

Tartu Ülikool
Ökoloogia- ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Susanna Vain

Koostöövõimelisuse aretamise võimalikkusest põllukultuuridel

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Kristjan Zobel
Sirgi Saar

Tartu 2016

Koostöövõimelisuse aretamise võimalikkusest põllukultuuridel

Tänapäeva põllumajandus seisab silmitsi katsumusega, kus saagikust on tarvis tõsta olemasolevate ressurssidega. Üheks võimaluseks oleks aretada välja taimed, kes üksteisega konkureerimise asemel teeksid hoopis koostööd. Looduses esineb taimedel seda hõimuvalikuna, mis tähendab sugulaste aitamist. Hõimuvaliku alternatiiviks on grupivalik – valik, kus järgmise põlvkonna aluseks saab eelmises edukaim olnud grupp. Kuigi looduslikult seda dokumenteeritud ei ole, on selle võimalikkust näidatud kunstlikes tingimustes, mistõttu on pakutud, et see peakski olema sordiaretuse aluseks. Kuna grupivalikut seemnetoodangu suurendamiseks pole varasemalt katseliselt proovitud, on meie töörühmas plaanitud sellesisuline katse läbi viia. Antud töös on kirjeldatud grupivaliku eksperimendi pilootkatset *Arabidopsis thaliana* näitel, mis paljastas sama liigi ökotüüpide vahel väga varieeruvaid käitumisviise, mis üht- või teistpidi on kõik aktuaalsed ka põllumajanduse kontekstis.

Märksõnad: taimevaheline koostöö, grupivalik, *Arabidopsis thaliana*, ühisvara tragöödia, põllumajandus, saagikus

The possibilities of breeding cooperative crops

Nowadays agriculture faces a new challenge – how to increase crop yield with current resources? One option would be to breed crops that cooperate instead of competing. In nature, cooperation has been shown to occur through kin selection – helping an individual's relatives to reproduce. Group selection would be an alternative to kin selection. It is a form of selection in which the most successful group is chosen as the basis for the next generation. Unlikely to occur in nature but possible through artificial selection, it has been suggested as potential basis for crop breeding, which is what our research group is planning to test. Current research introduces the results of the pilot experiment of the group selection project, using *Arabidopsis thaliana* as a model organism. The results revealed varying intraspecific behaviours between ecotypes – all of which are in one way or the other applicable in agriculture.

Keywords: plant cooperation, group selection, tragedy of the commons, *Arabidopsis thaliana*, agriculture, crop yield

CERCS kood/CERCS Code: B270 – Taimeökoloogia/B270 – Plant ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	4
1.1 Altruismi levikut takistavad tegurid	5
Vangi dilemma	5
Ühisvara tragöödia.....	6
1.2 Altruismi levikule kaasa aitavad tegurid	7
Kaasuv kohasus	7
Hõimuvalik	8
Grupivalik	10
1.3 Koostöövõimelisus põllumajanduses.....	12
1.4 Uurimusliku osa sissejuhatus	14
2. Materjal ja metoodika.....	15
3. Tulemused.....	17
3.1 Regressioonanalüüsid	18
3.2 Suitsiidsete ja viljakate ökotüüpide võrdlus	21
4. Arutelu	24
Kokkuvõte	26
Summary	27
Tänuavaldused	28
Kasutatud kirjandus	29

1. Sissejuhatus

Maailma rahvaarvu kasvamise valguses on põllumajanduslikult oluliste liikide saagikuse tõstmine hädavajalik, eriti kuna põllupindala suurendamine ei ole laiaulatuslikult enam võimalik – saadaval olev maa on kas saastunud, väheviljakas või muudmoodi põllumajanduseks ebasobilik. Maad läheb kaotsi ka süveneva linnastumise tõttu, kui linnad haaravad enda alla ka ümbritsevaid põldudeks sobivaid alasid. Samuti on põllupindala suurendamine potentsiaalseks konfliktiallikaks, eriti kui see peaks tulema näiteks metsade arvelt (OECD 2010). Seetõttu on vajalik, et saagikuse kasv toimuks praegu olemasolevate ressurssidega.

1960-ndatel ja 70-ndatel toimunud rohelise revolutsiooni käigus võeti muuhulgas kasutusele lühema kõrrega ja haigusresistentsemad teraviljasordid ning alustati põldude ulatuslikku väetamist, mis viis saagikuse hüppelise tõusuni (Denison 2012). Praeguseks on aga põllumajanduse tootlikkuse kasv aeglustunud ning on tarvis uusi mooduseid, kuidas kasvavat nõudlust rahuldada (OECD 2010). Üheks võimaluseks oleks aretada välja koostöövõimelised taimesordid, mille puhul taimed üksteisega konkureerimise asemel hoopis koopereeruks. Kuna koostöö eeldab naabrite aitamise näol isetut käitumist, on selle arenemine looduslikes tingimustes vangi dilemma (Axelrod & Hamilton 1981) tõttu keeruline. Seepärast on kooperatsiooni väljaarenemiseks vaja mehhanismi kaasuva kohasuse suurendamiseks või inimese sekkumist kunstliku valikuga.

Selles töös käsitletakse altruismi levikut takistavaid tegureid, nagu näiteks vangi dilemma ja ühisvara tragöödia (Hardin 1968). Vastukaaluks tuuakse hõimuvaliku (Hamilton 1963) ja grupivaliku (Wilson 1975) näol välja potentsiaalseid lahendusi, kuidas koostöövõimelisust takistavatest faktoritest võitu saada, ning täpsemalt kuidas neid oleks võimalik rakendada põllumajanduses (Weiner 2010). Töö teine pool hõlmab endas uurimuslikku osa *Arabidopsis thaliana* suurel tihedusel kasvatatud ökotüüpidega, mis tutvustab tulevikus plaanis oleva grupivaliku eksperimendi pilootkatse tulemusi.

1.1 Altruismi levikut takistavad tegurid

Vangi dilemma

Selleks, et teatud omadus populatsioonis püsima jääks, peab see olema evolutsiooniliselt stabiilne strateegia (ESS). Maynard Smith (1982) defineeris selle kui strateegia, mille omaksvõtu korral kõigi populatsiooniliikmete poolt jääks see püsima ka juhul kui populatsiooni satuks teistsuguse käitumisviisiga mutant. ESS ei pea käsitlema ainult käitumisviise, vaid võib hõlmata ka nt fenotüüpe (Maynard Smith 1982). ESSi teooria annab võimaluse analüüsida erinevate käituumismehhanismide püsijäämise tõenäosust (Worden & Levin 2007). Koostöövõimelisuse levimine populatsioonis pole aga vangi dilemma kohaselt kunagi ESS. Vangi dilemma tähendab, et kuigi evolutsioonilise mänguteooria järgi kahemängijalises süsteemis kaks koostöötegitajat saaks rohkem kasu kui kaks petturit, on alati kasulikum koostööd tegevat partnerit petta. Kõikidest võimalikest kombinatsioonidest tekib kõige suurem kahju ausale mängijale petmise ohvriks langemisel, mistõttu ongi koostöövõimelisuse püsijäämine vangi dilemma seisukohast ebatõenäoline (Axelrod & Hamilton 1981).

John Maynard Smith (1982) on laiendanud ESS teooriat ka juhtudele, kus isend interakteerub kogu populatsiooniga, mis on rakendatav näiteks üheaastaste taimede, sh põllukultuuride kontekstis. Mudeli järgi, kus keskkonnas vesi on limiteerivaks teguriks, saavutaks teraviljad suurima saagikuse minimaalse juurte biomassi korral, kuna juurtesse suunatud lisaressurs võetakse seemnete arvelt. Kuigi populatsiooni tasemel on selline käitumine kasulik, on ka sel omad nõrkused – kui populatsiooni satuks juurtesse rohkem ressursse suunav genotüüp, ammutaks too ressursse mullast edukamalt ning saavutaks edu teiste ees, illustreerides klassikalist vangi dilemmat (Zhang jt. 1999).

Analoogne situatsioon kehtib ka maapealse konkurentsi puhul. Seemnetoodangu seisukohalt oleks kasulik, kui taimed koopereeruvad panustaksid vähem kõrguskasvu ning rohkem generatiivsetesse organitesse, kuid selline strateegia on kergesti ekspluateeritav ressursse kõrguskasvu suunava ja seega teisi varjutava fenotüübi poolt (Falster & Westoby 2003). Seega kuna koostöö pole enamasti ESS, ei saa see vangi dilemma seisukohast populatsioonis püsima jääda.

Ühisvara tragöödia

Kui vangi dilemmat laiendada enamaks kui kahemängijaliseks süsteemiks, hakkab see järgima ühisvara tragöödia stsenaariumit (Worden & Levin 2007). Ühisvara tragöödia (Hardin 1968) illustreerib olukorda, kus mingisugust ühist ressursi hakatakse kuritarvitama, viies selle ületarbimiseni ja demonstreerib osalejate isekat käitumist. Sellise olukorra eelduseks on, et ressurss on piiratud ning ligipääs sellele on kõigile vaba (Falster & Westoby 2003). Näiteks kui lisada ühisele karjamaale üks kariloom, saab selle lisaja sellest otsest kasu. Ülekarjatamisest tulenevat kahju peavad kannatama aga kõik karjatajad ühiselt. Seega on ühe karilooma juurdelisamisest tulenev kasu karjatajale suurem kui kahju. Pikemas perspektiivis viib see ühise ressursi ammendumiseni (Hardin 1968).

Ühisvara tragöödiat on täheldatud mitmetes organismirühmades alustades inimestest ning lõpetades mikroobidega, sealhulgas ka taimede seas (Rankin jt 2007). Gersani jt (2001) on välja toonud, et taimedevahelises konkurentsisis võib ühisvara tragöödia väljenduda ka sihipärase ressursside raiskamisena – ühe taime saadav kasu on väiksem kui ta põhjustatav kahju teistele. See päädib aga kasutu võidurelvastumisega, kus kasvatatakse rohkem konkurentsiorganeid, kui optimaalne oleks. Kui populatsioonis valitseks koostöövalmidus, kasvaks taimestik ühtlase madala kooslusena. Üksteisega konkureerimine viib aga kõrguskasvuni, et kindlustada ennetavalt ligipääs valgusele (Falster & Westoby 2003). Seetõttu on mõistetav, et maailma enimtootlikemates põllusüsteemides on kunstliku valiku kaudu aretatud taimesortidel konkurentsivõimet langetatud (Zhu & Zhang 2013) ning taimede investeeringut kõrguskasvu seeläbi vähendatud (King 1990). Empiirilisel on ühisvara tragöödiat taimede puhul tõestatud juurkonkurentsi suurendamise näol. Potikatses sojaoaga (*Glycine max*) täheldati, et sama ressursikoguse puhul kasvatasid taimed naabri juuresolekul kuni 85% rohkem juuri, seemnetoodang oli nendel puhkudel aga kuni 30% madalam (Gersani jt 2001). Samuti on Zea-Cabrera jt (2006) oma loodud mudeli alusel näidanud, et keskkonnas kus vesi on limiteerivaks faktoriks, võivad vett raiskavalt tarbivad isendid välja tõrjuda säästlikud veetarbijad, olgugi et nad toodavad vähem biomassi – lihtsalt vett eest ära tarbides.

Ühisvara tragöödiat on lisaks kirjeldatud veel mitmete teiste tunnuste puhul alates taimelehe nurgast varre suhtes (Hikosaka & Hirose 1997) ja pindalast (Anten 2002) ning lõpetades

õitsemise ajastamisega (Vermeulen 2015), millest on sisukas koondülevaade tehtud (Anten & Vermeulen 2016).

Põllumajanduses soovimatuteks looduslikult arenenud ühisvara tragöödia näideteks, mida sordiaretusega üritatakse vähendada on näiteks kõrge kasv, ressursside raiskav suunamine juurtesse ja teisi taimi varjutavad lehed. Teisalt võib looduslikult esineda ka muid ühisvara tragöödia stsenaariumile vastavaid omadusi, mis võivad põllumajanduses hoopis kasulikeks tunnusteks osutada (Anten & Vermeulen 2016), näiteks suurenenud õis, mis aitab kohale meelitada rohkem tolmeldajaid (McNickle & Dybzinski 2013).

1.2 Altruismi levikule kaasa aitavad tegurid

Kaasuv kohasus

Kaasuva kohasuse printsiip on Hamiltoni (1964) poolt välja mõeldud teooria, mille kohaselt peab altruistliku käitumise välja kujunemiseks niisugune käitumine isendile kasu tooma isendi paljunemisele (otsene kohasus) ja teiste samu geenikoopiaid kandvate isendite paljunemisele kaasa aitamise kaudu (kaudne kohasus). Kaasuvat kohasust võib seega käsitleda kui otsese ja kaudse kohasuse summat (West jt 2007). Isendi eesmärgiks loodusliku valiku seisukohalt oleks seega maksimeerida oma kaasuvat kohasust (Grafen 2006). Altruismi levikut selle mehhanismi kaudu illustreerib Hamiltoni (1963) valem $rb > c$, kus r näitab sugulusastet, b on teise aitamisest saadav kasu, mis väljendub kaasuva kohasusena ning c on altruistlikust käitumisest tulenev otsese kohasuse kadu. Seega peab teise aitamisega tulenevast kaasuvast kohasusest saadav tulu ületama isendi enda kohasuse loovutamise kaasneva kulu. Kuna evolutsiooniliselt on edu võtmeks paljunemisedukus, mida saab mõõta järgmisesse põlvkonda edasi kantavate geenikoopiate arvuna, on kaasuva kohasuse keskmeks abistatavate isendite geneetiline kaugus fokaalisendist (Hamilton 1963, West jt 2001) – mida kaugem on sugulus, seda vähem on ühist geneetilist materjali kahe taime genoomis ning seda vähem saab fokaaltaim kasu teise aitamisest, või nagu on välja toodud – enda kohasuse arvelt on kasulik aidata kas kaht õde-venda või kaheksat nõbu (Haldane 1955, viidatud Hamilton 1963).

Samuti on välja toodud, et põllukultuuridel võib kaasuv kohasus väljenduda taimedevahelise ühise kromseente võrgustiku kaudu. Seda võib käsitleda kui avalikku hüve, kuna seenevõrgustik sõltub kõigi taimede poolt pakutud süsinikust. Taimed saavad seenevõrgustiku abil ühtlasemat ligipääsu toitainetele, mis aitab tõsta kaasuvat kohasust (Kiers & Denison 2014). Pujulehise ambroosiaga (*Ambrosia artemisiifolia*) on ka katseliselt näidatud, et tõepoolest sugulased investeerivad rohkem ühisesse mütseelivõrgustikku (File jt 2012).

Hõimuvalik

Hõimuvalik on evolutsiooniline strateegia, kus isend aitab kaasa oma sugulaste paljunemisele omaenda kohasuse arvelt (Hamilton 1963). Seega võib hõimuvalikut käsitleda kui mehhanismi, mille abil kaasuv kohasus väljendub. Nimetatud isend saab kasu nii sugulase paljunemisest tulenevast kaudse kohasuse tõusust kui ka enda paljunemisest tulenevast otsese kohasuse tõusust (Hamilton 1964; Griffin & West 2002). Ligikaudu 75% põllumajanduses külvatavatest seemnetest on eelneva aasta saagist kõrvale pandud seemned. Lisaks sellele on 47% Euroopa Liidu põldudel kasutatavatest seemnetest pärit Hollandist (Kamphuis 2005). See annab alust arvata, et geneetiline varieeruvus seemnete vahel ei ole suur ning hõimuvaliku strateegia omistamine põllukultuuridele võib olla asjakohane.

Hõimuvaliku toimimiseks peab taim suutma eristada ennast teistest (Biedrzycki & Bais 2010a). Katseliselt on seda tõestatud näiteks kõrbetaime *Ambrosia dumosa* (Mahall & Callaway 1991) ja hariliku herne (*Pisum sativum*) taimede juurte näitel (Falik jt 2003). Teine oluline faktor hõimuvaliku väljaarenemise juures on I tüüpi vigade (taim käitub mittesugulasega kui sugulasega) ja II tüüpi vigade (taim käitub sugulasega kui mittesugulasega) sagedus. I tüüpi vead annavad võimaluse altruistlikkuse arenemiseks isekate isendite seas ning II tüüpi vead seavad altruistliku süsteemi usaldusväarsuse kahtluse alla. Seega on oluline tasakaal nende kaht tüüpi vigade vahel, mida saab saavutada näiteks täpsemate sugulaste äratundmist tagavate signaalidega (Agrawal 2001), mis võivad olla vahendatud näiteks juureeritiste (Biedrzycki & Bais 2010b) või lenduvate orgaaniliste ühendite abil (Karban jt 2013).

Hõimuvaliku toimumist on ka empiiriliselt tõestatud. Katsed kanada merisinepiga (*Cakile edentula*) ja hariliku müürloogaga (*Arabidopsis thaliana*) on näidanud, et sugulaste lähedus vähendas juurekonkurentsi (Dudley & File 2007; Biedrzycki & Bais 2010b). Murphy ja Dudley (2009) katse kahvatu lemmaltsaga (*Impatiens pallida*) näitas, et juureinteraktsioonide kaudu vahendatud sugulaste äratundmine väljendus ka maapealsetes organites – geneetiliselt võõraste liigikaaslaste juuresolekul suunati ressursse rohkem maapealsetesse organitesse, mis vastab konkurentsi suurenemisele, kuna kahvatu lemmaltsa elupaigas on valgus peamiseks limiteerivaks teguriks. Samuti on näidatud kolmehambalise pujuga (*Artemisia tridentata*), et herbivooride rünnaku korral suudab taim hoiatada oma naabreid lenduvate orgaaniliste ühendite kaudu vahendatud signaalide abil, mis on just sugulastele paremini äratuntavad (Karban jt 2013). Eelnevalt nimetatud katsed on illustreerinud vaid oletatavat kohasuse tõusu läbi väiksema ressursside allokatsiooni konkurentsiga seotud organitesse või täpsemate signaalidega. Seevastu Donohue (2003) on näidanud, et rühmadel, kus sugulased kasvasid omavahel koos, oli tõepoolest kõrgem kohasus kui mittesugulasi sisaldavatel rühmadel. Eelnevalt välja toodud hõimuvalikut näitavate publikatsioonide rohkus viitaks justkui sellele, et see võiks olla looduses taimedevahelises suhtluses sage strateegia. Lepik jt (2012) seevastu aga näitasid, et parasvöötme niidukooslustes pole hõimuvalik sugugi sage, esinedes kaheksast eksperimendis kasutatud taimeliigist vaid valgel ristikul (*Trifolium repens*) suure naabrite tiheduse korral.

Kuigi sugulus ning ühiste geenikoopiate omamine aitaks altruistliku käitumise kujunemisele kaasa, ei ole see hõimuvaliku seisukohalt hädavajalik kitsendus (West jt 2007). Näiteks võib hõimuvaliku alla kuuluda ka valik, mis põhineb isendite fenotüübilisel sarnasusel. See on tuntud „roheline habeme efekti“ nime all ja tähendab, et isend on suuteline ära tunda, kas temaga interakteeruv isendil on olemas koostöövalmidusele viitavad geenid, mis enamasti ekspresseeruvad eristatava fenotüübina (Gardner & West 2010). Crepy ja Casal (2015) näitasid katseliselt, et fenotüübilt sarnased hariliku müürlooga taimed vältisid üksteise varjutamist, suurendades ennastohverdavalt iseenda varjutamist, samas kui lehtede paigutus fenotüübiliselt mittesarnaste taimede vahel oli juhuslik. Äratundmist tagava signaalina pakuti välja punase ja kaugpunase valguse suhet, mis varjutamisel suureneb. Fenotüübiline sarnasus selles katses väljendus liinisisese morfoloogilise sarnasusena, mis eri liinide vahel varieerus. Pakuti välja hüpotees, et sama liini isendid olid fenotüübiliselt sarnased, mistõttu

valgussignaalide saatjate ja vastuvõtjate tihedus kindlal kõrgusel oli suurem, hõlbustades altruistlikku käitumist läbi tugevate signaalide saatmise. Eri fenotüübiga taimede puhul olid lehed paigutunud eri kõrgustele, mistõttu olid ka saadetud signaalid nõrgemad.

Grupivalik

Grupivalik on üks evolutsioonimehhanismidest, kus isendi kohasus sõltub grupi liikmelisusest (Goodnight jt 1992). Selle esinemine looduslikes tingimustes mõjuva evolutsioonilise jõuna on küsitav (West jt 2007). Näiteks Wynne-Edwards (1962) täheldas lindude seas koostööaldist käitumist, kus ressursside ületarvitamise vältimiseks linnud piirasid oma paljunemist. Hiljem aga näidati, et grupivalik selle mehhanismi läbi saaks toimida vaid väga piiravatel tingimustel – migrantide arv ei tohiks olla suurem kui üks grupi kohta (Maynard Smith 1976) ning et linnud oma sellise tegevuse läbi hoopis maksimeerisid eluvältelist kohasust (Lack 1966). Grupivaliku kontseptsioon võib viia valearusaamadeni, et isendid justkui käituvad populatsiooni või liigi heaolu nimel, mistõttu on evolutsioonibioloogid aastakümneid vaielnud selle esinemise üle looduses (West jt 2007). Samal ajal on laborikatsetes kunstliku valiku tingimustes grupivalikut näidatud toimivat nii kanadel (Muir 1996), mardikatel (Wade 1976) kui ka taimedel (Goodnight 1985). Taimedest viidi katse läbi hariliku müürloogaga, kus igale järgmisele põlvkonnale panid aluse eelmises põlvkonnas kolm suurima pindalaga lehti tootnud taimede gruppi. Vastus grupivalikule muutus statistiliselt oluliseks alates neljandast põlvkonnast ning jäi oluliseks kuni eksperimendi lõpuni (Goodnight 1985). Grupivalik oma klassikalise definitsiooni järgi võib küll looduslikult mitteoluline olla, kuid sellest hoolimata võib ta inimese kunstliku valiku all olevates süsteemides, näiteks põllumajanduses toimida ühe koostöövalmiduse suurendamise mehhanismina, nagu Weiner jt (2010) ja Denison (2014) pakkunud on.

1970-ndate teises pooles kerkis mitmetasemelise valiku nimel all esile uus grupivaliku käsitlus. Selle mudeli kohaselt toimub valik samaaegselt nii indiviidi kui ka grupi tasemel ning valikud neil tasemetel on sageli vastassuunalised (Wade 1975; Donohue 2004). Individuaalne valik enamasti soosib isekat käitumist ning grupitasemel valik soosib koostööd (Goodnight 2005), käitumise tulem sõltub nende vastanduvate jõudude tugevusest (Donohue 2004). Isendite omavaheliste interaktsioonide tugevus on sõltuvuses tihedusest (Antonovics & Levin 1980). Donohue (2004) viis läbi katse kanada merisinepiga (*Cakile edentula*) looduslikes

tingimustes, kus manipuleeriti taimede tihedusi. Madalal tihedusel olid taimede omavahelised interaktsioonid nõrgad, mistõttu peamiseks taimede käitumist mõjutavaks faktoriks oli individuaalne valik. Suurel tihedusel, kus interaktsioonid on sagedased, oli grupitasemel valik tuvastatav. Lisaks toob Goodnight (1992) välja, et mitmetasemeline valik võib anda alust koostöö arenemiseks. Nimelt grupitasemel valikus soosib koostöö arenemist see, kui isendid on omavahel fenotüübiliselt sarnasemad, kuid see ei pea tingimata hõlmama endas pärilikku komponenti, vaid võib olla ka näiteks ühisest keskkonnast või emaepektist tingitud. Teise võimalusena koostöövõimelisuse leviku soodustamiseks tuuakse välja, et grupi omadused võivad olla päritavad kõrgema taseme valiku korral ning mitte indiviidi tasemel – see tähendab, et kindla populatsioonistruktuurita need omadused lihtsalt ei avaldu.

Mitmetasandilise valikuga on tihedalt seotud nn pehme ja jäiga valiku kontseptsioonid. Pehme valik on tihedusest ja sagedusest sõltuv valik – isendi kohasus sõltub tema suhtelisest fenotüübist võrreldes teiste grupi liikmetega. See tähendab, et gruppide keskmine kohasus on kõigil võrdne (Wallace 1975). Pehme valiku iseloomulikuks näiteks sobiks konstantse saagi seadus, mille korral saak ei ole sõltuvuses algsest külvitihedusest (Harper 1977, viidatud Donohue 2004). Konstantse saagi seadust on näidatud ka põllumajandusliku olulisusega taimeliikide, nagu näiteks kartuli (*Solanum tuberosum*) ja pastinaagi (*Pastinaca sativa*) puhul (Willey & Heath 1969, viidatud Silvertown & Charlesworth 2001). Goodnight (1992) arutleb, et kuigi pehme valiku korral gruppidevahelisi erinevusi ei ole, on tegu sellegipoolest näitega mitmetasemelisest valikust, kuna populatsiooni struktuur takistab üksikute isendite domineerimist grupis. Looduslikus keskkonnas näitasid Stevens jt (1995) liigiga *Impatiens capensis*, et kuni 0,25 m kaugusel kasvanud taimed mõjutasid fokaaltaime kohasust – tuvastatav oli nii grupitasemel kui ka indiviidi tasemel valik ning need olid võrdse tugevusega, mis on omane pehmele valikule. Jäiga valiku mudel on tihedusest ja sagedusest sõltumatu – isendi kohasus sõltub vaid tema enda fenotüübist, mistõttu gruppide keskmine kohasus varieerub vastavalt sellele, missuguse fenotüübiga isenditest grupp koosneb (Wallace 1975). Jäiga valiku puhul on enamasti valikuteguriteks keskkonnatingimused, nagu näiteks temperatuur, mis on populatsiooni struktuurist sõltumatud (Goodnight 1992).

1.3 Koostöövõimelisus põllumajanduses

Donald (1968) tõi välja, et taimedel esineb lõivsuhe konkurentsivõimelisuse ja kollektiivse saagikuse vahel. Konkurentsivõime arvelt suurema saagi tagamiseks lõi ta nisu näitel põllukultuuri teoreetilise „ideotüübi“, mida iseloomustab lühike, kuid tugev vars (mis muuhulgas vähendab ka raskusest tingitud lamandumisest tulenevat saagikadu), püstisema asetusega lehed, üks vars taime kohta ning fotosünteesivat pinda suurendav paljude ohetega püstine viljapea (Donald 1968). Kuigi sellise vähendatud konkurentsivõimega taim ei jääks ellu konkurentsivõimelisemate taimedega, on kunstlikult võimalik kontrollida põllul kasvavat genotüüpi ning hoida umbrohud kontrolli all (Denison 2014). Zhu ja Zhang (2013) on näidanud, et tänapäevase sordiaretusega on taimede konkurentsivõimet alandatud võrreldes vanemate sortidega – modernne nisusort panustas 3,5 korda vähem juurekonkurentsi ning saavutas 20% suurema saagikuse. Teises katses kaeraga on näidatud, et tänapäevane sort võrreldes varasematega suunab rohkem ressursse pöörisesse, kuid see tuleb lehtede, kõrrepikkuse ja üldise plastilisuse arvelt (Semchenko & Zobel 2005).

Konkureerimiseks suunatud ressursid suurendavad taime vee- ja toitainete kulutusi, alandades maakasutuse efektiivsust (saagikus pindalaühiku kohta). Analoogselt võib käsitleda veekasutuse efektiivsust kui fotosünteesi ja transpiratsiooni suhet (Denison 2014). Kuna põllumajandus võtab juba enda kasutusse ligi 80% inimkasutusse tulevast mageveest (Condon jt 2004), on oluline suurendada selle vee osakaalu, mis on otseselt suunatud saagi tootmisse. Taimede veekasutuse efektiivsus on suurim hommikuti kui õhuniiskus on suur, kuid õhutemperatuur mitte (Kumar jt 1999). See tagab transpiratsiooni tõttu veekao vähenemise, kuna väike kontsentratsioonide erinevus lehesise ja –välise ala vahel hoiab transpiratsiooni madalana, samal ajal kui õhulõhed võivad olla avatud süsihappegaasi vastuvõtuks (Denison 2014). Küll aga on hommikuti päikesekiirguse intensiivsus madalam, mistõttu on päeval ajal fotosünteesimine üksikule taimele kasulikum ning seetõttu on hommikul fotosünteesimine eelnevalt kirjeldatud vangi dilemma tõttu ka ebatõenäoline kujunema – päevase fotosünteesilise aktiivsusega taim saaks edumaa vaid hommikul fotosünteesivate taimede grupis. Keskkonnas, kus vesi on limiteerivaks faktoriks, on kultuurtaimede hommikune fotosünteesiline aktiivsus inimesele kasulik strateegia – suurem veekasutuse efektiivsus säilitaks vett mullas kauem, mis omakorda pikendaks kasvu kestvust ning kokkuvõttes see tõenäoliselt tagaks ka suurema saagi (Denison 2014). On pakutud, et taimearetajad võiks läbi

grupivaliku valida hommikuti fotosünteesivate taimede gruppe läbi termaal-infrapuna tehnika – kuumadel õhtupoolikutel vähem transpireerivad taimed ilmneks soojemana, kuna nende lehed pole transpiratsiooni poolt jahutatud (Amani jt 1996).

Umbrohtudest põhjustatud saagikadu on üks peamistest saagikust vähendavatest teguritest, jäädes erinevatel põllukultuuridel 15-55% vahele (Ministry of Agriculture, Food and Rural Affairs 19.05.09). Weiner jt (2010) on kirjutanud, et koostöövõimelisust kollektiivse konkureerimisega umbrohtude vastu saaks põllumajandusse tuua grupivaliku abil, tingimusel, et seemned külvataks ridade asemel ühtlaselt üle põllu. Praegune levinud reaskülv tähendab seda, et ühel kultuurtaimel on suurem konkurents oma liigikaaslasega, kes paikneb talle lähemal, kui ridade vahel kasvava umbrohuga. Seega ühtlane tihe külv muudab konkurentsitingimusi, aitab maha suruda umbrohu ning suurendada põllukultuuri biomassi, nagu nisu näitel eksperimentaalselt tõestatud on (Weiner jt 2010; Olsen jt 2012). Seda saaks omakorda võimendada grupivaliku abil, aretades kollektiivselt umbrohtusid varjutavaid sorte. Taimedel on varju vältimise näol levinud individualistlik kaitsemehhanism, mille korral muudetakse morfoloogiat juhtudel, kus tajutakse varjutamist naabri poolt läbi valguse lainepikkuse muutuste (Ballaré 1999), mistõttu ka näiteks teraviljad ei kasvata tihedalt põllul kasvades külgvõrseid (Evers jt 2006). Seetõttu on Weiner jt (2010) välja pakkunud, et grupivaliku abil võiks välja aretada sorte, mis varjutamise vältimise asemel „ründavalt“ varjutavad umbrohute, kasutades ära suuremast seemnest tulenevat algset kasvueelset umbrohtude ees.

On välja toodud, et sordiaretuses on seni veel ära kasutamata potentsiaali valimaks omadusi, mille puhul individuaalne kohasus on alandatud, kuid kollektiivne kohasus selle võrra suurem, mistõttu peakski grupivalik olema sordiaretuse aluseks (Weiner 2010). Põllumajanduses on edukas grupivaliku näide olemas, kuid kahjuks ei pärine see taimeriigist. Nimelt viis Muir (1996) läbi katse kanade peal. Ta täheldas, et tavapärasel kunstlikus valikus soositakse kanu, kelle individuaalne munatoodang on suurim. See aga tuleb sageli tänu agressiivsele käitumisele, mis aitab hõivata rohkem toitu. Seega agressiivsemate kanade suurem munatoodang tuli vähemagressiivsete arvelt, viidates individuaalse ja kollektiivse tootlikkuse vahelisele lõivsuhtele. Muir kasvas kanu neljastes gruppides, valides järgmise põlvkonna aluseks vähim agressiivse grupi. Vaid kuue generatsiooniga tõusis eluvälteline munatoodang

grupi kohta 91lt 237le munale, demonstreerides grupivaliku potentsiaali toodangu suurendamisel põllumajanduses.

Hõimuvalikust võib olla abi ka koostöövõimelisuse arendamisel. Denison (2012) on seda arutanud herne näitel, käsitledes seemneid kui tulevase taimi, kellel juba kaunas ilmneb hõimuvalik. Nimelt on varasemate looduslike tingimuste käigus hernel enamjaolt esinenud risttolmeldamist, mistõttu üksik seeme on iseendaga rohkem sugulane, kui teiste seemnetega kaunas. Seega on ühele seemnele kasulik omandada nii palju ressursse kui võimalik, konkureerides teiste seemnetega. Emataime seisukohast on aga kasulik tagada, et kõik seemned saaks ressursse võrdselt. Sadras ja Denison (2009) on välja pakkunud, et võrdsete ressursside jagamise tagamiseks on välja arenenud emapoolsed efektid, nagu näiteks seemne kasvu pärssiv tugev seemnekest või kauna omadused, mis takistavad seemnel oma kasvu maksimeerimist. Tänapäeval põllumajanduses on aga enamus hernesorte isetolmlevad, mistõttu hõimuvaliku seisukohast konfliktset olukorda enam ei eksisteeri. Seega on varasema evolutsiooni käigus arenenud emapoolsed efektid tõenäoliselt tänapäeval seemne maksimaalset arengut pidurdavad (Denison 2012). Sordiaretusel on seega potentsiaali kasutada ära praegused koostööd soosivamad tingimused suurema saagikuse nimel.

1.4 Uurimusliku osa sissejuhatus

Grupivalikut pole varasemalt saagikuse tõstmiseks taimede sordiaretuses kasutatud, kuigi selle potentsiaali on mitmete autorite poolt välja toodud (Weiner jt 2010; Denison 2014). Meie töörühmas oleme plaaninud läbi viia katse testimaks hüpoteesi, et grupivaliku abil on võimalik välja aretada altruistlikke taimi. Katse põhimõtteks on, et igale järgmisele põlvkonnale paneb aluse eelmises generatsioonis kõige enam seemneid tootnud grupp. Sellise kunstliku valiku tingimustes saavad edukad olla vaid grupid, kus on altruistlikud geenid, mille sagedus iga järgneva põlvkonnaga kasvab. Kuna on välja toodud, et kollektiivse saagikuse ja üksikisendi kohasuse vahel on lõivsuhe (Kiers & Denison 2014), on selles katses eeldatud, et altruistlikkus tuleb konkurentsivõime arvelt. See tähendab, et rohkem seemneid tootvad taimed suunavad vähem ressursse tüüpilistesse konkurensiorganitesse nagu juured või vars. Denison (2012) on kirjutanud, et konkureerimisest tulenev kohasuse võit üksikisendile on sageli väiksem, kui konkurentsist alla jäänute kohasuse kaotus, mistõttu kollektiivne käitumine peakski viima suurema saagikuseni.

Enne grupivaliku katse alustamist viisime läbi pilootkatse, mille tulemustest tulebki siin töös juttu. Pilootkatse eesmärgiks oli välja sõeluda mõõduka agressiivsusega genotüübid, et oleks ruumi altruistlikkuse aretamiseks. Katse aluseks olevaks taimeliigiks valisime hariliku müürlooga, *Arabidopsis thaliana*, kelle 8-nädalane elutsükkel on sobiva pikkusega grupivaliku katse jaoks. Samuti on teadaolevalt ainus taimede peal kunstlikku grupivalikut testiv katse viidud läbi hariliku müürloogaga, kus valikusurve all olevaks omaduseks valiti lehe pindala, valides järgmisesse generatsiooni suurima ja väikseima lehe pindalaga grupid. Nimetatud katses sai grupivaliku efekt mõlemas suunas aretusel statistiliselt oluliseks alates neljandast põlvkonnast ning jäi oluliseks kuni katse lõpuni (Goodnight 1985).

Leidmaks mõõdukalt agressiivset genotüüpi, kasvatati 20 *Arabidopsis thaliana* ökotüüpi tihedusel 11000 seemet m² kohta. Mõõdeti nii biomassi, seemnetoodangut kui ka idanemise edukust.

2. Materjal ja meetodika

Katses kasvatati 20 *Arabidopsis thaliana* ökotüüpi, mis on koos päritolumaaga välja toodud Tabelis 1. *Arabidopsis thaliana* on üheaastane rohttaim *Brassicaceae* sugukonnast, mida iseloomustab umbes 8-nädalane elutsükkel. Seemned saadi Tartu Ülikooli Tehnoloogiainstituudi taimede signalisatsiooni töörühma laborist. Kõikide ökotüüpide seemned peale Est-1 on kogutud 2014. aasta jaanuaris (Est-1 2004. aastal). Ökotüüpide monokultuurid külvati 44x25 cm ristkülikukujulistesse pottidesse, milles oli turvasmulla ja vermikuliidi segu 2:1 suhtes. Idanemise parandamiseks hoiti seemneid eelnevalt 48 tundi külmkapis vees. Iga ökotüüpi külvati ühe poti jagu ning külvamine toimus 2015. aasta oktoobris. Külvitiheduseks oli 11 000 seemet m² kohta, mis vastab 1050 seemnele poti kohta. Potid olid kaetud läbipaistva kaanega kuni taimed olid umbes viie sentimeetri kõrgused, ja seetõttu oli neid vaja kasta keskmiselt kord nädalas. Hiljem jätkus kastmine vastavalt vajadusele, kuid enamasti igapäevaselt. Kui taimed õitsesid, jagati pott kaheks – üks pool juurte ja maapealse biomassi ning teine pool seemnete kogumiseks. Vegetatiivset biomassi tuli koguda õitsemise ajal, kuna juured hakkavad taime õitsemise lõppedes kuivama ja lagunema ning seetõttu pole neid enam võimalik välja pesta. Ökotüüpidelt, mis ei suutnud õitsema hakata, koguti vaid vegetatiivne biomass – otsus koguda tehti siis, kui esimesed

taimed hakkasid ära kuivama. Seemned koguti kui taimed olid täielikult ära kuivanud ning kõdrad avanesid hõlpsasti. Ökotüübilt Bur-0 koguti vaid seemned, kuna algselt oli seemneid piisavalt vaid poole poti külviks, mistõttu vegetatiivset biomassi ei olnud võimalik koguda. Kuna ökotüübid kasvasid eri kiirusega, koguti biomass ja seemned vastavalt taimede küpsusele eri aegadel. Mõlema kogumise ajal eraldati 1 cm ulatuses poti äärtest taimed vältimaks servaepekti. Mõlema kogumise ajal loendati taimede arv, mille põhjal hiljem arvutati ellujäämus.

Juured ja maapealne biomass kuivatati kuivatuskapis 75°C juures 48 tundi. Eraldi kaaluti nii juured, vegetatiivne biomass (rosett), generatiivne biomass (õievarred) kui ka seemned.

Ellujäämuse ja kollektiivse summaarse biomassi ning *per capita* summaarse biomassi ja seemnete massi vaheliste seoste leidmiseks viidi läbi regressioonanalüüs, kus statistikutena on välja toodud lineaarne korrelatsioonikordaja r , regressioonimudeli ennustatavuse hindamiseks determinatsioonikordaja r -ruut väärtus (r^2) ning statistilise olulisuse näitamiseks on esitatud regressioonanalüüsi P väärtus.

Antud katses ilmnisid kolm ökotüüpi, mille taimed ei suutnud generatiivseid organeid toota (Cvi-0, Can-0 ja Zu-0). Kuna *Arabidopsis thaliana* näol on tegemist üheaastase taimega, tähendab suutmatust seemneid toota seda, et järgmises põlvkonnas konkreetse taime gene esindatud ei ole. Kuna nimetatud ökotüüpides ei suutnud mitte ükski taim generatiivseid organeid toota, annab see alust arvata, et tegu oli strateegiaga, mis päädis nii-öelda enesetapuga. Seetõttu on ende kahe grupi võrdlemiseks ökotüübid kategoriseeritud kui suitsiidsed ja viljakad, mille keskmiste võrdlemiseks viidi läbi Studenti t -testid.

Andmeanalüüsiks kasutati Statistica 7.1 tarkvarapaketti.

Tabel 1. Katses kasutatud *Arabidopsis thaliana* ökotüüpide päritolumaad.

Ökotüüp	Päritolumaa	Ökotüüp	Päritolumaa
Bur-0	Iirimaa	No-0	Saksamaa
Can-0	Kanaari saared	Oy-0	Norra
Col-0	USA	Po-0	Saksamaa
Ct-1	Itaalia	Rsch-4	Venemaa
Cvi-0	Roheneemesaared	Sf-2	Hispaania
Est-1	Eesti	Tsu-0	Jaapan
Hi-0	Holland	Wil-2	Venemaa
Kn-0	Leedu	Ws-0	Venemaa
Ler-0	Saksamaa	Wu-0	Saksamaa
Mt-0	Liibüa	Zu-0	Šveits

3. Tulemused

20 külvatud ökotüübist 16 tootsid seemneid. Neljast mitteviljakast ökotüübist üks (Mt-0) õitses ning kasvatas küpsed kõdrad, kuid need osutusid täiesti tühjadeks. Ülejäänud kolm (Cvi-0, Can-0, Zu-0) kasvatasid küll tiheda võra, kuid ei suutnud õitsema minna.

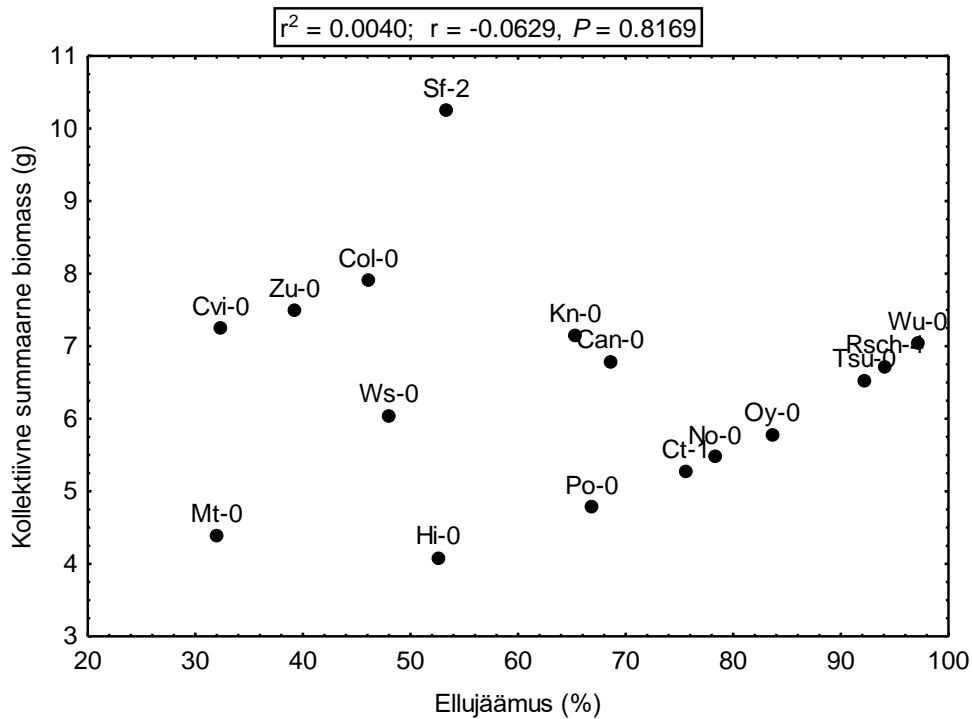
Analüüsides on kõrvale jäetud kokku neli ökotüüpi. Neist kolmel (Wil-2, Ler-0, Est-1) oli suremus suurem kui 95%. Seetõttu kasvasid taimed väga hõredalt, taimedevahelised interaktsioonid olid oodatavalt nõrgemad ning puudus tugevalt konkurentne keskkond. Konkurentse keskkonna puudumine väljendus selles, et taimed olid suurema rosetiga, kõrgema kasvuga, rohkem harunenud ning samuti ka rohkemate kõtradega.

Ühte ökotüüpi (Bur-0) külvatigi vaid seemnete kogumiseks, mistõttu puuduvad andmed maapealse ja juurte biomassi kohta.

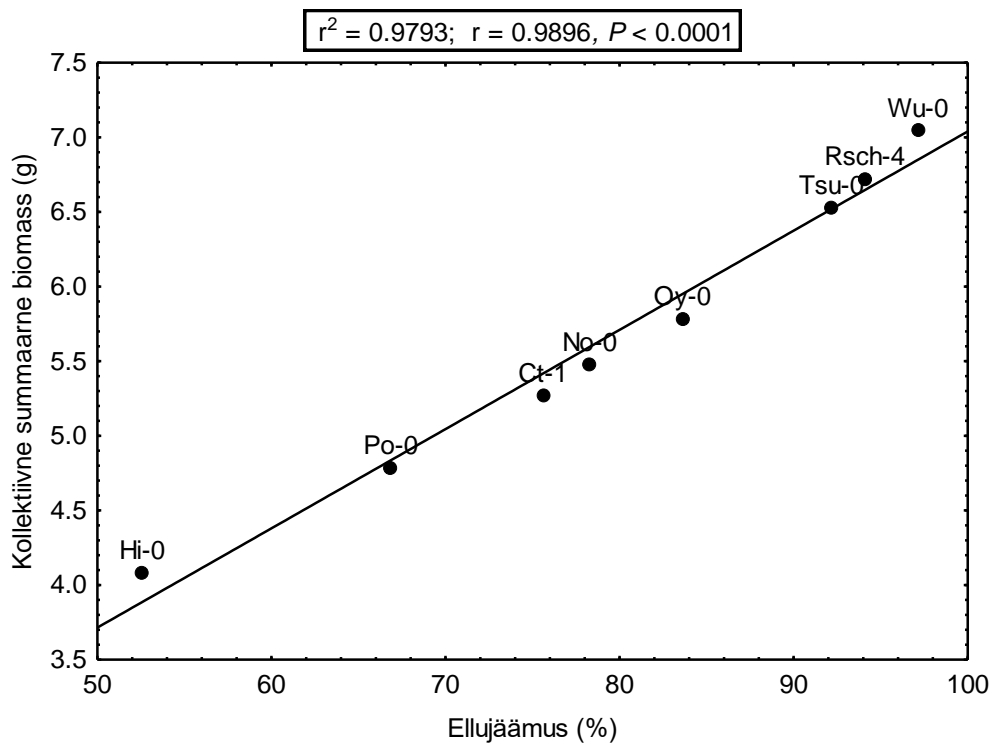
3.1 Regressioonanalüüsid

Seoste leidmiseks saagikuse ja biomassi allokatsiooni vahel viidi läbi regressioonanalüüsid nii kollektiivse juurte, võsu ja seemnetoodangu vahel kui ka samade parameetritega ühe taime kohta. Neist ükski statistiliselt olulisi tulemusi ei andnud. Küll aga väärivad välja toomist tulemused ellujäämuse (idanenud taimede protsent külvatud seemnetest) ja summaarse biomassi (juurte ja maapealse biomassi summa) ning *per capita* summaarse biomassi ja seemnetoodangu (nii kollektiivse kui *per capita*) vahel.

Kuna seemneid külvati võrdse tihedusega, põhjustas erinev idanemisjärgne ellujäämus varieeruvuse taimede arvus. Taimede arv ökotüübi kohta on esitatud ellujäämuse protsendina, sest kuigi idanemiskustega ökotüübid on analüüsist kõrvale jäetud, esindab see potentsiaalseid erinevaid konkurentsist tingitud strateegiaid. Joonis 1 näitab, et ellujäämusest tingitud varieeruva taimede tiheduse ning ökotüübi kollektiivse maapealse ja juurte biomassi summa vahel üldiselt seoseid ei ole ($r=-0,0629$, $r^2=0,0040$; $P=0,8169$). Küll aga joonistuvad välja kaheksa ökotüüpi (Hi-0, Po-0, Ct-1, No-0, Oy-0, Tsu-0, Rsch-4, Wu-0), mille puhul suurenev taimede arv ning summaarne biomass on tugevas positiivses lineaarses korrelatsioonis ($r=0,9896$, $r^2=0,9793$, $P<0,0001$), mis on eraldi graafikuna välja toodud Joonisel 2.

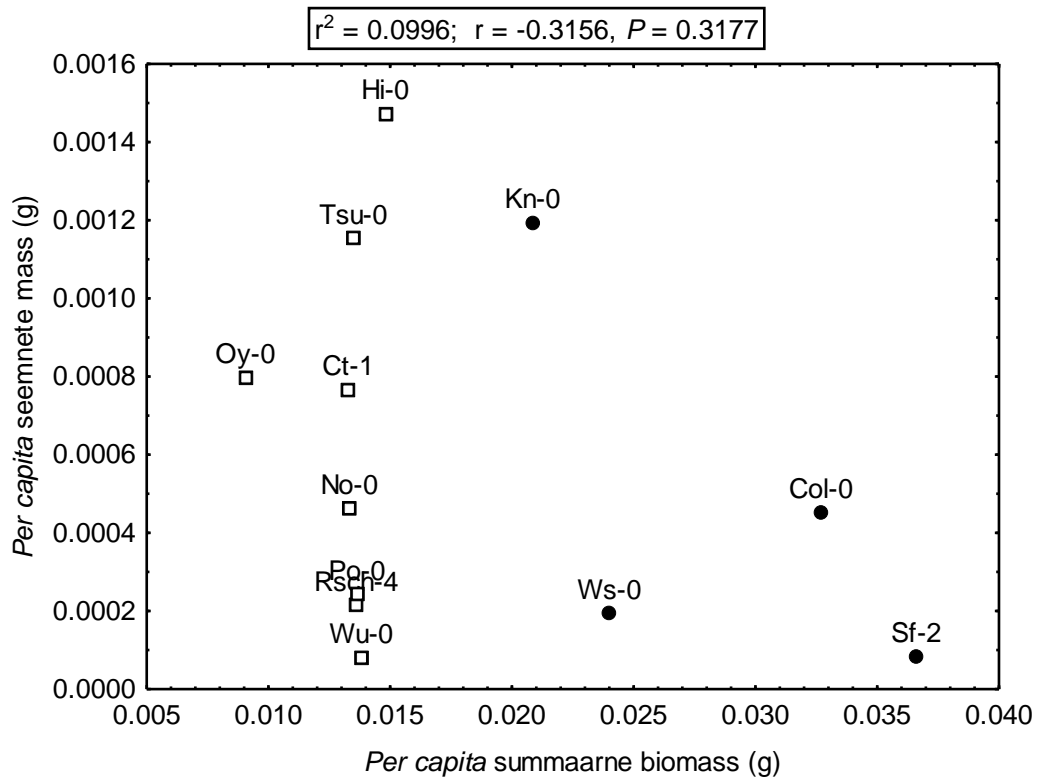


Joonis 1. Ellujäämuse ja ökotüübi kõigi kogutud taimede summaarse biomassi (maapealse ja juurte biomassi summa) vaheline seos.



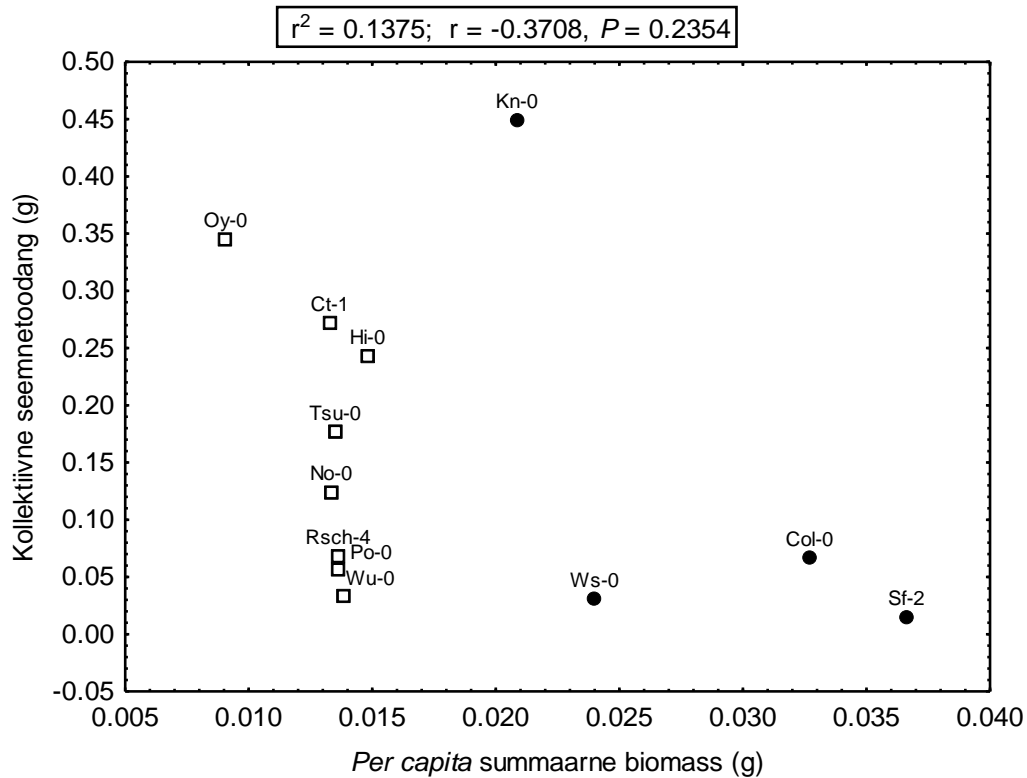
Joonis 2. Selge lineaarse seosega ellujäämuse ja summaarse biomassi väljajoonistunud ökotüübid.

Joonisel 3 osutub, et üleüldist seost *per capita* summaarse biomassi ja seemnetoodangu vahel ei ole ($r^2=0.0996$, $r=-0.3156$, $P=0.3177$). Küll aga paistavad silma samad ökotüübid, mis toodi välja ka eelmises paragrahvis (Hi-0, Tsu-0, Ct-1, No-0, Po-0, Rsch-4, Wu-0). Nimelt on nendelt näha, et konstantne *per capita* biomass on taganud väga varieeruva seemnetoodangu. Eelnevas lõigus välja toodud ökotüüpidest kaldub Oy-0 ainsa erandina Joonisel 3 kajastuvast trendist kõrvale.



Joonis 3. *Per capita* summaarse biomassi (maapealse ja juurte biomassi summa) ja seemnete massi vaheline seos. Huvipakkuvad ökotüübid on märgitud valgete kastidega.

Samade ökotüüpide puhul väljendub sarnane seos ka *per capita* summaarse biomassi ja kollektiivse seemnetoodangu vahel (Joonis 4). Nagu ka *per capita* summaarse biomassi ja *per capita* seemnetoodangu võrdluseski, kaldub ka siin Oy-0 ainsana trendist kõrvale.



Joonis 4. *Per capita* summaarse biomassi ja kollektiivse seemnetoodangu vaheline seos. Huvipakkuvad ökotüübid on märgitud valgete kastidega.

3.2 Suitsiidsete ja viljakate ökotüüpide võrdlus

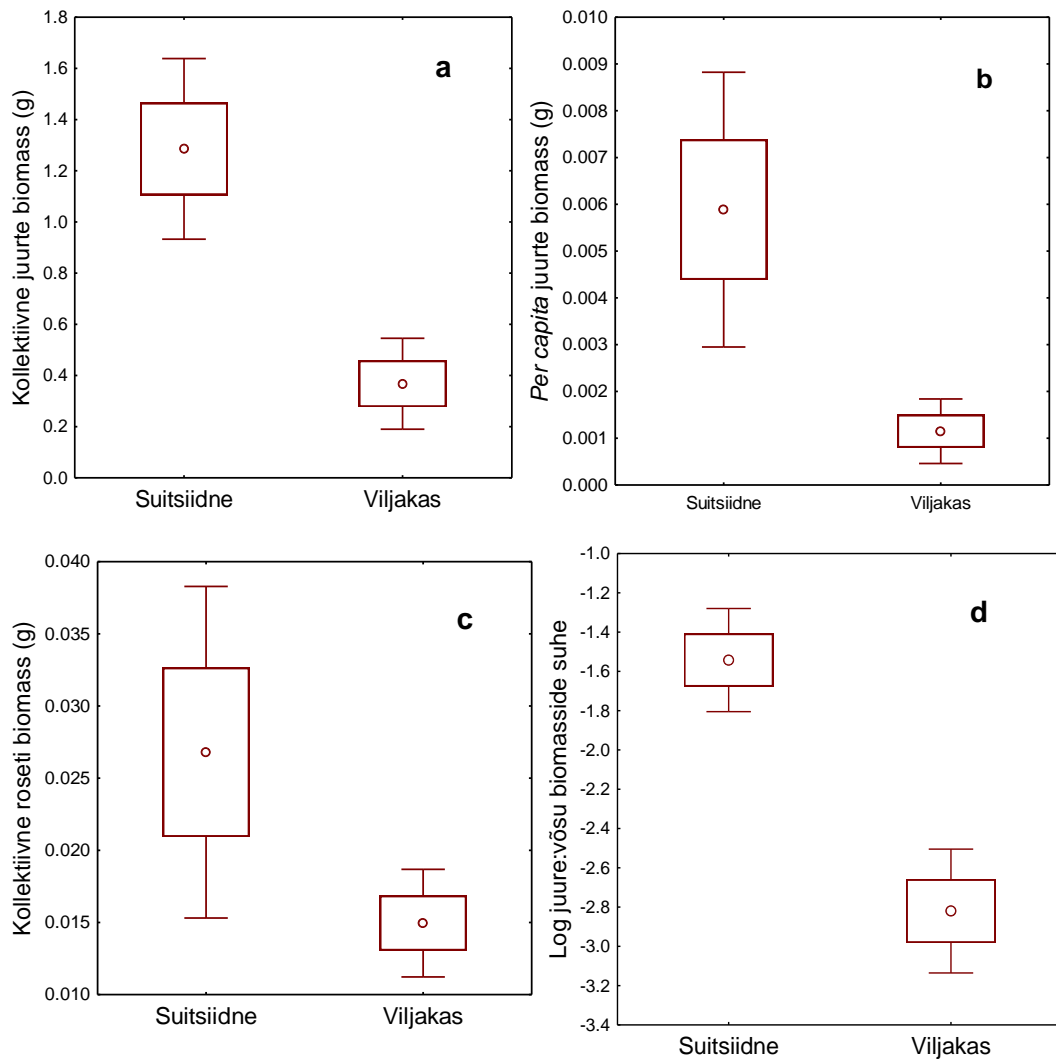
Katses ilmsid kolm ökotüüpi (Cvi-0, Can-0 ja Zu-0), mille taimedel polnud raskusi idanemisega, küll aga ei suudetud suurel tihedusel generatiivseid organeid toota. Keskmiste võrdlemiseks erinevate tunnuste puhul viidi läbi Studenti t-testid, mille tulemused on näha Tabelis 2.

Tabel 2. t-testide *P*-väärtused suitsiidsete ja viljakate ökotüüpide võrdlemiseks. Statistiliselt olulised tulemused on välja toodud paksus kirjas.

Omadus	<i>P</i> -väärtus
Ellujäämus	0,0632
Kollektiivne juurte biomass	0,0010
<i>Per capita</i> juurte biomass	0,0005
Kollektiivne võsu biomass	0,2328
<i>Per capita</i> võsu biomass	0,0217
Juure:võsu biomasside suhe	0,0015
Kollektiivne summaarne vegetatiivne biomass	0,0101
<i>Per capita</i> summaarne vegetatiivne biomass	0,0959

Joonise 5 tulemustest on näha, et suitsiidsed ökotüübid allokeerisid rohkem ressursse juurtesse nii ökotüüpide kollektiivse juurte biomassi võrdluses kui ka ühe taime kohta. Samuti tootsid suitsiidsed ökotüübid rohkem võsu *per capita*. Võsu analüüsil on viljakate ökotüüpide jaoks arvestatud vaid roseti biomassiga, mis tagab, et kahe grupi vahel on võrdlus toimunud võrdsetel alustel.

Suitsiidsetel ökotüüpidel oli ka juure:võsu biomasside suhete keskmised statistiliselt olulise erinevusega. Siin analüüsis on juure:võsu biomasside suhe esitatud logaritmitud kujul.



Joonis 5. t-testide graafikud a) kollektiivse juurte biomassi b) *per capita* juurte biomassi c) kollektiivse roseti biomassi ja d) logaritmitud juure:võsu biomasside suhte võrdluseks suitsiidsetel ja viljakatel ökotüüpidel. Graafikutel on statistikutena märgitud keskväärtus, standardviga ja keskväärtuse usalduspiirid.

4. Arutelu

Regressioonanalüüsid üldise seemnetoodangu ja biomassi allokeerimise vahel statistiliselt oluliseid seoseid ei näidanud. Selle põhjuseks võivad olla ökotüübi-spetsiifilised omadused. Katseliselt on näidatud, et seemnete levikukaugus on sõltuv emataime omadustest, nagu näiteks õievarre harunemine või kõrgus, mille väljendumine omakorda on eri tihedustel erinev (Wender jt 2005). Praeguses katses ei olnud ökotüübid valitud mingi keskkonnagradiendi järgi, vaid juhuslikult, mistõttu on võimalik, et taimed käitusid vastavalt sellele, missuguse tihedusega looduslikus keskkonnas kohanedud on – need ökotüübid, mis oma looduslikus kasvukohas sageli kogevad kasvamist suurte tihedustel, võisid olla sellistes tingimustes ka edukamad seemnetootjad ja vastupidi. Kuigi ühtki ökotüüpi ei kasvatatud eraldi üksikult ning seetõttu puuduvad andmed üksiku ja tihedalt kasvanud taime morfoloogia võrdluseks, annavad halvasti idanenud ökotüüpide vähekonkurentsetes tingimustes kasvanud taimed aimu, et üksikult kasvavad taimed oleks potentsiaalselt kõrgemat kasvu, rohkem harunenud ning allomeetriliselt vastavalt ka rohkemate kõtradega. Sama on Geisler jt (2012) dokumenteerinud Col-0 ökotüübi näitel. Seetõttu, suure tõenäosusega suutmatus näidata lõivsuhet biomassi parameetrite ja seemnetoodangu vahel siin katses on tingitud ökotüübi-spetsiifilistest omadustest. Seega väljendub juba siin, et tiheduse taluvus on ökotüübiti erinev, mis on oluline ka põllumajanduses – maksimeerimaks saagikust pindalaühiku kohta, peaks taimed taluma tihedust hästi.

Joonisel 2 on näha kaheksa ökotüüpi, kelle puhul juurte ja maapealne kollketiivne summaarne biomass on tugevas sõltuvuses taimede arvust pindalaühiku kohta. Analüüsis on kasutatud erineva taimede arvu näitamiseks terminit „ellujäämus“, sest tõenäoliselt võib selle taga olla strateegia. Kiirema kasvuedu saavutanud taimed võisid hakata pärssima väiksemate naabertaimede arengut, mille intensiivsuse erinevus viis varieeruva ellujäämuseni ökotüüpide vahel. See omakorda peegeldab klassikalist konkurentsiolekorda – Jooniselt 3 on näha nende samade ökotüüpide näitel, et sõltumata erinevast ellujäämusest tingitud varieeruvusele kasvutiheduses, saavutasid taimed samasuguse konstantse *per capita* biomassi. Nende kahe joonise võrdluses nähtub, et rohkem kollektiivselt biomassi allokeerinud ökotüübid olid madalama seemnetoodanguga nii taime kohta kui ka kollektiivselt (Joonis 4) ja vastupidi, kuigi keskmine *per capita* biomass oli mõlemal puhul võrdne. Seega mida suurem on tihedus, seda

suurem on konkurents ning seda rohkem allokeeritakse kollektiivselt biomassi, mis omakorda pöördub madalama seemnetoodanguga taime kohta. Selline situatsioon peegeldab olukorda, mida Denison (2012) ja Goodnight (1985) on välja toonud – tugevast konkurentsist tingitud absoluutne kohasuse võit on sageli väiksem, kui konkurentsist allajäänute kohasuse langus, mistõttu kohasuse võit on rohkem suhteline kui absoluutne. Kuna antud ökotüübid lisaks toodavad kollektiivselt rohkem seemneid, võib tulemust interpreteerida sedasi, et mõned ökotüübid juba käituvad altruistlikumalt – ei maksimeeri konkurentsi, saavutades tänu sellele suurema seemnetoodangu. Kuna minimaalse konkurentsi ja maksimaalse saagikuse olukord on soovitud põllumajanduses, on plaanis järgmisena testida, kas läbi grupivaliku on võimalik samasugust käitumist ka kunstlikult aretada.

Suitsiidsete ja viljakate ökotüüpide võrdluses (Joonis 5) on näha, et suitsiidset kasvatatakse rohkem juuri nii kollektiivselt kui ka ühe taime kohta ning ka rohkem maapealset biomassi *per capita*. Lisaks on suitsiidsetel ökotüüpidel selgelt suurem juure:võsu biomasside suhe, mis viitab, et allokatsioon maa-alustesse organitesse oli strateegiline otsus konkurentsi suurendamiseks ja mitte näiteks tingitud mingist haigusest. Olukord, kus ühist ressursi üleekspluateeritakse isekatel eesmärkidel, on klassikaline näide ühisvara tragöödiast. Kuna taimedel on näidatud, et suurenenud allokatsioon juurtesse viis seemnetoodangu languseni (Gersani jt 2001), on alust arvata, et potentsiaalselt oli siin katses tegu ekstreemse näitega ühisvara tragöödiast, kus konkureerimise hinnaks oli igasugune generatiivne võimekus. Suitsiidsetest ökotüüpidest kaks on geograafiliselt sarnase asukohaga 15. laiuskraadil (Can-0 ja Cvi-0) ning üks, mis paikneb Euroopas (Zu-0). *A. thaliana* andmebaasi (The Arabidopsis Information Resource 24.07.02) kohaselt on Zu-0 esmalt kogutud Zürichi ülikooli botaanikaaiast. Kuna Zürichi ülikoolis tegeletakse samuti hariliku müürlooga uurimisega, on võimalik, et Zu-0 ökotüüp on geneetiliselt sarnane Can-0 või Cvi-0 ökotüüpidega ning seetõttu ka käitub sarnaselt.

Kuigi on eksperimentaalselt selgunud, et tänapäevased niusordid tõenäoliselt on aretatud vähem kasvatama juuri (Zhu & Zhang 2013), on ühisvara tragöödia mitmete muude tunnuste näitel aktuaalne ka põllumajanduses (Anten & Vermeulen 2016). Seetõttu peaks sordiaretuse üks eesmärkidest olema ühisvara tragöödia vältimine.

Tulevases magistriprojektis on plaanitud antud teemaga jätkata. Täpsemalt juba eelnevalt kirjeldatud katsega, kus testime hüpoteesi, et grupivaliku abil on võimalik suurema seemnetootlikkusega altruistlikke taimi aretada.

Kokkuvõte

Olemasolevate ressurssidega saagikuse tõstmine on üks katsumustest, millega tänapäeva põllumajandus silmitsi seisab. Ühisvara tragöödiast tulenev ühise ressursi üleekspluateerimine ning tarbetu konkureerimine on sagedased saagikust alandavad tegurid. Üheks võimaluseks, kuidas minimeerida konkureerimist, oleks aretada välja koostöövõimelised taimesordid. Looduslikes tingimustes on koostööd dokumenteeritud hõimuvaliku näol, mille keskmeks on isendi kaasuva kohasuse tõstmine läbi sugulaste aitamise. Teine võimalus kooperasiiooni aretamiseks on läbi grupivaliku, mille idee seisneb suurima tootlikkusega gruppide valimises. Kuna grupivalik ei eelda sugulaste olemasolu, vaid lihtsalt isetust, on selle arenemine looduslikus keskkonnas ebatõenäoline. Küll aga on seda katseliselt tõestatud toimivat läbi kunstliku valiku ning seetõttu on mitmete autorite poolt pakutud, et see võiks olla ka sordiaretuse aluseks põllumajanduses. Grupivaliku abil altruistlike taimede aretamise testimiseks on plaanitud tulevikus läbi viia katse. Enne eksperimendiga alustamist viidi aga läbi pilootkatse, mille tulemustest on siin töös juttu. Selleks kasvatati 20 *Arabidopsis thaliana* ökotüübi monokultuuri tihedusel 11000 seemet m² kohta eesmärgiga sõeluda välja grupivaliku katseks sobilikud mõõduka agressiivsusega ökotüübid. Regressioonanalüüsid ja Studenti t-testid näitasid, et ökotüüpide seas esines väga varieeruvat käitumist alates võimalikust mõningasest altruismist kuni enesetapuliku ulatusega potentsiaalse ühisvara tragöödiani välja. Kõiki katstes täheldatud käitumisomadusi saab üle kanda ka tänapäeva põllumajandusse ning järgmiseks ongi plaanitud testida, kas grupivaliku abil on võimalik selliseid käitumisi võimendada või vähendada.

Summary

To increase crop yield with current resources is a challenge that agriculture needs to face. Over-exploitation of a common resource and unnecessary allocation to competitive organs that are both results of the tragedy of the commons are one of the main factors that reduce crop yield. One possibility to minimize competition would be to breed cooperative crops. In nature, cooperation has been documented as kin selection in which the reproduction of an individual's relatives is favoured through inclusive fitness. An alternative to kin selection would be group selection, which is an idea that best-performing groups are selected. Group selection does not require relatedness, just selflessness, and for that reason it is unlikely to evolve under natural conditions. However, it has been shown to be possible through artificial selection. Hence it has been suggested to be the future basis of crop breeding. In the future we plan to carry out an experiment to test whether it is possible to breed cooperative plants through group selection. This research introduces the results of a pilot experiment which was carried out prior to the beginning of the group selection project. For the pilot experiment, 20 *Arabidopsis thaliana* ecotype monocultures were grown with the density of 11000 seeds per m² in search for moderately aggressive ecotypes that would be suitable for a selection experiment. Regression analyses and Student's t-tests showed varying behaviours from slight altruism to suicidal extents of potential tragedy of the commons, all of which are in one way or the other applicable in contemporary agriculture. Therefore in the future it is planned to experimentally test whether it is possible to enhance or diminish those traits through group selection.

Tänuavaldused

Soovin siiralt tänada Kristjan Zobelit ja Sirgi Saart väga toetava juhendamist eest. Lisaks veel tänan Hannes Kollistit ja Hanna Hõrakut seemnete loovutamise ja *Arabidopsis thaliana* kasvatamise õpetamise eest. Suured tänuavaldused ka Greete Hornile ja Hanna Kaarin Hermlinile katse juures abiks olemise eest ning ka Kristi Källole, et oli mu ustav ja sõltumatu juhuslik valik.

Kasutatud kirjandus

- Agrawal, A. F. 2001. Kin recognition and the evolution of altruism. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 268:1099–104.
- Amani, I., R. A. Fischer, and M. P. Reynolds. 1996. Canopy Temperature Depression Association with Yield of Irrigated Spring Wheat Cultivars in a Hot Climate. *Journal of Agronomy and Crop Science* 176:119–129.
- Anten, N. P. R. 2002. Evolutionarily stable leaf area production in plant populations. *Journal of theoretical biology* 217:15–32.
- Anten, N. P. R., and P. J. Vermeulen. 2016. Tragedies and Crops: Understanding Natural Selection To Improve Cropping Systems. *Trends in Ecology & Evolution* xx:1–11.
- Antonovics, J.; Levin, D. A. 1980. The Ecological and Genetic Consequences of Density-Dependent Regulation in Plants. *Annual Reviews* 11:411–452.
- Axelrod, R., and W. D. Hamilton. 1981. The Evolution of Cooperation The Evolution of Cooperation. *Evolution* 211:1390–1396.
- Ballaré, C. L. 1999. Keeping up with the neighbors: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* 4:97–102.
- Biedrzycki, M. L., and H. P. Bais. 2010a. Kin recognition in plants: A mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany* 61:4123–4128.
- Biedrzycki, M. L., and H. P. Bais. 2010b. Kin recognition: Another biological function for root secretions. *Plant Signaling and Behavior* 5:401–402.
- Condon, A. G., R. A. Richards, G. J. Rebetzke, and G. D. Farquhar. 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 55:2447–2460.
- Crepy, M. A, and J. J. Casal 2015. Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *The New phytologist* 205:329–38.
- Denison, R. F. 2012. *Darwinian Agriculture: How Understanding Evolution Can Improve Agriculture?* Princeton University Press, Princeton.
- Denison, R. F. 2014. Increasing cooperation among plants, symbionts, and farmers is key to past and future progress in agriculture. *Journal of Bioeconomics* 16:223–238.
- Donald, C. M. 1968. The Breeding of Crop Ideotypes. *Euphytica* 17:385–403.
- Donohue, K. 2003. The influence of neighbor relatedness on multilevel selection in the Great Lakes sea rocket. *The American naturalist* 162:77–92.
- Donohue, K. 2004. Density-Dependent Multilevel Selection in the Great Lakes Sea Rocket. *Ecology* 85:180–191.
- Dudley, S., and A. File. 2007. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters* 3:435–8.
- Evers, J. B., J. Vos, B. Andrieu, and P. C. Struik. 2006. Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red:far-red ratio. *Annals of Botany* 97:649–658.

- Falik, O., P. Reides, M. Gersani and A. Novoplansky. 2003. Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology* 91:525–531.
- Falster, D. S., and M. Westoby. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18:337–343.
- File, A. L., J. Klironomos, H. Maherali, and S. A. Dudley. 2012. Plant Kin Recognition Enhances Abundance of Symbiotic Microbial Partner. *PLoS ONE* 7:15–17.
- Gardner, A., and S. A. West. 2010. Greenbeards. *Evolution* 64:25–38.
- Geisler, M., D. J. Gibson, K. J. Lindsey, K. Millar, and J. Andrew. 2012. Upregulation of photosynthesis genes, and down-regulation of stress defense genes, is the response of *Arabidopsis thaliana* shoots to intraspecific competition. *Botanical Studies* 53:85–96.
- Gersani, M., J. S. Brown, E. E. O'Brien, G. M. Maina, and Z. Abramsky. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology* 89:660–669.
- Goodnight, C. 1985. The influence of environmental variation on group and individual selection in a cress. *Evolution* 39:545–558.
- Goodnight, C. J. 2005. Multilevel selection: The evolution of cooperation in non-kin groups. *Population Ecology* 47:3–12.
- Goodnight, C. J., J. M. Schwartz, L. Stevens, S. The, A. Naturalist, and N. Nov. 1992. Contextual Analysis of Models of Group Selection, Soft Selection, Hard Selection, and the Evolution of Altruism. *The American naturalist* 140:743–761.
- Grafen, A. 2006. Optimization of inclusive fitness. *Journal of Theoretical Biology* 238:541–563.
- Griffin, A. S., and S. A. West. 2002. Kin selection: Fact and fiction. *Trends in Ecology and Evolution* 17:15–21.
- Haldane, J. B. 1955. Population Genetics. *New Biology* 18:34–51.
- Hamilton, W. D. 1963. The Evolution of Altruistic Behavior Author. *The American Naturalist* 97:354–356.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1–16.
- Hardin, G. 1968. The Tragedy of the Commons. *Science* 162:1243–1248.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hikosaka, K., and T. Hirose. 1997. Leaf angle as a strategy for light competition: Optimal and evolutionary stable light-extinction coefficient within a leaf canopy. *Ecoscience* 4:501–507.
- Kamphuis, B. M. 2005. The seed sector in the Netherlands An overview of production, trade and related institutions. The Hague, Agricultural Economics Research Institute.

- Karban, R., K. Shiojiri, S. Ishizaki, W. C. Wetzel, and R. Y. Evans. 2013. Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20123062.
- Kiers, E. T., and R. F. Denison. 2014. Inclusive fitness in agriculture. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 369:20130367.
- King, D. A. 1990. The Adaptive Significance of Tree Height. *The American naturalist* 135:809–828.
- Kumar, A; Turner, N. C.; Singh, D.P; Singh, P; Barr, M. 1999. Diurnal and seasonal patterns of water potential, photosynthesis, evapotranspiration and water use efficiency of clusterbean. *Photosynthetica* 37:601–607.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Lepik, A., M. Abakumova, K. Zobel, and M. Semchenko. 2012. Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Functional Ecology* 26:1214–1220.
- Mahall, B. E., and R. M. Callaway. 1991. Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88:874–876.
- Maynard Smith, J. 1976. Group Selection. *Quarterly Review of Biology* 51:277-283.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mcnicke, G. G., and R. Dybzinski. 2013. Game theory and plant ecology. *Ecology Letters* 16:545–555.
- Ministry of Agriculture, Food and Rural Affairs. 19.05.2009. Weed Control: Crop Yield Losses Due to Weeds <<http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/pub811/12crop.htm>> Vaadatud 16.05.2016
- Muir, W. M. 1996. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: selection program and direct responses. *Poultry science* 75:447–458.
- Murphy, G. P., and S. A. Dudley. 2009. Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 96:1990–1996.
- OECD. 2010. *Challenges for Agricultural Research*. OECD Publishing.
- Olsen, J. M., H.-W. Griepentrog, J. Nielsen, and J. Weiner. 2012. How Important are Crop Spatial Pattern and Density for Weed Suppression by Spring Wheat? *Weed Science* 60:501–509.
- Rankin, D. J., K. Bargum, and H. Kokko. 2007. The tragedy of the commons in evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 22:643–651.
- Sadras, V. O., and R. F. Denison. 2009. Do plant parts compete for resources? An evolutionary viewpoint. *New Phytologist* 183:565–574.

- Semchenko, M., and K. Zobel. 2005. The effect of breeding on allometry and phenotypic plasticity in four varieties of oat (*Avena sativa* L.). *Field Crops Research* 93:151–168.
- Silvertown J.; Charlesworth D. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Publishing Ltd, London.
- Stevens, Lori; Goodnight, Charles J.; Kalisz, S. 1995. Multilevel Selection in Natural Populations of *Impatiens capensis*. *The American naturalist* 145:513–526.
- The Arabidopsis Information Resource. 24.07.2002. Ecotype/Species: Zurich. <https://www.arabidopsis.org/servlets/TairObject?id=747&type=species_variant> Vaadatud 16.05.2016.
- Vermeulen, P. J. 2015. On selection for flowering time plasticity in response to density. *New Phytologist* 205:429–439.
- Wade, M. J. 1975. A Critical Review of the Models of Group Selection. *The Quarterly Review of Biology* 53:101–114.
- Wade, M. J. 1976. Group Selection among Laboratory Populations of *Tribolium*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 73:4604–4607.
- Wallace, B. 1975. Hard and Soft Selection Revisited. *Evolution* 29:465–473.
- Weiner, J., S. B. Andersen, W. K.-M. Wille, H. W. Griepentrog, and J. M. Olsen. 2010. Evolutionary Agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evolutionary Applications* 3:473–479.
- Wender, N. J., C. R. Polisetty, and K. Donohue. 2005. Density-dependent processes influencing the evolutionary dynamics of dispersal: A functional analysis of seed dispersal in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 92:960–971.
- West, S. a, M. G. Murray, C. a Machado, a S. Griffin, and E. a Herre. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature* 409:510–513.
- West, S. A., A. S. Griffin, and A. Gardner. 2007a. Social semantics: Altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology* 20:415–432.
- West, S. A., A. S. Griffin, and A. Gardner. 2007b. Evolutionary Explanations for Cooperation. *Current Biology* 17:661–672.
- Willey, R. W.; Heath, S. B. . 1969. The quantitative relationships between plant population and crop yield. *Advances in Agronomy* 21:1–321.
- Wilson, D. S. 1975. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72:143–146.
- Worden, L., and S. A. Levin. 2007. Evolutionary escape from the prisoner's dilemma. *Journal of Theoretical Biology* 245:411–422.
- Wynne-Edwards, V. C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

- Zea-Cabrera, E., Y. Iwasa, S. Levin, and I. Rodríguez-Iturbe. 2006. Tragedy of the commons in plant water use. *Water Resources Research* 42:1–12.
- Zhang, D. Y., G. J. Sun, and X. H. Jiang. 1999. Donald's ideotype and growth redundancy: A game theoretical analysis. *Field Crops Research* 61:179–187.
- Zhu, L., and D. Y. Zhang. 2013. Donald's Ideotype and Growth Redundancy: A Pot Experimental Test Using an Old and a Modern Spring Wheat Cultivar. *PLoS ONE* 8:1–7.

Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Susanna Vain,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihlitsentsi) enda loodud teose Koostöövõimelisuse aretamise võimalikkusest põllukultuuridel, mille juhendajad on Kristjan Zobel ja Sirgi Saar

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **18.05.2016**