Bais, H. 2010. Root exudates mediate kin recognition in plants. *Communicative & Integrative Biology* 3:1 :28-35
- Biernaskie, J. 2011. Evidence for competition and cooperation among climbing plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 1989–1996
- Blaustein, A. 1983. Kin Recognition Mechanisms: Phenotypic Matching or Recognition Alleles? *The American Naturalist* 5:749-754
- Bourke, A. 2014. Hamilton's rule and the causes of social evolution. *Phil. Trans. R. Soc. B* 369.
- Bradshaw, A. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155
- Casper, B., & Robert B. Jackson. 1997. Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 28:545–70
- Craine, J. 2006. Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant and Soil* 285:171–185
- Crepy, M., & Casal, J. 2015. Photoreceptor-mediated kin recognition in plant. *New Phytologist* 205:329–338

- Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, New York.
- Dudley, S., & File, A. 2007. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters* 3:435–438.
- Dudley, S., Murphy, G., & File, A. 2013. Kin recognition and competition in plants. *Functional Ecology* 27:898-906
- File, A.L., Murphy, G.P. & Dudley, S.A. 2012. Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279:209–218
- Falik, O., Reides, P., Gersani, M., & Novoplansky, A. 2003. Self /non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology* 91:525-531
- Gadagkar, R. 2001. *The social biology of Ropalidia marginata: towards understanding the evolution of eusociality*. Harvard University Press
- Gersani, M., Brown, J., O'Brien, E., Maina, G., & Abramsky, Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology* 89:660–669
- Goldberg, D. 1990. *Components of resource competition in plant communities*. Avademis Press
- Goldberg, D., & Werner, P. 1983. Equivalence of Competitors in Plant Communities: A Null Hypothesis and a Field Experimental Approach. *American Journal of Botany* 7:1098-1104
- Hamilton, W. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1–16
- Hamilton, W. 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature* 228:1218–1220
- Hardin, G. 1968. The Tragedy of the Commons. *Science* 162:1243–1248

- Hogendoorn, K. & Leys, R. 1993. The superseded female's dilemma: ultimate and proximate factors that influence guarding behaviour of the carpenter bee *Xylocopa pubescens*. . *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:371 – 381
- Karban, R., Shiojiri, K., Ishizaki, S., Wetzell, W., & Evans, R. 2013. Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:2012-3062
- Krakauer, A. (2005). Kin selection and cooperative courtship in wild turkeys. *Nature* 434:69 – 72
- Lande, R., & Arnold, S. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210–1226
- Lepik, A., Abakumova, M., Zobel, K., & Semchenko, M. 2012. Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Functional Ecology* 26:1214–1220
- Mönchgesang, S., Strehmel, N., Schmidt, S., Westphal, L., Taruttis, F., Müller, E., Herklotz, S., Neuman, S., Scheel, D. 2016. Natural variation of root exudates in *Arabidopsis thaliana*-linking metabolomic and genomic data. *Scientific Reports* 6:29033
- Mahall, B., & Callaway, R. 1991. Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88:874–896
- Maina, G., Brown, J., & Gersani, M. 2002. Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology* 160:235-247
- Masclaux, F., Hammond, R., Meunier, J., Gouhier-Darimont, C., Keller, L., & Reymond, P. 2010. Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist* 185:322-331

- Metcalf , R., & Whitt, G. 1977. Relative inclusive fitness in the social wasp *Polistes metricus*.
Behav. Ecol. Sociobiol. 2:353 – 360
- Milbau, A., Reheul, D., De Cauwer, B., & Nijs, I. 2007. Factors determining plant–neighbour interactions on different spatial scales in young species-rich grassland communities. *Ecol Res* 22:242–247
- Milla , R., Forero, D., Escudero, A., & Iriondo, J. 2009. Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? *Proc. R. Soc. B* 276:2531–2540
- Murphy, G., & Dudley, S. 2009. Kin recognition: competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 96:1990–1996
- Nowak , M. 2006. Five Rules for the Evolution of Cooperation. *Science* 314:1560-1563
- O'Brien , E., Gersani, M., & Brown, J. 2005. Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition. *New Phytologist* 168:401–412
- Schnitzer, S., Kruzee , M., & Bongers, F. 2005. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93:1115 – 1125
- Scholl RL, May ST, Ware DH 2000. Seed and molecular resources for *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* Volume 124(4):1477-80.
- Semchenko, M., Hutchings, M., & John. , E. 2007. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. *Journal of Ecology* 95:252-260
- Semchenko, M., Saar, S., & Lepik, A. 2014. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytologist* 204:631-637

Snowman, B., Kovar, D., Shevchenko, G., Franklin-Tong, V., & Staiger, C. 2002. Signal-mediated depolymerization of actin in pollen during the self-incompatibility response. *The Plant Cell* 14:2613-2626

Waldman, B. 1987. Mechanisms of Kin Recognition. *J. theor. Biol.* 128:159-185

Young, J. 1981. Sib competition can favour sex in two ways. *J. Theor. Biol.* 88:755–756

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anna Tonevitskaja,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Hõimuvalik taimedel”, mille juhendajad on Kristjan Zobel ja Susanna Vain, 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 3.0, 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.

Anna Tonevitskaja

23.05.2019