

TARTU ÜLIKOOL

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Mihkel Annusver

# **ODRA- JA KAERATAIMEDE JUURTE TOODANGU MÕJU SAAGIKUSELE**

Bakalaureusetöö

Ökoloogia ning elustiku kaitse

12 EAP

Juhendaja Susanna Vain, MSc

Tartu 2021

## **Odra- ja kaerataimede juurte toodangu mõju saagikusele**

Juured on põllukultuuride puhul väheuuritud teema. Kuigi on olemas üksikuid näiteid aretusprogrammidest, kus on üritatud juuri aretada, pole need laialdasse kasutusse jõudnud. Ka professionaalsed taimearetajad teavad teraviljade juurtetoodangu kohta väga vähe, kuigi juured moodustavad märkimisväärse osa taime biomassist ning oma funktsioonilt on asendamatud. On uurimusi (hõlmab ka põllumajanduslikult olulisi taimeliike), mis on näidanud, et osade liikide puhul paneb naabertaimede tajumine taimi rohkem ressursse juurtesse suunama, mis omakorda viib väiksema seemnetoodanguni, st rohkem juuri tootnud taimed annavad väiksemat seemnesaaki. Kas see ka põllumajanduslikult oluliste teraviljade, odra ja kaera puhul kehtib, seda uuribki see bakalaureusetöö.

Märksõnad: oder, kaer, põllumajandus, taimedevaheline konkurents, juured, ühisvara tragöödia

CERCS teaduseriala kood: B270 Taimeökoloogia

## **The effect of root production on the yield of oat and barley**

Roots are a neglected topic for crops. Although there are a few examples of breeding programmes that have tried to manipulate root traits, it still isn't common practise. Professional plant breeders also know very little about root production in cereals, even though roots constitute to a significant part of plant biomass and are essential to their function. Studies have shown that in some species (including agricultural plant species), the perception of neighbouring plants leads plants to allocate more resources to roots, which in turn leads to lower seed production, i.e. plants with more roots produce lower seed yields. Whether this is also the case for the agriculturally important cereals, barley and oats, is the subject of this thesis.

Keywords: barley, oats, crops, interplant competition, roots, tragedy of the commons

CERCS research field code: B270 Plant ecology

## Sisukord

1. Vajadus keskkonnasõbralikuma põllumajanduse järele.....	4
1.1. Kooseksisteerimise mänguteoreetilised käsitlused .....	5
1.2. Taimedevaheline maapealne konkurents .....	7
1.3. Taimedevaheline maa-alune konkurents.....	9
1.4. Potentsiaal, varasemad uuringud .....	11
2. Odra ja kaera morfoloogia aretusikäigu ülevaade .....	15
2.1. Oder.....	15
2.2 Kaer.....	15
2.3. Erinevate juuretüüpide morfoloogia.....	16
2.4. Allokatsioon juurtesse ja võsudesse .....	17
3. Katse erinevate odra- ja kaerasortide juurte ja saagikuse vaheliste seoste uurimiseks .....	18
3.1. Katse eesmärk .....	18
3.2. Materjal ja meetodika .....	18
3.3. Tulemused .....	20
3.4. Arutelu.....	23
Kokkuvõte.....	25
Summary .....	26
Tänuavaldused .....	27
Kasutatud allikad .....	28
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks .....	40

## 1. Vajadus keskkonnasõbralikuma põllumajanduse järele

Toidunõudluse ja toidutoodangu muutumise pikaajaline ennustamine kaugesse tulevikku on raske, kuna tuleb arvestada pidevalt muutuvate kliimateguritega ning seadusandlusega, mis võivad põllumajandust tugevalt mõjutada (Basso *et al.*, 2013). Väetiste ja taimekaitsevahendite maastik oli mitte kaua aega tagasi väga kaootiline, alles viimasel ajal on seda hakatud reguleerima. Näiteks registreeriti perioodil 1990-1995 Egiptuses 554 erinevat uut väetist (El-Fouly, 2001). Ei saa siiski mainimata jätta, et väetised ja taimekaitsevahendid on olnud asendamatuks komponendiks suure saagikusega intensiivpõllumajanduse viljelemisel (Khush, 2001). Euroopa seadusandlust väetiste kohta määratles suuresti 2003. aasta regulatsioon. Aastaks 2019 oli põllumajandusmaastik niivõrd muutunud, et 2003. aasta regulatsioon ei kehtinud pooltele väetistele, mis Euroopa turul olid. 5. juuni 2019 kinnitati uus seadus, mis pidi eelmist täiendama. Muutused aga jätkuvad ning et nendega sammu pidada, on aastaks 2022 oodata uut seadusandlust väetiste kohta, mis vahetab välja nii 2003. kui ka 2019. aasta regulatsiooni (Huygens *et al.*, 2019; La Torre *et al.*, 2016; European Parliament, Council of the European Union, 2019).

Lisaks sellele toovad pidevad kliimamuutused, kasvavad energia hinnad, suurem nõudlus toidu järele ja vähenev vaba põllumajanduseks sobiva maa hulk kaasa üha pingelisema olukorra teraviljaturul järgmise 40 aasta jooksul. Kuna edasine põllumajandusmaa laiendamine on ohuks säilinud metsadele ja savannidele, peaks vajaminev produktsioonikasv tulema just olemasolevalt põllumajandus- ja loomakasvatusmaalt. Kuigi teraviljasaagikuse absoluutne kasvumäär on olnud viimase 50 aasta jooksul lineaarses tõusus, siis teravilja suhtelise saagikuse kasv on olnud languses (Fischer *et al.*, 2014). Nimelt kogu saadava saagi hulk (tonni kuivainet hektari kohta, t/ha) kasvab stabiilselt, kuid aastane relatiivne saagikuse suurenemine on vähenenud. See tähendab, et saagikuse paranemine on aeglustunud. Kuna saagikus ei parane enam nii kiiresti kui vaja, aga inimeste hulk kasvab endiselt, võib ennustada, et tulevikus ei suudeta tagada piisavat toidutoodangut kogu maailma jaoks (Schauberger *et al.*, 2018).

Taimikasvatusest tuleva toidutoodangu puudulikule arengule lisandub ka, nagu eelnevalt mainitud, sünteetiliste pestitsiidide ja väetiste rangem keelustamine (Anten & Vermeulen, 2016). Erinevad uuringud on leidnud, et senine pestitsiidide laialdane kasutamine on viinud toksiliste ainete jääkide kogunemiseni paljudesse keskkondadesse, sealhulgas nii üld- kui ka

tarbevete (Székács *et al.*, 2015). Samuti on pestitsiidide mõjusid kirjeldatud pea kõikides eluvormides, sh loomades (Berny, 2007), lindudes, kahepaiksetes ja veeloomades, taimedes (Isenring, 2010) ning inimestes (Kim *et al.*, 2017). Täheldatud on ka tolmeldajate arvukuse langust pestitsiidide ületarvitamise tõttu, mis vähendab otseselt taimede tootlikkust (Baskar *et al.*, 2017). Samuti vähendab pestitsiidide intensiivne kasutamine üldist elurikkust (Beketov *et al.*, 2013).

Tänapäeval puutume me kõik kokku pestitsiididega nende kasutamise, keskkonna saastatuse või toidus ning joogiveses leiduvate toksiliste ainete jääkide tõttu (Kapka-Skrzypczak *et al.*, 2011; Kim *et al.*, 2017). Nende senine kasutamine põllumajanduses on viinud suurenenud terviseriskideni rohkem kui kahe miljoni inimese jaoks üle terve maailma (Pandey *et al.*, 2018). Lisaks kõigele muule alahinnatakse praegu nende ohtlikkust, kuna ei arvestata pestitsiidide segude koosmõjusid (Tian *et al.*, 2018). Näiteks Nigeerias on täheldatud ka põllumajanduslikult kasulike putukate ja teiste loomade arvukuse vähenemist põldudel, kus endiselt pestitsiide ja herbitsiide kasutatakse. Nendel põldudel viibinud inimesed kannatavad ka erinevate tervisehäädade käes nagu silmade kipitamine, pearinglus, peavalu ja oksendamine (Oluwole & Cheke, 2009). See on tekitanud vajaduse uute ökoloogial põhinevate lähenemiste järele peamiselt sordiaretus- ja kasvatusfaasis (Anten & Vermeulen, 2016).

### **1.1. Kooseksisteerimise mänguteoreetilised käsitlused**

Mänguteooria eesmärk on aidata mõista interaktsiooni tulemeid üksteisega kokkupuutuvate osapoolte vahel. Mänguteooria teadus koosneb matemaatilistest mudelitest, mis simuleerivad erinevate osapoolte otsuste mõju üksteisele. Lihtne on seda võrrelda strateegiamänguga, kus igal mängijal on oma huvid ja nendest lähtuvalt tehtud otsused mõjutavad teisi mängijaid ning nende otsused mõjutavad omakorda ülejäänuid. Teaduses on mänguteoreetilised mudelid leidnud laialdast rakendust paljudes valdkondades, sh majandus-, poliitika- ja bioloogiasfääris (Osborne, 2004). Üks tuntuimad mudelid on näiteks vangi dilemma. Vangi dilemma kirjeldab olukorda, kus prima tulemuse saamiseks tuleb osapooltel loobuda isiklikest huvidest ja teha koostööd. Kuigi koostöötegemine toob alati suurema kasu kui vastastikune isekas petmine, siis suurim kasu saadakse teise osapoolte koostöövalmiduse isekal ärakasutamisel. Ühekordsete kokkupuudete puhul on omakasupüüdlikkuse näol tegemist kõige efektiivsema strateegiaga, kuna käitumisel puudub märkimisväärne kahju (Snidal, 1985). Olukord muutub kompleksemaks, kui osapooled võivad uuesti kohtuda ja

mäletavad varasemaid interaktsioone. Mänguteoreetilise modelleerimise käigus prooviti leida parimat strateegiat, mida rakendada vangi dilemma olukorras. Mitmekesises keskkonnas osutus parimaks vorst-vorsti-vastu (ik *tit-for-tat*) nimeline strateegia, mille kohaselt esimesel kokkupuutel ollakse koostöövalmis ning järgnevatel kordadel käitutakse nii, nagu käitus teine indiviid esimesel korral (Axelrod & Hamilton, 1981). Sellise käitumise puhul jääb püsima koostöö ning petturid surutakse alla vastumeetmete abil (Dugatkin, 1991). Sellise käitumise eeliseks on ka kaasnev andestamine, kus iseka indiviidi käitumise muutumisel on talle võimalik vastata samuti koostööga (Boyd, 1989).

Kui defineerida taimede käitumist kui kiiret morfoloogilist või füsioloogilist reaktsiooni indiviidi elukäiguga seotud sündmusele (Karban, 2008), siis sellega on seotud nn ühisvara tragöödia mudel. Olukorras, kus eksisteerib limiteeritud ressursiga ühisvara, on indiviidile kõige kasulikum eksploateerida seda ressursi maksimaalselt, kuna kantav kahju jaguneb kõigi kasutajate vahel võrdselt, samas kui kasu jääb indiviidile (Hintze *et al.*, 2020). See mudel kirjeldab, kuidas põrkuvad grupi ja indiviidi huvid, kui indiviidil on võimalik kas panustada üldsuse huvidesse (teha koostööd) või olla isekas. Koostöö tulemusel saab üldsus või grupp hulga hüvesid, näiteks efektiivsema ressursikasutuse. Need aga laienevad samaväärselt ka isekatele indiviididele, kes ei panusta koostöösse. Seega tõrjuks isekas indiviid koostöötegitajate sekka sattudes koostöötegitajad lõpuks välja (Hintze *et al.*, 2020).

Taimede käitumise paremaks mõistmiseks kasutatakse tihti evolutsioonilisest mänguteooriast lähtuvat modelleerimist, mis kombineerib populatsiooniökoloogia mänguteooria põhimõtetega (Sigmund & Nowak, 1999). Enamik taimestrategie mudelid arvestab lihtsustatult kahte asja. Esiteks, mõnda optimaalset strateegiat või tunnuse väärtust, mis maksimeerib taime kohasust. Teiseks arvestavad mudelid mingi välise faktoriga, mis mingil moel mõjutab taime kohasust. Mänguteooria mudelid sisaldavad neid kaht omadust, kuid on suutelised arvestama ka taimede kasvutiheduse ja teiste taimede strateegiatega ning kuidas vaadeldav taim neile reageerib. Mänguteoreetilise modelleerimise tulem on lihtsustatud arusaam sellest, kuidas taimed looduses konkurentsitingimustes kasvavad (McNickle & Brown, 2014; McNickle & Dybzinski, 2013).

Ökoloogias on mänguteooria keskseks ideeks evolutsiooniliselt stabiilse strateegia (ESS) olemasolu. ESS-i kasutab dunaamilises tasakaalus olev kogukond, jäädes peamiseks ka teiste strateegiatega ilmumise puhul (Apaloo *et al.*, 2009; Riechert & Hammerstein, 1983; Vincent &

Brown, 2005). ESS on justkui stabiilseim punkt strateegiatega maastikul, kus alternatiivseid strateegiaid kasutavad isendid või populatsioonid ei jää püsima. Samuti liigub evolutsioon või kogukond alati ESS-i poole. ESS võib olla üsna lihtne või väga keeruline (McNickle & Dybzinski, 2013). Kohasust kirjeldatakse tavaliselt kui populatsiooni kasvukiirust isendi kohta ning see võib olla nii positiivne kui negatiivne, võrdues nulliga tasakaalu korral (Vincent & Brown, 2005). Taimeökoloogias tuuakse mänguteooria analüüsi kõrvale tavaliselt ka asjakohane taime strateegiamudel koos ESS lahendusega, mis kirjeldab ökoloogilistes terminites igale väljakutsele vastupidavat strateegiat (Augner *et al.*, 1991; Dybzinski *et al.*, 2011; Gersani *et al.*, 2001; Oksanen, 1990).

Montazeaud *et al.* 2020 on välja töötanud mudeli, et uurida grupivaliku arengut. Nad eeldasid, et eksisteerib optimaalne taimekõrgus, mille puhul toodab individuaalne taim kõige rohkem saaki. Mudelis arvestati võsukonkurentsi naabertaimedest tuleneva varjutamise tõttu. Samuti arvestab mudel taimede tihedusega. Taimede optimaalne kõrgus ja varjude nurgad seadistati nii, et nad vastaksid võimalikult täpselt päris põllukultuuridele, nt nisule. Võrreldi ka erinevaid külvistrateegiaid, kus põllu järgmine põlvkond külvati vastavalt kas sama põllu seemnetest, kõikide põldude tootlikuima põllu seemnetest (grupivalik) või kõikide põldude kombineeritud seemnetest. Viimaks arvestati ka sugulust taimede vahel (Montazeaud *et al.*, 2020).

Leiti, et kui taimed kasvasid suurte vahedega, siis ei esinenud suurt võsukonkurentsi ning sellistes tingimustes kasvanud taime kõrgus oli sarnane üksi kasvanud taime omale. Keskmise konkurentsi puhul esines ESS lühemal kõrgusel. Lühemate fenotüüpidega kaasnes suurem viljakus. Väga kõrgel tihedusel ilmnisid erinevused külvitüüpide vahel. Külvates sama põllu seemnetest kasvasid taimed kõvasti üle optimaalse kõrguse ning tootsid palju vähem saaki. Külvitüüpidel, kus külvati tootlikuima põllu seemneid või kõikide põldude kombineeritud seemneid arenesid lühikesed, kõrge tootlikkusega taimed. Tulemused olid paremad, kui kasvavate taimede sugulusaste oli kõrgem. ESS ja suurim saagikus saavutati, kui taimed hoidsid võsukonkurentsis ja seeläbi ka kõrguskasvus tagasi (Montazeaud *et al.*, 2020).

## **1.2. Taimedevaheline maapealne konkurents**

Taimed konkureerivad omavahel ressursside pärast, nagu näiteks fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (PAR), vesi ja toitained (Casper & Jackson, 1997; Grime, 2006; Tilman, 2020; Wilson, 1988). Maapealse konkurentsis on peamine soovitatav ressurss PAR. See, kui palju ressursse

tuleb kulutada pikkuskasvule efektiivseks kiirusressursi omastamiseks, sõltub lähedaste konkurentide vahelisest kaugusest ja suhtelisest kõrgusest (Ballaré *et al.*, 1991; Falster & Westoby, 2003; Givnish, 1982; Murphy & Dudley, 2007; Oksanen, 1990). Kui istanduses kasvavad sarnase pikkusega puud, mis konkureerivad kiirguse pärast, siis eelisolukorras on kõrgeim taim. Seda seetõttu, et miski ei takista tema kiirguse omastamist, samas kui taim ise varjutab oma naabreid (McNickle & Dybzinski, 2013). Muidugi on olukord tegelikkuses sügavam ja komplitseeritum. Konkurentsi sümmeetria abil kirjeldatakse kuidas jagunevad ressursid konkurentide vahel vastavalt nende mingisugusele omadusele. Skaala ühes otsas on sarnase suuruse ja kasvuga taimed, mis omandavad ressursse vastavalt oma panusele ehk sümmeetriliselt. Siinset olukorda kirjeldab aga asümmeetriline konkurents, kus üks taim on teisest niipalju suurem, et sellega takistab teiste ligipääsu samale ressursile (Schwinning & Weiner, 1998). Eelisseisus on suurem taim ja see toob endaga kaasa võidu kasvamise kõrgusesse, kuid sellel on omad negatiivsed küljed (McNickle & Dybzinski, 2013). Vegetatiivne kasv on kulukas tegevus, millele kulunud ressursi saaks kasutada näiteks paljunemiseks. Muuhulgas on kõrgematel taimedel suurem tõenäosus kanda tuulekahjustusi jne (Oksanen, 1990; Ryan & Yoder, 1997). Samuti on taimedel piiratud hulk ressursse, mida nad saavad investeerida kasvu, juurtesse, lehtedesse, paljunemisesse jne (Karban, 2008). Sellest tulenevalt on taimed, mida mõjutab võsukonkurents, pikemad ja peenemad, kui taimed, mis saavad kasvada üksi, ilma konkurentsita naabrite poolt. Hästi tuleb see välja puude puhul, kus võsukonkurentsi poolt mõjutatud puud on kõrged ja sihvakad, aga üksinda kasvanud puud on madalamad ja jässakama tüvega (Givnish, 1982).

Kui kõik taimed suudaksid omavahel kokku leppida maksimaalse kõrguse osas või karistaksid indiviidi, kes kasvab liiga kõrgeks, ei kuluks neil niipalju energiat pikkusesse kasvamisele ning piiratud ressursse jääks rohkem alles (King, 1990). Suuremat seemnesaaki on saavutatud põllukultuuride puhul valides sordiaretuse käigus teadlikult madalama kasvuga kääbusvariandid, mis kõrguskasvul nii palju ei konkureeri (Brown, 2001). Looduses sellist olukorda ei teki, sest niipea kui üks sohitegija kasvab kõrgemaks kui teised, saab ta ressurside omandamisel suure eelise, mis kaalub üle kasvuga kaasnevad kulud. Seega, kui kõik muud tingimused on võrdsed, ennustab mänguteoreetiline analüüs kõrguse suurenemist või kõrguse suuremat osatähtsust looduslikus valikus ESS olukordades, mis lubavad kõrgemat kasvutihedust, kiiremat kasvukiirust või mõlemat (Falster & Westoby, 2003; Givnish, 1982).



Maapealset konkurentsi on uuritud ka põllukultuuridel, kus leiti, et see vähendab teravilja biomassi. Maapealne konkurents ei muutnud juur:võsu suhet, sest biomassi jaotumine juurte vahel oli sarnane võsude omaga. See näitab, et PAR-i kättesaadavuse piiratusel tulenev vähenenud süsivesikute süntees vähendas juurte ja võsude kasvu võrdselt (Mariotti *et al.*, 2009). 19. sajandi teisel poolel saavutati suuri edusamme maisi saagikuse tõstmises muuhulgas tänu tihedamale külvile ja sellistes tingimustes hakkama saavate maisihübriidide kasutusele võtmisega (Donald, 1968). On viidatud ka sellele, et suure viljakuse juures toob kõrge tiheduse taluvuse ja väiksema konkurentsivõime aretamine kõige suuremat kasu (Stringfield, 1964). Üks viis kuidas maapealset konkurentsi maisi puhul vähendati, oli läbi lehtede püstisemaks aretamise. Selle tulemusel saab taimi külvata tihedamalt, sest lehed ei varjuta teisi taimi nii palju. Sellistel taimedel on ka fotosünteesi efektiivsus suurem (Lee & Tollenaar, 2007).

### **1.3. Taimedevaheline maa-alune konkurents**

On teada, et taimed arvestavad oma juurte kasvatamise puhul nii seda, kus asuvad neile eluks tarvilikud vesi ja toitained kui ka teiste taimede juured. Kui kõik muud tingimused oleksid samaväärsed, eelistaks taim esmajärjekorras kasvatada juuri sinna, kus on palju eluks vajalikke toitaineid ja puuduvad teiste taimede juured. Paraku ei esine sellist ideaalvõimalust sageli ja enamasti tuleb teiste taimedega toitainete nimel konkureerida (Gersani *et al.*, 2001).

Maa-alune konkurents võib olla intensiivsem ja kaasata rohkem isendeid kui muud konkureerimisvormid. Võrreldes maapealse konkurentsiga, kus ainus soovitatav ressurss on PAR, saab mullast palju erinevaid ressursse, sealhulgas vett ja vähemalt 20 erinevat mineraalainet (Casper & Jackson, 1997). Kiær *et al.* (2013) poolt tehtud meta-analüüsist selgub, et naabertaimede konkurentsi tulemusel toodab vaadeldav taim vähem biomassi, kuid selle kogus sõltub paljudest teguritest. Üldiselt leiti, et maa-alune konkurents toob kaasa suurema biomassi toodangu vähenemise kui maapealne konkurents (Wilson, 1988). Seda peamiselt sellepärast, et juuresüsteemi kasvatamine ning ülalpidamine on taimele väga kallis (Caldwell, 1979). Mõne ennustuse kohaselt võrreldes maapealse biomassiga lausa poole kulukam (Passioura, 1983). On leitud, et kuni 50% fotosünteesil omandatud süsinikust suunatakse juurtesse (Siddique *et al.*, 1990). Maa-alune konkurents oli maapealsega võrreldes tugevam, kui toitaineid oli vähe (Kiær *et al.*, 2013). Kombineeritult oli konkurents aga seda tugevam mida rohkem toitaineid oli. Samuti esines rohkem juurkonkurentsi pigem kõrreliste

kui rohundite või liblikõieliste puhul. Tugev konkurents esines ka kodustatud taimede konkureerimisel metsiku naabriga (Kiær *et al.*, 2013). Üldiselt on tegemist positiivse tagasiside tsükliga, kus maapealse konkurentsi käigus hangitud ressursid lubab suuremat maa-alust konkurentsi ja vastupidi (Donald, 1958). On ka olukordi, kus maapealne konkurents pärsib kasvu rohkem, kuid see pole nii sage (Wilson, 1988).

Mullast jõuavad ressursid taime peamiselt kolmel viisil: juurte kokkupuutel mullas leiduvate toitainetega, vee ja toitainete massivooluga ning difusiooniga. Kokkupuutumisel omastatavate ressursside hulk moodustab vähem kui 10% kõikides juurte omastatavatest ressurssidest ning on seega kõige vähem tähtis. Palju on uuritud konkurentsi difusiooni puhul. Ala, kust taim difusiooni abil ressursse ammutab, kutsutakse ammendumistsooniks ning kättesaadavate ainete hulk väheneb, kui eri taimedel need alad kattuvad (Casper & Jackson, 1997).

Kõige olulisem parameeter maa-aluse konkurentsi hindamisel on mulla hõivatus juurte poolt. Taime võimekus mulda juurtega täita sõltub muuhulgas nt juurte kasvukiirusest, biomassist, peenete juurte tihedusest, juurekarvade tihedusest ja kogusest jne (Casper & Jackson, 1997; Gahoonia *et al.*, 2001). On ka oletusi, et väga tihe juurtevõrgustik võib olla halb, kuna mingilt maalt ei too juured enam taimele kasvatamiskulu korvavat kasu. Seda on aga vaja rohkem uurida (Casper & Jackson, 1997).

Vastakaid uuringuid on juurte plastilise reageerimise ja maa-aluse konkurentsi kohta palju, kuid Cabal *et al.* (2020) töid välja välja paljude senini tehtud uuringute puudujäägid. Vähesed katselised uuringud on arvestanud nii juurte tihedusjaotuse kui ka juurte ruumilise paiknemisega. Sama saab öelda ka teoreetiliste uuringute kohta. Sellepärast pakkusid nad välja oma mänguteoorial põhineva mudeli, mis seletab ära, miks eelnevad uuringud on saanud erinevaid tulemusi, kuid pole tingimata valed (Cabal *et al.*, 2020). Taimed tajuvad kus asuvad ressursid mullas (Oldroyd & Leyser, 2020), kus paiknevad teiste taimede juured (Novoplansky, 2019), ning oskavad eristada enda, sugulaste ja võõraste juuri (Fang *et al.*, 2013). Lisaks suudavad nad fenotüübiliselt reageerida vastavalt naabrite juurte olemasolule (Cahill *et al.*, 2010). Mõned uuringud väidavad, et lähestikused taimed väldivad juurte ülekattumist (Schenk *et al.*, 1999). Teised on leidnud juurtesse suunatud süsiniku hulga vähenemist (Chen *et al.*, 2015; Mahall & Callaway, 1991), suurenemist (Falik *et al.*, 2006; Maina *et al.*, 2002; O'Brien *et al.*, 2005) ja muutumatuks jäämist (Hess & De Kroon, 2007; Semchenko *et al.*, 2007). Cabal *et al.* (2020) loodud mudelis on esindatud nii mulla ressurssidünaamika kui ka emataimest

kaugemale kasvatatavatele juurtele kuluv suurem ressursikulu. Arvestatakse nii kulu juurte kasvatamisele kui ka nende alalhoidmisele.

Modelleeriti kaht ESS strateegiat, koostööd ja enese ressursside maksimeerimist nii üksiktaime puhul kui ka olukorras, kus taimel on naaber. Leiti, et koostööd tegevatel taimedel esines kooperatiivne eraldumine - taimed tundsid ära, kus asusid naabri juured ning ei kasvanud sinna. Selle asemel kasvatati rohkem juuri otse enda alla. See, kui palju taim enda alla juuri kasvatas, olenes naabrite vahelisest kaugusest. Liiga tihe juurestik hakkab konkureerima iseendaga ning pole soositud. Väga kitsastes oludes toimuks sarnane konkurents ka naabri juurtega ning seetõttu on kohati kasulikum rohkem juuri enda alla kasvatada (Cabal *et al.*, 2020).

Kui taimed aga isekalt enese ressursse üritavad maksimeerida, reageerivad nad konkurentsile ning suurendavad juurte biomassi. Selle tulemusel ilmneb ühisvara tragöödia. Selline olukord ilmneb aga vaid siis, kui taimed on väga lähedistiku. Kui taimed asuvad üksteisest kaugemal, toodavad nad vähem juuri oma juurekogumi äärealale, kus suurema tõenäosusega paiknevad ka naabri juured, ja rohkem enda alla, mille tulemusel väheneb konkurents ning seeläbi ka liigne juurte tootmine. Kokkuvõtvalt sõltub taimedevaheline konkurents väga oluliselt nendevahelisest kaugusest, mis võib olla eelnevalt mainitud uuringute vastuolulisuse põhjus. Mudelit testiti edukalt kasutades hariliku paprika taimi (*Capsicum annuum* L. var. *luesia*) (Cabal *et al.*, 2020).

#### **1.4. Potentsiaal, varasemad uuringud**

Hiljuti on hakatud huvi tundma, kuidas ühisvara tragöödia täpsemalt töötab ning kuidas seda infot saaks kasutada sordiaretuses. Senini on uuritud ühisvara tragöödia avaldumist, kuid võimalusi selle teadlikuks vältimiseks või vähendamiseks sordiaretuses väga uuritud ei ole (Anten & Vermeulen, 2016). On tehtud uuringuid, millest selgelt väljendub ühisvara tragöödia ja liigse konkurentsi esinemine. Üks selline uuring tehti sojaubadega, kus üks taim kasvas üksi terves potis ja teises poole suuremas potis kasvas kaks taimet. Ressursside kogused igale taimetele olid samad. Ainus tegur mida muudeti oli naabri olemasolu. Leiti, et poti jagajad kasvatasid 85% rohkem juuri (massilt) ja üksik taim tootis 30% rohkem seemneid (massilt). Lisaks sisaldasid üksiku taimete seemnepead rohkem ja suuremaid seemneid (Gersani *et al.*, 2001). Sellest järeldub, et ideaalne olukord oleks see, kus taimed omavahel nii palju ei

konkureeri. Nii panustaks taim vähem juurtesse ja rohkem seemnetesse või muudesse generatiivsetesse organitesse, mida inimesed soovivad kultiveerida (Hintze *et al.*, 2020). Põllumajandustingimustes pole taimedel tarvidust konkureerida, inimene hooldab ja väetab neid ning kokkupuude potentsiaalse liigivälise konkurendiga, nagu umbrohi, on viidud miinimumi. Välise konkurentsi puudumise tõttu tuleb vähem ressursi suunata konkurentsiorganitesse, nagu näiteks lehed ja juured ning see suurendab seemnetoodangut (Zhu *et al.*, 2019).

Vaatamata kõigele, esineb põllumajanduslikel taimedel siiski liigisisene konkurents. Hetkel eksisteerib olukord, kus põllukultuurid külatakse tihedalt ridadesse nii, et taim hakkab tugevalt konkureerima oma liigikaaslasega, samas kui ridade vahel on palju kasutamata ruumi. Võiks eeldada, et reaskülvi asemel kaasneks ühtlase külviga palju hüvesid, näiteks parem katvus, mille tulemusel kasutatakse mullas olevaid ressursse paremini ära ning esineks ka teiste taimede vähesem varjutamine kiirguse eest (Lu *et al.*, 2020). On ka katseliselt tõestatud, et ühtlane külv ja ridade väiksemad vahed aitavad vähendada umbrohu hulka põllul, viies umbrohu biomassi alla kuni 38%, vähendamata seejuures vilja saagikust (Olsen *et al.*, 2005). Sellest tulenevalt on oletatud, et parim keskkond koostööaltimate taimede aretamiseks on tihedalt ja ühtlaselt külvatud põld, sest sellisel juhul algab liigisisene konkurents hiljem (mitte kohe peale idanemist, nagu praegu) ning konkurents umbrohuga varem. Lisanduvaks eeliseks tiheda ühtlase külvi puhul on see, et teravilja suurem seeme annab kiirema idanemisjärgse kasvu, mistõttu olukord, kus teravili hakkab umbrohtu varjutama, saabub kiiremini (Weiner *et al.*, 2010).

Maa-aluse konkurentsi ja ühisvara tragöödia uurimiseks on läbi viidud hulgaliselt kasvuhoonekatseid (Maina *et al.*, 2002; Mommer *et al.*, 2010; Semchenko *et al.*, 2007). Maina *et al.* (2002) korraldatud katses kasvatati harilikku aeduba (*Phaseolus vulgaris*, var. *Kenya*) kahes rühmas. Ühes kasvasid kaks taimet nii, et mõlema juured olid jagatud kahe poti vahel. Teises rühmas oli kummalgi taimel oma pott. Katsest ilmnes ühisvara tragöödia esinemine taimede vahelise juurkonkurentsi korral. N-ö poti äärel istujad taimed tootsid 150% rohkem juuri indiviidi kohta, kui poti ainuomanikud. Viimased aga tootsid rohkem saaki (90% rohkem kaunade kogumassi, 53% rohkem kaunasid ja 18% rohkem massi ühe kauna kohta) (Maina *et al.*, 2002). Seniste ühisvara tragöödiat näidanud uuringute (Gersani *et al.*, 2001; Maina *et al.*, 2002; O'Brien *et al.*, 2005) metoodikat on aga kritiseeritud ning hilisemad uuringud pole

suutnud leida ühisvara tragöödia esinemist juurte plastilisuses (Cahill *et al.*, 2010; Murphy & Dudley, 2007; Semchenko *et al.*, 2007). Üheks peamiseks kriitikaks peetakse poti suuruse (ja sellest tulenevalt taimetele kasutatava mulla ruumala) olulisuse mitteamistamist. Substraadi hulk võib mõjutada taime kasvu näiteks läbi iseenda suurenenud juurekasvu esilekutsumisega taime enda eritatud keemiliste ühendite tõttu (Semchenko *et al.*, 2007). Seda teemat tuleks aga rohkem uurida (McNickle & Dybzinski, 2013).

Mommer *et al.* (2010) katses kasvatati kaht kõrrelist (*Anthoxanthum odoratum* L. ja *Festuca rubra* L.) ja kaht rohundit (*Leucanthemum vulgare* Lamk. ja *Plantago lanceolata* L.) monokultuuridena ja 1:1:1:1 suhtes segudena. Katse erilisus seisnes mullakihtide järjekorras, mis erines töötluste vahel. Toitainevaeses töötluses oli pealmiseks kihiks jõeäärse päritoluga liiv ja alumiseks kihiks toitainerikas mullasegu. Toitainerikkal töötluses oli kihtide järjekord vastupidine. Peale esimest kasvuhooaega olid segud tootnud kuni 35% rohkem juuri võrreldes monokultuuridega, mis näitab olulist positiivset komplementaarsuse efekti. Biomassi akumulatsioon nii maa-aluses kui ka -pealses osas oli madala mullaviljakusega töötluses veidi väiksem kui viljakama mullakihtiga töötluses. Ületootmine ja kaasuvad mõjud vähenesid madala viljakuse puhul teiseks aastaks. (Mommer *et al.*, 2010).

On oluline ka välja tuua, et konventsionaalne sordiaretus on tuginenud peamiselt visuaalsele hindamisele. Selle käigus hinnatakse taime edukust just taime suuruse, seemnetoodangu ja muude kergesti silmahakkavate või mõõdetavate tunnuste alusel. Vähem nähtavad tunnused, näiteks juured maa all, on saanud aretajatelt palju vähem tähelepanu. Kui põllumajanduses võiks taimearetuse peamine eesmärk olla suurema taimedevahelise koostöö saavutamise ja konkurentsi vähendamise, siis lähtuvalt juurkonkurentsi olulisusest taimeriigis võiks seda saavutada läbi juurte aretamise ning juurkonkurentsi vähendamise taimede vahel. See oleks suund, kus edasine aretus võiks olla kõige edukam (Anten & Vermeulen, 2016).

Kuigi sihilikult pole juuri aretatud, on juured on siiski muutunud aretuse käigus. Hiinas läbiviidud uuringus, kus peamiseks eesmärgiks oli tõestada taimede omavaheline suhtlus juurte poolt levitatavate keemiliste ühendite kaudu, avastati, et uuem nisu sort kasvatas vastureaktsioonina vähem juuri, kui vanem nisu sort. On ka leitud, et nisusortide juurestik on ajaga muutunud vähem hargnevateks ning rohkem vertikaalseks. Uurijad oletasid, et fenomeni võib seletada mittesihilikult toimunud rühmavalik, mis on aretanud sorte vähem isekateks. Sellest hoolimata oli reaktsioon teise taime suhtes tugev, mistõttu usutakse, et on

igati võimalik teha edusamme juurte aretamisel rühmavaliku abil (Zhu *et al.*, 2019). See võiks omakorda viia suurema koostööni põllutaimede vahel, mis tõstaks saagikust (Weiner *et al.*, 2010).

Kunstliku rühmavaliku kontseptsioon põhineb sellel, et taimede omadusi, mis on arenenud miljonite aastate pikkuse loodusliku valiku käigus, on raske samas suunas paremaks aretada. Taimede aretamine suurema kogusaagi ja vähema individuaalse kohasuse poole omab palju rohkem potentsiaali. Mitmed uurijad (Denison *et al.*, 2003; Donald & CM, 1981; Weiner, 2003) väidavad, et aretamine põllumajanduses peakski tuginema just rühmavalikul, kuna põllumajanduses on olulisteks omadusteks mitte individuaalne kohasus, vaid kogutoodang põllult. Seetõttu ei tohiks kõrge individuaalse kohasusega kultuuri saagikus olla nii kõrge, nende „iseka“ käitumise tõttu. Hüpoteesi on testinud teadlased, kes kasvasid 35 eri kevadnisu sorti nii monokultuuridena kui segudes, analüüsid seost populatsiooni saagikuse vahel monokultuuris ning individuaalse saagikuse vahel segakultuuris, laiendades seejärel järeldusi taimedevahelistele suhetele (Weiner *et al.*, 2017). Uurimuses vaadeldi grupitoodangut ja individuaalset kohasust (võetuna üksikutelt taimedelt segudes) ja leiti, et parimat saaki monokultuuris andsid need, kes segudes olid keskpärased. Suurem saagikus saavutati tänu väiksemale konkurentsile. Nimelt tootsid nad keskmiselt 35% rohkem saaki kui individuaalselt kõrge kohasusega sordid monokultuurides. Teadlased järeldasid, et kogusaaki tõstvad omadused võiksid olla veel enam võimendatud, kui vähendada sordi individuaalset kohasust (Weiner *et al.*, 2010, 2017).

## 2. Odra ja kaera morfoloogia aretuskäigu ülevaade

### 2.1. Oder

Oder (*Hordeum vulgare* L.) on üks taimedest, mida kasvatati Vana Maailma põllumajanduses. Arheoloogilisi jäänuseid temast on leitud mitme Lähis-Idas asuva „viljaka poolkuu“ nimelise piirkonna leiukohast (Diamond, 1998; Zohary *et al.*, 2000). See viitab kodustamisele umbes 8000 eKr. Taime metsik sugulane on *Hordeum spontaneum* C. Koch (Badr *et al.*, 2000). Metsiku ja kodustatud odra peamiseks erinevuseks on õisiku peatelje tugevus, mis kodustatud odral on aretatud väga tugevaks, et oleks lihtne saaki koristada. Metsikul odral on see habras, et vilja valmides kergesti pudeneda (Reid *et al.*, 1968).

Odra õisikul on pea, lüliline peatelg ning pähikud. Kaherealisel odral on üks pähik ning kuuerealisel kolm pähikut mõlemal pool õisikutelge (Reid *et al.*, 1968). Odrale on omane ka teraviljadest lühim kasvuaeg (60–115 päeva), mistõttu teda kasvatatakse ka mägedes ja põhjapoolsetes piirkondades. Oder on tähtis õlle- ning toidutööstuses, kuid suurem osa odratoodangust läheb loomasöödaks. Odra kuivaines on proteiini keskmiselt 12,5% ja toorkiudu 6% ning sökalde osatähtsuseks võib olla 8–16% (Oder, 2021) Odra külvatakse tavaliselt kevadel või sügisel, külvitihedusega 500-600 idanevat seemet ruutmeetri kohta (Singh *et al.*, 2013; Soovituslikud külvinormid, 2021).

### 2.2 Kaer

Kaer *Avena sativa* L. (Singh *et al.*, 2013) kasvatati algselt põllukultuurina Inglismaal, Prantsusmaal, Poolas, Saksamaal ja Venemaal. Nüüdseks kasvatatakse kaera üle maailma. *A. sativa* metsik esivanem on *A. Sterilis*. Erinevalt odrast kodustati kaer Kesk- või Põhja-Euroopas 2000-3000 aastat tagasi. Kaera peetakse sekundaarseks põllukultuuriks, mis algselt levis nisu- ja odrapõldudel umbrohuna (Zhou *et al.*, 1999).

Kaer on üheaastane pöörisõisikuga taim, mis kasvab umbes pooleteise meetri kõrguseks (Kaer, 2021; Singh *et al.*, 2013). Sarnaselt odrale on metsiku ja kodustatud kaera peamiseks erinevuseks pööriseharude tugevus, mis kodustatud kaeral on aretatud tugevaks, kuid metsikul kaeral on nad haprad, et vilja valmides pudeneda (Singh *et al.*, 2013). Kaera kasvatatakse nii toiduks inimesele kui ka söödaks loomadele. Teri on hariliku kaera pähikus 1–4, sisaldades 55–60% tärklisi, 10–15% toorproteiini ja erinevalt teistest teraviljadest rohkem

(4–6%) toorrasva. Kaera külvatakse varakevel, harilikult kasutades kitsarealist või tavalist reaskülvi, külvitihedusega 550–600 idanevat seemet ruutmeetri kohta (Kaer, 2021).

### **2.3. Erinevate juuretüüpide morfoloogia**

Lisaks vee ja toitainete omastamisele on taime juurtel oluline roll taime maasse kinnitumisel. Kuigi erinevatel taimedel esineb erineva morfoloogiaga juuresüsteeme, esineb enamus taimedel hulgaliselt erinevaid külguuri (Bellini *et al.*, 2014). Odra ja kaera juuresüsteemid koosnevad kolmest kuni kuuest seminaaljuurest (idujuure arenemisel seemnest välja kasvavad juured), mis arenevad seemnest ning adventiivjuurtest (Hoad *et al.*, 2001). Adventiiv- ehk lisajuured on sama funktsionaalsusega kui külguured, kuid arenevad teistest kudedest. Samuti arenevad nad reaktsioonina välisele ärritajale ning on üks vegetatiivset paljunemist piiravatest komponentidest (Bellini *et al.*, 2014).

Iga võrse kasvatab enda juured, esmased juured on 0,2-0,4 mm diameetriga, moodustades 5-10% kogu juurestikust. Need juured kasvavad omakorda harusid. Sekundaarsed juured hakkavad arenema veidi hiljem ning on 0,3-0,7 mm diameetriga, moodustades 0,1-0,2 mm diameetriga külguuri, mis võivad ulatuda kuni 1 m kaugusele emataimest (Hoad *et al.*, 2001). Hockett (1986) poolt läbi viidud uuringus leiti, et oder kasvatab niiskemates oludes rohkem adventiivjuuri, mis omakorda oli seotud suuremate juurtega igas mõõdetud parameetris, kuid polnud seotud saagikusega. 76 katses kasvatatud sorti olid peaaegu igas juurte kasvuga seotud aspektis üksteisest väga erinevad (Hockett, 1986). Adventiivjuurtele on omastatud ka suurt rolli liigniiskuse taluvuses (X. Zhang *et al.*, 2015).

Oder, nagu teisedki teraviljad, saab oma esmase vee ja toitained seminaaljuurte kaudu (Grando & Ceccarelli, 1995). Täpsemalt saab oder 92% tarbitavast veest seminaaljuurte abil, ülejäänud tuleb adventiivjuurte kaudu (Knipfer & Fricke, 2011). Tänapäevastel odrasortidel on üldiselt rohkem seminaaljuureharusid, kui vanematel ning need on aretuse käigus muutunud lühemateks. Vastupidiselt adventiivjuurtele on seminaaljuured tähtsad põuastes oludes, kus adventiivjuured ei kasva või nende kasv on pärsitud. Taimed võivad sageli jõuda küpsuseni vaid seminaaljuurte abil (Grando & Ceccarelli, 1995).

Juurekarvade peamiseks ülesandeks on juurte ja mulla kontaktpinna suurendamine. See on eriti kasulik vähese liikuvusega toitainete, nt fosfori omastamisel. Taimed, millel on rohkem ja pikemad juurekarvad, omastavad sellest lähtuvalt fosforit tunduvalt paremini. Odral on



näidatud, et väga suurt mõju omab see just fosforivaestes muldades (Gahoonia & Nielsen, 2004).

#### **2.4. Allokatsioon juurtesse ja võsudesse**

Põllukultuuri valmimishetkel mõõdetud juurte ja võsude biomassi suhet (J:V suhe) kasutatakse sageli aasta jooksul juurte kaudu mulda jõudnud süsiniku hindamiseks (Bolinder *et al.*, 1997). Lisaks põllukultuuri liigile ja mulla viljakusele (Campbell & De Jong, 2001; Hansson *et al.*, 1987) mõjutavad J:V suhet ka kliimatingimused (Hansson & Steen, 1992; Kaspar & Bland, 1992). Põhjamaade piirkonnas saavad kevadel külvatud kultuurid pikalt päevavalgust, mis tõenäoliselt aitab säilitada kõrget J:V suhet. Pikas päevavalguses kultiveeritud põllukultuuride juurte biomassi on aga vähe uuritud (Alakukku, 2000; Hansson *et al.*, 1987; Madsen, 1985).

Pietola ja Alakukku (2005) uurisid põllukultuuride maksimaalset juurte biomassi ja J:V suhet põhjamaa kliimas (Lõuna-Soomes). Külvati kevadist kaera (*Avena sativa* cv. Roope ) ja otra (*Hordeum vulgare* cv. Saana). Leiti, et juurte kogus jõudis maksimumi õitsemise ajal ning peale seda ei esinenud enam märkimisväärset kasvu. Juurte tihedus kuni sügavuseni 60 cm oli odra puhul 156 g m<sup>-3</sup> ja kaera puhul 258 g m<sup>-3</sup>. Suurem osa juure biomassist paiknes proovide pindmises 20 cm ning moodustas 59% odra ja 80% kaera juurte biomassist. Võsu biomassiks saadi odral 1105 g m<sup>-2</sup> ja kaeral 1126 g m<sup>-2</sup>. Sellest tulenevalt saadi J:V suhteks vastavalt 0,14 ja 0,23. J:V suhe kaeral oli seega 36% suurem kui odral, mis teeb temast parema mulda süsiniku siduja (Pietola & Alakukku, 2005). Nagu eelnevalt mainitud, on juurte tootmine aga väga kulukas (Passioura, 1983; Siddique *et al.*, 1990) ning siit võib järeldada, et kaera ressursikasutus on odra omast vähem efektiivne.

Oder ja kaer erinevad ka maa-aluse ja maapealse konkurentsi intensiivsuse poolest. Kasvuhoonekatses, kus juurte ja võsude konkurents eraldati vaheseinte abil nii mullas kui õhus, leiti, et konkurents mullaressursside pärast (eriti lämmastiku pärast) oli intensiivsem, kui võsukonkurents. Kui esinesid nii juur- kui ka võsukonkurents, olid oder ja kaer nisust konkurentsivõimelisemad. Lämmastikvõetise lisamine ei muutnud ühtki kultuuri teisest konkurentsivõimelisemaks. Kuigi maapealne konkurents omas maa-alusest vähem mõju, erinesid teraviljad märgatavalt oma maapealse konkurentsivõime poolest. Samas ei leitud piisavalt tõendust, et maapealne konkurentsivõime erinevus tuleneks pelgalt taime kõrgusest (Satorre & Snaydon, 1992).

### **3. Katse erinevate odra- ja kaerasortide juurte ja saagikuse vaheliste seoste uurimiseks**

#### **3.1. Katse eesmärk**

2019. aastal viidi läbi katse, kus kasvatati odra ja kaera võimalikult erinevaid sorte. Katse eesmärk oli uurida, kas teraviljade seemnesaagi ja konkurensiorganite (juured, võsu) toodangu vahel esineb lõivusuhet, mis viitaks ühisvara tragöödia stsenaariumitele. Selleks viidi taimede evolutsioonilise ökoloogia tööühma poolt läbi katse, kus uuriti odra ja kaera kollektiivset saagikust ja vegetatiivse kasvu omadusi (eriti juure parameetreid) monokultuurides.

#### **3.2. Materjal ja meetodika**

Katse algas 2019. aasta mais, mil 22 odra ja 22 kaera sorti külvati 5x1 m põllulappidele Jõgeval (58° 44'N, 26° 23'E) koostöös Eesti Taimekasvatuse Instituudi teaduritega. Sordid (Tabel 1) valiti sihilikult võimalikult erinevad. Kaasatud oli vanemaid ja uuemaid sorte, erinevatel eesmärkidel (resistentsus haigustekitajatele, kõrge saagikuse stabiilsus jne) aretatud sorte ning sorte erinevatest geograafilistest piirkondadest. Seemned külvati tihedamalt (700 seemet m<sup>-2</sup>, reavahe 11 cm), kui on Eestis soovituslik (ca 500-600 seemet m<sup>-2</sup>). Suurema tiheduse puhul on konkurentsile viitava ühisvara tragöödia olukordade ilmumine palju tõenäolisem ning selle uurimine oli katse üks eesmärkidest. Mullatüübiks kogu katsealal olid leetjad mullad (lubisol). Kaerapõllul kasvas eelneva kultuurina raps ja odra puhul ristik. Mulda väetati (N60 P13 K25 kg ha<sup>-1</sup>) ning töödeldi vajadusel taimekaitsevahenditega, juhindudes Eesti Taimekasvatuse Instituudi teraviljakasvatuse tavapraktikast. Saak koristati augustis. Terade mass, koos niiskuse- ja valgusisaldusega mõõdeti igal sordil eraldi. Selle põhjal arvatati terade kuivmass ja valgusaak. Vahetult pärast saagi koristamist koguti igalt põllulapilt põhk, mis hiljem kuivatati ja kaaluti. Vahetult peale saagikoristust koguti juureproovid. Igalt põllulapilt võeti viis proovi reasiseselt, kahe juhuslikult valitud naabertaimelt (täpselt kahe taime juurdumispunkti vahelt). Selleks kasutati 4 cm diameetri ja 26 cm pikkusega mullapuuri. Hiljem segati viis proovi kokku, pesti veega mullast puhtaks, skaneeriti ja analüüsiti juurte pikkust, läbimõõtu ja pindala kasutades WinRHIZO Pro 2008. aasta tarkvara (Regent Instruments Inc., Quebec, Canada). Juured pikkusega <0,26 mm klassifitseeriti peeneteks juurteks ja sellest suurema diameetriga juured klassifitseeriti jämedateks juurteks. Hiljem juureproovid kuivatati 75°C juures 48 tundi ja kaaluti. Juurte pikkus jagati mullaproovide ruumalaga (0.00163 m<sup>3</sup>), saamaks ettekujutuse juurte pikkustihedusest mullas.

Kuna juureproovid koguti taimede vahelt, ei ole nendes otse taime all paiknevaid juuri. Seetõttu annavad selle katse proovide tulemused head informatsiooni juurtest, mis paiknevad naabertaimede vahelise maa-aluse konkurentsi tulipunktis. Jagades juurte pikkuse juurte massiga, arvatati välja juurte eripikkus igale sordile.

Analüüsi korrelatsioone tera- ja valgusaagi ning vegetatiivsete tunnuste vahel. Selleks kasutati tarkvara Statistica versiooni 14.0.0.15 (TIBCO Software Inc. California, USA). Mina kogusin kõik juureproovid ja osalesin juureproovide prepareerimisel ja pesemisel 70% ulatuses. Viisin läbi andmete statistilise analüüsi.

Tabel 1. Sordikatses kasutatud odra ja kaera sordid koos päritoluriikide ja turustusaastatega.

Kaer			Oder		
Sort	Turustusaasta	Riik	Sort	Turustusaasta	Riik
AC Preakness	1993	Kanada	Anneli	2017	Rootsi
Atego	1996	Tšehhi	Anni	1993	Eesti
Avenue	2006	Saksamaa	Apex	1983	Holland
Buggy	2007	Saksamaa	Arild	2013	Rootsi
Costaud	1996	Prantsusmaa	Avalon	2012	Saksamaa
Dumont	1974	Kanada	Ellinor	1999	Saksamaa
Espresso	2005	Austria	Evergreen	2012	Holland
Gem	1984	USA	Irina	2012	Saksamaa
Hämarik	1952	Eesti	J-1104	1953	Eesti
Ivory	2003	Saksamaa	J-453	1932	Eesti
Jaak	1995	Eesti	Leeni	2006	Eesti
Kalle	2012	Eesti	Maali	2011	Eesti
Karhu	1985	Soome	Maentak	2004	Valgevene
Kehra saagirikas	1929	Eesti	Montoya	2012	Saksamaa
Kusta	2017	Eesti	Philadelphia	2005	Saksamaa
Maldwyn	1940	Suurbritannia	Propino	2008	Suurbritannia
Peppi	2006	Soome	Publican	2005	Suurbritannia
Polaris	2005	Argentiina	Quench	2005	Suurbritannia
Salo	1993	Rootsi	Staly	2004	Valgevene
Symphony	2010	Saksamaa	Toomas	1964	Eesti
Vjatskii	2007	Venemaa	Tuuli	2018	Eesti
Zapavet	2006	Valgevene	Wilhelm	2002	Rootsi

### 3.3. Tulemused

Kaera terasaaki mõjutas oluliselt ja negatiivselt taime kõrgus (Joonis 1). Odral oli küll trend samasuunaline, kuid tulemus statistiliselt oluliseks ei osutunud (Tabel 2). Kaeral leiti samuti statistiliselt olulised seosed jämedate juurte pikkuse (Joonis 2) ja pindala ning terasaagi vahel. Odra terasaagi puhul osutusid oluliseks aga teistsugused vegetatiivsed tunnused. Statistiliselt kõige olulisem negatiivne mõju terasaagile oli juurte eripinnal. Samuti mõjutas negatiivselt odra terasaaki juurte eripikkus. Mõlemad eelmainitud tunnused olid kaeral küll positiivse mõjuga terasaagile, kuid statistiliselt oluliseks need ei osutunud (Joonis 3). Odra puhul ilmnes ka üks statistiliselt oluline positiivne mõju, milleks oli põhu biomassi seos terasaagiga (Tabel 2).

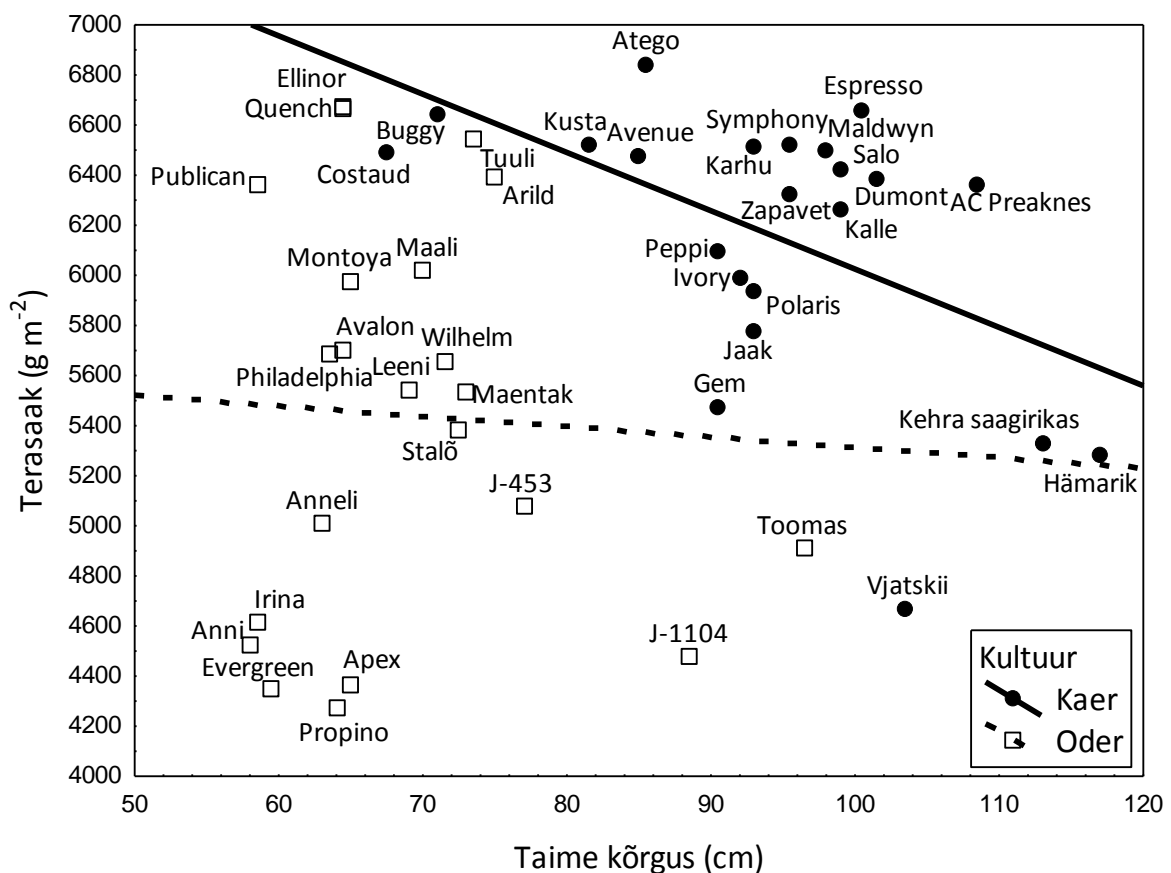
Tabel 2. Vegetatiivse tunnuse mõju odra ja kaera terasaagile.

	Terasaak			
	oder		kaer	
	R	P	R	P
Taime kõrgus (cm)	-0.0492	0.828	<b>-0.5038</b>	<b>0.017</b>
Põhu biomass (g)	<b>0.6596</b>	<b>0.001</b>	-0.1625	0.47
Jämedate juurte pikkus (cm)	-0.0938	0.678	<b>-0.4473</b>	<b>0.037</b>
Jämedate juurte pindala (cm <sup>2</sup> )	-0.1088	0.63	<b>-0.4847</b>	<b>0.022</b>
Peente juurte pikkus (cm)	-0.0232	0.919	-0.2855	0.198
Peente juurte pindala (cm <sup>2</sup> )	0.0077	0.973	-0.2716	0.222
Juurte mass (g)	0.1921	0.392	-0.3948	0.069
Juurte pindala (cm <sup>2</sup> )	-0.0794	0.725	-0.402	0.064
Juurte eripikkus (cm g <sup>-1</sup> )	<b>-0.4268</b>	<b>0.048</b>	0.1082	0.632
Juurte eripind (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	<b>-0.449</b>	<b>0.036</b>	0.0788	0.727
Juur : võsu suhe	-0.3001	0.175	-0.2536	0.255
Juurte pikkustihedus (cm m <sup>-3</sup> )	-0.0462	0.838	-0.3457	0.115

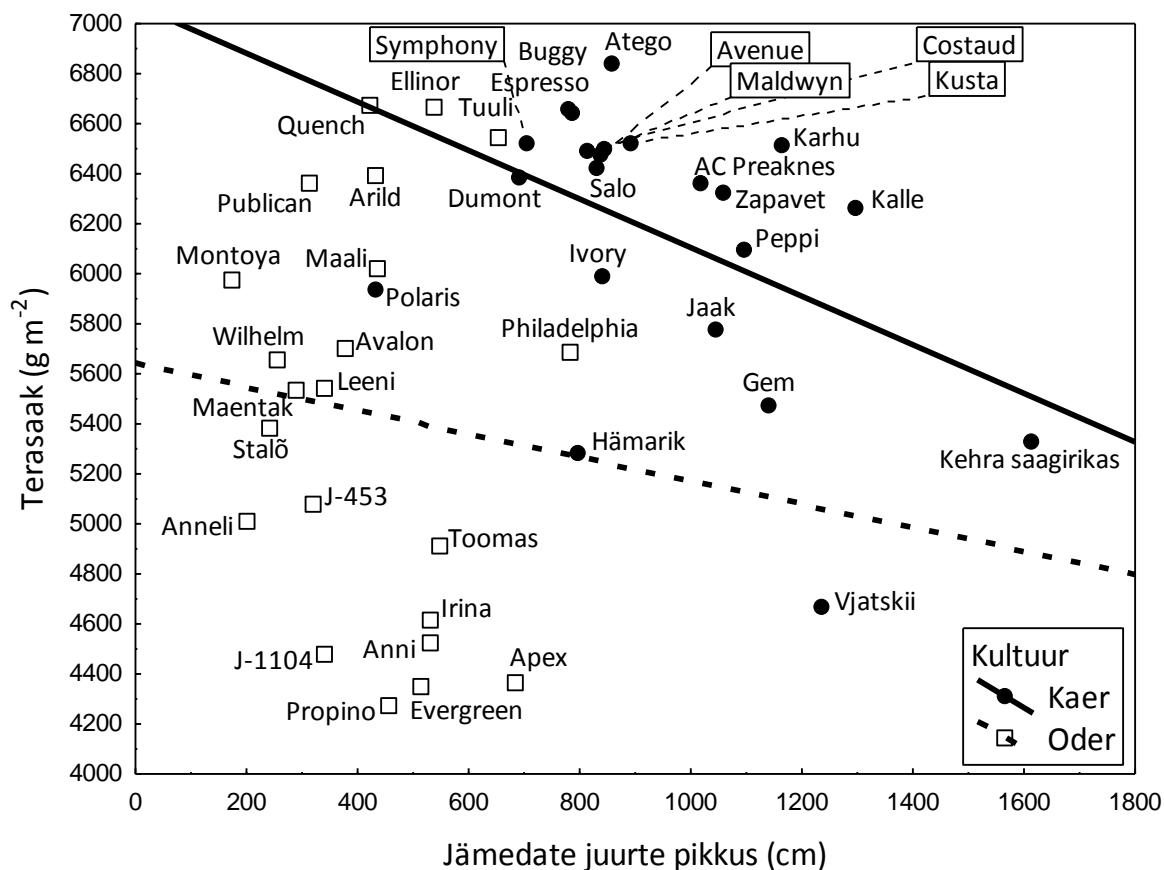
Kaera valgusaagi puhul leiti vaid üks statistiliselt oluline tunnus, milleks oli lõivsuhe jämedate juurte pindalaga (Tabel 3). Odra puhul esines statistiliselt oluline negatiivne mõju juurte eripikkusel valgusaagile. Sarnaselt terasaagile leiti ka maapealse biomassi statistiliselt oluline positiivne mõju valgusaagile odral (Tabel 3).

Tabel 3. Vegetatiivse tunnuse mõju odra ja kaera valgusaagile.

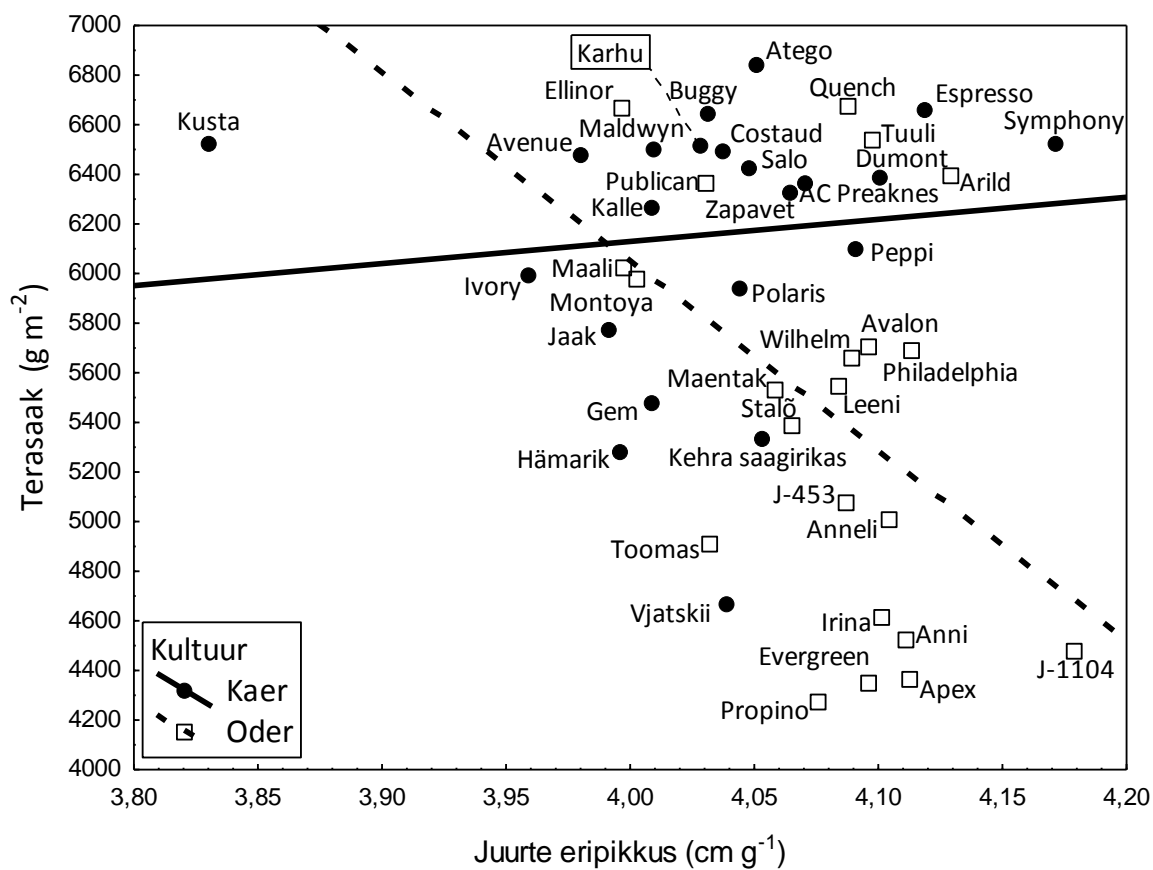
	Valgusaak			
	oder		kaer	
	R	P	R	P
Taime kõrgus (cm)	-0.1385	0.539	-0.2134	0.34
Põhu biomass (g)	<b>0.5075</b>	<b>0.016</b>	0.021	0.926
Jämedate juurte pikkus (cm)	-0.005	0.982	-0.3973	0.067
Jämedate juurte pindala (cm <sup>2</sup> )	-0.0043	0.985	<b>-0.4702</b>	<b>0.027</b>
Peente juurte pikkus (cm)	-0.2707	0.223	-0.207	0.355
Peente juurte pindala (cm <sup>2</sup> )	-0.2354	0.292	-0.1934	0.389
Juurte mass (g)	0.0373	0.869	-0.3837	0.078
Juurte pindala (cm <sup>2</sup> )	-0.1612	0.473	-0.3428	0.118
Juurte eripikkus (cm g <sup>-1</sup> )	<b>-0.4511</b>	<b>0.035</b>	0.2247	0.315
Juurte eripind (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	-0.3093	0.161	0.1458	0.517
Juur : võsu suhe	-0.3571	0.103	-0.3195	0.147
Juurte pikkustihedus (cm m <sup>-3</sup> )	-0.2183	0.329	-0.2674	0.229



Joonis 1. Taime kõrguse mõju odra ja kaera terasaagile.



Joonis 2. Jämedate juurte pikkuse mõju odra ja kaera terasaagile.



Joonis 3. Juurte eripikkuse mõju odra ja kaera terasaagile.

### 3.4. Arutelu

Katse tulemustest ilmnes, et kaera puhul on statistiliselt olulisteks negatiivseteks mõjutajateks terasaagikusele taime kõrgus, jämedate juurte pikkus ja pindala. Peente juurte peamiseks funktsiooniks on ressursside omastamine. Kuna peened juured on enamasti välja kasvanud jämedatest juurtest, võib järeldada, et jämedad juured omavad suuresti struktuurset ja transpordi rolli, võimaldades peenetel juurtel toitaineid omastada taimest kaugemalt (McCormack & Iversen, 2019). Jämedate juurte negatiivsest seosest terasaagiga nähtub, et osadel sortidel võisid taimed kulutada liigselt ressursi ümbritseva mullakeskkonna uurimisele. See võis olla tingitud naabertaime olemasolu tajumisest nendel sortidel, mis võis panna emataime rohkem juuri kaugemale kasvama. Samas ei saa välistada, et tegemist oli lihtsalt sordiomase tunnusega, st sõltumata naabri olemasolust nende sortide taimed lihtsalt kasvatavadki selliseid juuri.

Negatiivne seos terasaagi ja taime kõrguskasvu vahel kaeral võib aga viidata sellele, et osadel sortidel esineb suurem võsukonkurents. Kaerale on sordiaretuses üldiselt keskendutud vähem kui odrale (Stewart & McDougall, 2014), mistõttu on võsukonkurentsi esinemine mõnedel sortidel tõenäolisem. Seda enam, et taime kõrgusel olulist seost terasaagiga odral ei leitud.

Odra puhul statistiliselt oluliseks osutunud juuretunnused ei kattunud küll kaera omadega, kuid mõnede tunnuste puhul ilmnes siiski negatiivne seos terasaagiga. Näiteks, mida suuremad olid juurte eripind ja juurte eripikkus, seda vähem terasaaki taimed tootsid. Juurte tootmise ja säilitamise kulukusest on töös varemgi juttu olnud (Passioura, 1983; Siddique *et al.*, 1990). Seega suurema juurte eripinna ja -pikkusega sordid on ilmselt rohkem panustanud piiratud ressursse juurte tootmisse, mida aga oleks saanud panustada seemnetesse. Selline muster võib viidata konkurentsikäitumisele ja potentsiaalsele ühisvara tragöödia stsenaariumile, kus suurenenud ressursside allokatsioon juurtesse konkureerimise eesmärgil võis viia saagikuse langemiseni. Samas sarnaselt kaerale ei saa aga välistada, et need on lihtsalt sordile omased tunnused ja mitte tingitud konkurentsist.

Enamike juuretunnuste puhul on nii kaeral kui odral näha, et seose suunad terasaagi puhul on negatiivsed, mis justkui viitaks juurte ületootmise trendile. Samas on siinkohal väga oluline rõhutada, et enamik nendest seostest ei osutunud statistiliselt olulisteks, mistõttu kandvaid järeldusi sellest teha ei saa.

Söögiks või söödaks oluliste taimede puhul on oluline ka tera kvaliteet. Seetõttu on siin töös võrdluse alla võetud ka valgusaak, mis annab hinnangu kogu saagi kvaliteedile. Valgusaagi puhul tulid välja samad trendid mis terasaagi puhulgi, kuid mitte nii ilmekalt. Kaeral esines negatiivne seos vaid jämedate juurte pindalaga ning odral vaid juurte eripikkusega. Sellest võib järeldada, et osade tunnuste puhul avaldab liigne juurte tootmine peamiselt mõju terasaagile ning vähem otseselt selle saagi kvaliteedile.

Tulemustest nähtub, et nagu ennustatud Zhang *et al.* (1999) töös, esineb ilmselt ka juurte ületootmist põllukultuuridel. Arvestades, et senini pole taimede juurte aretamisega otseselt teadlikult tegeletud, võib eeldada, et seal leidub veel rakendamata potentsiaali (Zhang *et al.*, 1999). Kindlasti tuleks välja tuua ka põhu biomassi statistiliselt oluline seos suurema saagikusega odra puhul. Senine sordiaretus on keskendunud peamiselt nähtavatele või kergesti mõõdetavatele tunnustele, mis enamasti on maapealsed. Selle tulemusena on jõutud olukorrani, kus iga ühik maapealset biomassi toob kasu saagikusele (st kõik tarbetu tootmine on välja aretatud). Silme eest peidetud juurte puhul seda aga ei ilmne ning pigem on seis just vastupidine. Juhul kui töös kirjeldatud negatiivsed seosed on tingitud väljaaretamata juurkonkurentst, võiks konkurentsi vähendamisele suunatud aretamine, kas läbi rühmavaliku või mingi muu meetodi, olla edaspidise aretustöö eesmärgiks. Kui aga selgub, et juurte ületootmise taga siiski ei ole konkurents, siis sellegipoolest viitavad tulemused potentsiaalile, et juurte tunnuseid manipuleerides võiks jõuda saagikuse kasvuni, mis oleks suureks abiks üha kasvava toidunõudlusega sammu pidamisel.



## Kokkuvõte

Erinevatel põhjustel üha enam kasvav nõudlus toiduainete järele on tekitanud vajaduse uute ökoloogial põhinevate lähenemiste järele peamiselt sordiaretus- ja kasvatusefaasis. Juured, olgugi tähtsad ja asendamatud taime osad, pole senini olnud aretustegevuse fookuseks. On uurimusi, mis on näidanud, et osade liikide puhul paneb naabertaimede tajumine taimi rohkem ressursse juurtesse suunama, mis omakorda viib väiksema seemnetoodanguni.

Selles töös on antud ülevaade taimede konkurentsikäitumisest, erinevatest sellega seonduvatest mõistetest ja kontseptsioonidest ning varasematest uuringutest. Samuti kirjeldati töö fookuseks olnud liikide, odra ja kaera, morfoloogiat ja aretuskäiku. Viidi läbi ka katse erinevate odra- ja kaerasortide juurte ja saagikuse vaheliste seoste uurimiseks. Leiti, et ilmselt esineb juurte ületootmist ka põllukultuuridel. Kaera puhul on statistiliselt olulisteks negatiivseteks mõjutajateks terasaagikusele taime kõrgus, jämedate juurte pikkus ja pindala. Odra terasaagi puhul on statistiliselt olulisteks negatiivseteks mõjutajateks aga juurte eripind ja juurte eripikkus. Selline muster võib viidata konkurentsikäitumisele ja potentsiaalsele ühisvara tragöödia stsenaariumile, kus suurenenud ressursside allokatsioon juurtesse konkureerimise eesmärgil võis viia saagikuse langemiseni.

Senine sordiaretus on keskendunud peamiselt nähtavatele või kergesti mõõdetavatele tunnustele, mis enamasti on maapealsed. Vaatamata sellele, kas juurte ületootmise taga on konkurents või mitte, viitavad tulemused sellele, et juurte tunnuseid manipuleerides võiks jõuda saagikuse kasvuni, mis oleks suureks abiks üha kasvava toidunõudlusega sammu pidamisel.

## **Summary**

The increasing demand for food, for various reasons, has created a need for new ecology-based approaches in the plant breeding and cultivation phases. Roots, although important and essential parts of the plant, have so far not been the focus of breeding activities. Studies have shown that, in some species, the perception of neighbouring plants leads plants to allocate more resources to roots, which in turn leads to lower seed production.

In this work, an overview of plant competitive behaviour, various related terms and concepts, and previous research is provided. It also describes the breeding history and morphology of barley and oat. An experiment was also carried out to study the relationship between roots and seed yield of different barley and oat varieties. It was found that root overproduction probably also occurs in field crops. In the case of oats, plant height, coarse root length and area are statistically significant negative determinants of grain yield. In the case of barley, however, statistically significant negative correlations were found for specific root area and specific root length. Such a pattern may indicate competitive behaviour and a potential tragedy of the commons scenario, where increased resource allocation to roots to compete may have led to a decline in yield.

Plant breeding to date has focused mainly on visible or easily measurable traits, which are mostly present above ground. Regardless of whether or not competition is behind the overproduction of roots, the results suggest that manipulation of root traits could lead to increased yields, which would be of great help in keeping up with the ever-increasing demand for food.

## **Tänuavaldused**

Soovin tänada oma juhendajat Susanna Vainu, kes oli alati kättesaadav ja toetav, aidates mind lõputöö kirjutamise vältel. Lisaks tänan Kristjan Zobelit, kes aitas nõuannete ning vormistamisega ja Wiljar Lobjakat abi eest proovide võtmisel. Samuti soovin tänada Anneli ning Marie Annusveri korrektuurilise abi eest.

## Kasutatud allikad

- Alakukku, L. (2000). Effects of crop rotation with perennial crops on macroporosity of a clay soil. *Effects of crop rotation with perennial crops on macroporosity of a clay soil.*, 38, 89–98.
- Anten, N. P., & Vermeulen, P. J. (2016). Tragedies and crops: Understanding natural selection to improve cropping systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(6), 429–439.
- Apaloo, J., Brown, J. S., & Vincent, T. L. (2009). Evolutionary game theory: ESS, convergence stability, and NIS. *Evolutionary Ecology Research*, 11(4), 489–515.
- Augner, M., Fagerström, T., & Tuomi, J. (1991). Competition, defense and games between plants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(4), 231–234.
- Axelrod, R., & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *science*, 211(4489), 1390–1396.
- Badr, A., M, K., Sch, R., Rabey, H. E., Effgen, S., Ibrahim, H. H., Pozzi, C., Rohde, W., & Salamini, F. (2000). On the Origin and Domestication History of Barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution*, 17(4), 499–510.
- Ballaré, C., Scopel, A., & Sánchez, R. (1991). Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: Effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell & Environment*, 14(1), 57–65.
- Baskar, K., Sudha, V., & Jayakumar, M. (2017). Effect of pesticides on pollinators. *Ecol. Environ. Sci*, 2, 00052.
- Basso, B., Cammarano, D., & Carfagna, E. (2013). Review of crop yield forecasting methods and early warning systems. *Proceedings of the first meeting of the scientific advisory*

*committee of the global strategy to improve agricultural and rural statistics, FAO Headquarters, Rome, Italy, 41.*

Beketov, M. A., Kefford, B. J., Schäfer, R. B., & Liess, M. (2013). Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 110*(27), 11039–11043.

Bellini, C., Pacurar, D. I., & Perrone, I. (2014). Adventitious roots and lateral roots: Similarities and differences. *Annual review of plant biology, 65*, 639–666.

Berny, P. (2007). Pesticides and the intoxication of wild animals. *Journal of veterinary pharmacology and therapeutics, 30*(2), 93–100.

Bolinder, M. A., Angers, D. A., & Dubuc, J. P. (1997). Estimating shoot to root ratios and annual carbon inputs in soils for cereal crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 63*(1), 61–66.

Boyd, R. (1989). Mistakes allow evolutionary stability in the repeated prisoner's dilemma game. *Journal of theoretical Biology, 136*(1), 47–56.

Brown, J. S. (2001). Ngongas and ecology: On having a worldview. *Oikos, 94*(1), 6–16.

Cabal, C., Martínez-García, R., de Castro Aguilar, A., Valladares, F., & Pacala, S. W. (2020). The exploitative segregation of plant roots. *Science, 370*(6521), 1197–1199.

Cahill, J. F., McNickle, G. G., Haag, J. J., Lamb, E. G., Nyanumba, S. M., & Clair, C. C. S. (2010). Plants integrate information about nutrients and neighbors. *Science, 328*(5986), 1657–1657.

Caldwell, M. M. (1979). Root Structure: The Considerable Cost of Belowground Function. O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, & P. H. Raven (Toim), *Topics in Plant Population Biology* (lk 408–427). Macmillan Education UK.

- Campbell, C., & De Jong, R. (2001). Root-to-straw ratios-influence of moisture and rate of N fertilizer. *Canadian Journal of Soil Science*, 81(1), 39–43.
- Casper, B. B., & Jackson, R. B. (1997). Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 545–570.
- Chen, B. J., During, H. J., Vermeulen, P. J., de Kroon, H., Poorter, H., & Anten, N. P. (2015). Corrections for rooting volume and plant size reveal negative effects of neighbour presence on root allocation in pea. *Functional Ecology*, 29(11), 1383–1391.
- Denison, R. F., Kiers, E. T., & West, S. A. (2003). Darwinian agriculture: When can humans find solutions beyond the reach of natural selection? *The quarterly review of biology*, 78(2), 145–168.
- Diamond, J. (1998). *Guns, germs and steel*. London, Vintage. The Random House Group Limited. 480p.
- Donald, C. (1958). The interaction of competition for light and for nutrients. *Australian Journal of Agricultural Research*, 9(4), 421–435.
- Donald, C., & CM, D. (1981). *Competitive plants, communal plants, and yield in wheat crops*.
- Donald, C. t. (1968). The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, 17(3), 385–403.
- Dugatkin, L. A. (1991). Dynamics of the TIT FOR TAT strategy during predator inspection in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(2), 127–132.
- Dybzinski, R., Farrior, C., Wolf, A., Reich, P. B., & Pacala, S. W. (2011). Evolutionarily stable strategy carbon allocation to foliage, wood, and fine roots in trees competing for light and nitrogen: An analytically tractable, individual-based model and quantitative comparisons to data. *The American Naturalist*, 177(2), 153–166.
- El-Fouly, M. (2001). Quality of foliar fertilizers. *International Symposium on Foliar Nutrition of Perennial Fruit Plants 594*, 277–281.

- Falik, O., de Kroon, H., & Novoplansky, A. (2006). Physiologically-mediated self/non-self root discrimination in *Trifolium repens* has mixed effects on plant performance. *Plant signaling & behavior*, *1*(3), 116–121.
- Falster, D. S., & Westoby, M. (2003). Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(7), 337–343.
- Fang, S., Clark, R. T., Zheng, Y., Iyer-Pascuzzi, A. S., Weitz, J. S., Kochian, L. V., Edelsbrunner, H., Liao, H., & Benfey, P. N. (2013). Genotypic recognition and spatial responses by rice roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(7), 2670–2675.
- Fischer, R. A., Byerlee, D., & Edmeades, G. (2014). Crop yields and global food security: Will yield increase continue to feed the world? ACIAR Monograph No. 158. Australian Centre for International Agricultural Research. *Canberra*.
- Gahoonia, T. S., & Nielsen, N. E. (2004). Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field. *Plant and Soil*, *262*(1), 55–62.
- Gahoonia, T. S., Nielsen, N. E., Joshi, P. A., & Jahoor, A. (2001). A root hairless barley mutant for elucidating genetic of root hairs and phosphorus uptake. *Plant and Soil*, *235*(2), 211–219.
- Gersani, M., Brown, J. S., O'Brien, E. E., Maina, G. M., & Abramsky, Z. (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, *89*(4), 660–669.
- Givnish, T. J. (1982). On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*, *120*(3), 353–381.
- Grando, S., & Ceccarelli, S. (1995). Seminal root morphology and coleoptile length in wild (*Hordeum vulgare* ssp. *Spontaneum*) and cultivated (*Hordeum vulgare* ssp. *Vulgare*) barley. *Euphytica*, *86*(1), 73–80.

- Grime, J. P. (2006). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons.
- Hansson, A., & Steen, E. (1992). Root growth of daily irrigated and fertilized barley investigated with ingrowth cores, soil cores and minirhizotrons. *Swedish Journal of Agricultural Research (Sweden)*.
- Hansson, A.-C., Pettersson, R., & Paustian, K. (1987). Shoot and root production and nitrogen uptake in barley, with and without nitrogen fertilization. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 158(3), 163–171.
- Hess, L., & De Kroon, H. (2007). Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. *Journal of Ecology*, 95(2), 241–251.
- Hintze, A., Staudacher, J., Gelhar, K., Pothmann, A., Rasch, J., & Wildegger, D. (2020). Group-level selection avoids the tragedy of the commons. *arXiv preprint arXiv:2004.11124*.
- Hoad, S. P., Russell, G., Lucas, M. E., & Bingham, I. J. (2001). *The management of wheat, barley, and oat root systems* (Kd 74, lk 193–246). Academic Press.
- Hockett, E. A. (1986). Relationship of adventitious roots and agronomic characteristics in barley. *Canadian Journal of Plant Science*, 66(2), 257–280.
- Huygens, D., Saveyn, H., Tonini, D., Eder, P., & Delgado Sancho, L. (2019). Technical proposals for selected new fertilising materials under the Fertilising Products Regulation (Regulation (EU) 2019/1009): Process and quality criteria, and assessment of environmental and market impacts for precipitated phosphate salts & derivatives, thermal oxidation materials & derivatives and pyrolysis & gasification materials. *Publications Office of the European Union*.



- Isenring, R. (2010). Pesticides and the loss of biodiversity. *Pesticide Action Network Europe, London, 26*.
- Kaer. (s.a.). [Entsüklopeedia]. Eesti Entsüklopeedia. Salvestatud 20. mai 2021, <http://entsyklopeedia.ee/artikkel/kaer3>
- Kapka-Skrzypczak, L., Cyranka, M., Skrzypczak, M., & Kruszewski, M. (2011). Biomonitoring and biomarkers of organophosphate pesticides exposure-state of the art. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine, 18*(2).
- Karban, R. (2008). Plant behaviour and communication. *Ecology Letters, 11*(7), 727–739.
- Kaspar, T., & Bland, W. L. (1992). Soil temperature and root growth. *Soil Science, 154*(4), 290–299.
- Khush, G. S. (2001). Green revolution: The way forward. *Nature Reviews Genetics, 2*(10), 815–822.
- Kiær, L. P., Weisbach, A. N., & Weiner, J. (2013). Root and shoot competition: A meta-analysis. *Journal of Ecology, 101*(5), 1298–1312.
- Kim, K.-H., Kabir, E., & Jahan, S. A. (2017). Exposure to pesticides and the associated human health effects. *Science of The Total Environment, 575*, 525–535.
- King, D. A. (1990). The adaptive significance of tree height. *The American Naturalist, 135*(6), 809–828.
- Knipfer, T., & Fricke, W. (2011). Water uptake by seminal and adventitious roots in relation to whole-plant water flow in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of experimental botany, 62*(2), 717–733.
- La Torre, A., Battaglia, V., & Caradonia, F. (2016). An overview of the current plant biostimulant legislations in different European Member States. *Journal of the Science of Food and Agriculture, 96*(3), 727–734.

- Lee, E., & Tollenaar, M. (2007). Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Science*, *47*, S-202.
- Lu, P., Jiang, B., & Weiner, J. (2020). *Chapter Three—Crop spatial uniformity, yield and weed suppression* (D. L. Sparks, Toim; Kd 161, lk 117–178). Academic Press.
- Madsen, H. B. (1985). Distribution of spring barley roots in Danish soils, of different texture and under different climatic conditions. *Plant and Soil*, *88*(1), 31–43.
- Mahall, B. E., & Callaway, R. M. (1991). Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *88*(3), 874–876.
- Maina, G. G., Brown, J. S., & Gersani, M. (2002). Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: Avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology*, *160*(2), 235–247.
- Mariotti, M., Masoni, A., Ercoli, L., & Arduini, I. (2009). Above-and below-ground competition between barley, wheat, lupin and vetch in a cereal and legume intercropping system. *Grass and Forage Science*, *64*(4), 401–412.
- McCormack, M. L., & Iversen, C. M. (2019). Physical and Functional Constraints on Viable Belowground Acquisition Strategies. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 1215.
- McNickle, G. G., & Brown, J. S. (2014). An ideal free distribution explains the root production of plants that do not engage in a tragedy of the commons game. *Journal of Ecology*, *102*(4), 963–971.
- McNickle, G. G., & Dybzinski, R. (2013). Game theory and plant ecology. *Ecology Letters*, *16*(4), 545–555.
- Mommer, L., Van Ruijven, J., De Caluwe, H., Smit-Tiekstra, A. E., Wagemaker, C. A., Joop Ouborg, N., Bögemann, G. M., Van Der Weerden, G. M., Berendse, F., & De Kroon, H. (2010). Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: A

- test of vertical niche differentiation among grassland species. *Journal of Ecology*, 98(5), 1117–1127.
- Montazeaud, G., Rousset, F., Fort, F., Violle, C., Fréville, H., & Gandon, S. (2020). Farming plant cooperation in crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1919), 20191290.
- Murphy, G. P., & Dudley, S. A. (2007). Above-and below-ground competition cues elicit independent responses. *Journal of Ecology*, 95(2), 261–272.
- Novoplansky, A. (2019). What plant roots know? *Seminars in cell & developmental biology*, 92, 126–133.
- O'Brien, E. E., Gersani, M., & Brown, J. S. (2005). Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition. *New Phytologist*, 168(2), 401–412.
- Oder. (s.a.). [Entsüklopeedia]. Eesti Entsüklopeedia. Salvestatud 20. mai 2021, <http://entsyklopeedia.ee/artikkel/oder2>
- Oksanen, L. (1990). 20—Predation, Herbivory, and Plant Strategies Along Gradients of Primary Productivity. J. B. Grace & D. Tilman (Toim), *Perspectives on Plant Competition* (lk 445–474). Academic Press.
- Oldroyd, G. E., & Leyser, O. (2020). A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment. *Science*, 368(6486).
- Olsen, J., Kristensen, L., Weiner, J., & Griepentrog, H. (2005). Increased density and spatial uniformity increase weed suppression by spring wheat. *Weed Research*, 45(4), 316–321.
- Oluwole, O., & Cheke, R. A. (2009). Health and environmental impacts of pesticide use practices: A case study of farmers in Ekiti State, Nigeria. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 7(3), 153–163.

- Osborne, M. J. (2004). *An introduction to game theory* (Kd 3). Oxford university press New York.
- Pandey, A. K., Nagpure, N. S., & Trivedi, S. P. (2018). Genotoxicity assessment of pesticide profenofos in freshwater fish *Channa punctatus* (Bloch) using comet assay and random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Chemosphere*, *211*, 316–323.
- European Parliament, Council of the European Union, (2019). Regulation (EU) 2019/1009 of the European Parliament and of the Council of 5 June 2019 laying down rules on the making available on the market of EU fertilising products and amending Regulations (EC) No 1069/2009 and (EC) No 1107/2009 and repealing Regulation (EC) No 2003/2003. *Official Journal of the European Union*, *62*, 1–132.
- Passioura, J. B. (1983). Roots and Drought Resistance. J. F. Stone & W. O. Willis (Toim), *Plant production and management under drought conditions* (Kd 12, lk 265–280). Elsevier.
- Pietola, L., & Alakukku, L. (2005). Root growth dynamics and biomass input by Nordic annual field crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *108*(2), 135–144.
- Reid, D., Weibe, G., & others. (1968). Taxonomy, botany, classification, and world collection. *Barley: Origin, Botany, Culture, Winter Hardiness, Genetics, Utilization & Pests*, 61–84.
- Riechert, S. E., & Hammerstein, P. (1983). Game theory in the ecological context. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *14*(1), 377–409.
- Ryan, M. G., & Yoder, B. J. (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, *47*(4), 235–242.
- Satorre, E. H., & Snaydon, R. W. (1992). A comparison of root and shoot competition between spring cereals and *Avena fatua* L. *Weed Research*, *32*(1), 45–55.

- Schauberger, B., Ben-Ari, T., Makowski, D., Kato, T., Kato, H., & Ciais, P. (2018). Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Scientific Reports*, *8*(1), 16865.
- Schenk, H. J., Callaway, R. M., & Mahall, B. (1999). Spatial root segregation: Are plants territorial? *Advances in ecological research*, *28*, 145–180.
- Schwinning, S., & Weiner, J. (1998). Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, *113*(4), 447–455.
- Semchenko, M., Hutchings, M. J., & John, E. A. (2007). Challenging the tragedy of the commons in root competition: Confounding effects of neighbour presence and substrate volume. *Journal of Ecology*, *95*(2), 252–260.
- Siddique, K., Belford, R., & Tennant, D. (1990). Root: Shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a Mediterranean environment. *Plant and soil*, *121*(1), 89–98.
- Sigmund, K., & Nowak, M. A. (1999). Evolutionary game theory. *Current Biology*, *9*(14), R503–R505.
- Singh, R., De, S., & Belkheir, A. (2013). Avena sativa (Oat), a potential nutraceutical and therapeutic agent: An overview. *Critical reviews in food science and nutrition*, *53*(2), 126–144.
- Snidal, D. (1985). Coordination versus Prisoners' Dilemma: Implications for International Cooperation and Regimes. *The American Political Science Review*, *79*(4), 923–942.
- Soovituslikud külvinormid. (s.a.). Seemneliit. Salvestatud 20. mai 2021, <http://www.seemneliit.ee/soovituslikud-kulvinormid/>
- Székács, A., Mörtl, M., & Darvas, B. (2015). Monitoring pesticide residues in surface and ground water in Hungary: Surveys in 1990–2015. *Journal of Chemistry*, 2015.

- Stewart, D., & McDougall, G. (2014). Oat agriculture, cultivation and breeding targets: Implications for human nutrition and health. *British Journal of Nutrition*, 112(S2), S50–S57.
- Stringfield, G. (1964). Objectives in corn improvement. *Advances in Agronomy* (Kd 16, 1k 101–137). Elsevier.
- Zhang, D.-Y., Sun, G.-J., & Jiang, X.-H. (1999). Donald's ideotype and growth redundancy: A game theoretical analysis. *Field Crops Research*, 61(2), 179–187.
- Zhang, X., Shabala, S., Koutoulis, A., Shabala, L., Johnson, P., Hayes, D., Nichols, D. S., & Zhou, M. (2015). Waterlogging tolerance in barley is associated with faster aerenchyma formation in adventitious roots. *Plant and Soil*, 394(1), 355–372.
- Zhou, X., Jellen, E., & Murphy, J. (1999). Progenitor Germplasm of Domesticated Hexaploid Oat. *Crop science*, 39(4), 1208–1214.
- Zhu, Y.-H., Weiner, J., & Li, F.-M. (2019). Root proliferation in response to neighbouring roots in wheat (*Triticum aestivum*). *Basic and Applied Ecology*, 39, 10–14.
- Zohary, D., Hopf, M., & others. (2000). *Domestication of plants in the Old World: The origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and the Nile Valley*. Oxford University Press.
- Tian, D., Mao, H., Lv, H., Zheng, Y., Peng, C., & Hou, S. (2018). Novel two-tiered approach of ecological risk assessment for pesticide mixtures based on joint effects. *Chemosphere*, 192, 362–371.
- Tilman, D. (2020). *Resource Competition and Community Structure*.(MPB-17), Volume 17. Princeton university press.
- Vincent, T. L., & Brown, J. S. (2005). *Evolutionary game theory, natural selection, and Darwinian dynamics*. Cambridge University Press.

- Weiner, J. (2003). Ecology—the science of agriculture in the 21st century. *The Journal of Agricultural Science*, 141(3–4), 371–377.
- Weiner, Jacob, Andersen, S. B., Wille, W. K.-M., Griepentrog, H. W., & Olsen, J. M. (2010). Evolutionary Agroecology: The potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evolutionary Applications*, 3(5–6), 473–479.
- Weiner, Jacob, Du, Y.-L., Zhang, C., Qin, X.-L., & Li, F.-M. (2017). Evolutionary agroecology: Individual fitness and population yield in wheat (*Triticum aestivum*). *Ecology*, 98(9), 2261–2266.
- Wilson, J. B. (1988). Shoot competition and root competition. *Journal of applied ecology*, 279–296.

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Mihkel Annusver,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Odra- ja kaerataimede juurte toodangu mõju saagikusele“,

mille juhendaja on 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, alates **01.06.2021** 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.

*Mihkel Annusver*

**24.05.2021**