

Tartu Ülikool

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Marian Klaus

Juurte ja hüüfide kasvudünaamika kõdusoometsas

Magistritöö (30 EAP)

Bioloogia ja ökoinnovatsioon eriala

Juhendajad: prof. Ivika Ostonen-Märtin,

Dr. Marili Sell

Tartu 2025

Infoleht

Juurte ja hüüfide kasvudünaamika kõdusoometsas

Peenjuurte ja seenehüüfide kasvudünaamika kujundab tervet mullaökosüsteemi, kuid on sesoonselt ja igapäevaselt muutumises, ning sellist kasvudünaamikat on uuritud väga vähe või üldse mitte. Käesolevas töös mõõdeti ja kirjeldati puittaimede ja alustaimestiku peenjuurte ning seenehüüfide kasvu kõdusoo metsamullas, analüüsiti nende ööpäevast ning sesoonset kasvudünaamikat seoses mullatemperatuuriga. Kasvujuurte ja seenehüüfide kasvudünaamikat mõjutas mullatemperatuur oluliselt, samas 9°C oli piir, millest allapoole aeglustus kasv ja muutus ööpäevane dünaamika. Alustaimestiku peenjuurestiku kasvu mõõdeti ka külmadel talvekuudel. Nii seenehüüfidel kui puittaimede kasvujuurtel esines ööpäevane rütm, kus seenehüüfide aeglasem kasv eristus välja öösel ja hommikul, kui kasvujuurte madalaim kasvukiirus oli pärastlõunal.

Märksõnad: peenjuured, kasvukiirus, hüüfid, produktsioon, käive, mullatemperatuur, skanner, RootPainter, WinRHIZO Tron

CERCS teadusala kood: B270 Taimeökoloogia

Growth dynamics of roots and fungal hyphae in drained peatland forest

The growth dynamics of fine roots and fungal hyphae shape the entire soil ecosystem, yet they are hardly or not at all studied on a seasonal and daily basis. The aim of this thesis was to measure and describe the seasonal and diurnal growth patterns of fine roots of understorey and woody plants, and of fungal hyphae in a drained peatland forest soil, in relation to soil temperature. The results showed a positive effect of soil temperature on the growth dynamics of both fine roots and hyphae. Notably, the understorey vegetation roots were observed to also grow during cool winter months. Both the fungal hyphae and fine roots of woody plants exhibited a diurnal growth rhythm: fungal hyphae grew the slowest during the night and morning, while the slowest elongation rates of fine roots occurred in the afternoon.

Keywords: fine roots, elongation rate, hyphae, production, turnover, soil temperature, scanner, RootPainter, WinRHIZO Tron

CERCS research field code: B270 Plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Teoreetiline ülevaade	6
1.1. Okaspuude maa-alune osa.....	6
1.1.1. Peenjuurte klassifikatsioon ja olulisus.....	6
1.1.2. Peenjuurte kasvudünaamika.....	8
1.1.2.1. Kasvukiirus.....	11
1.1.2.2. Ööpäevane kasvudünaamika.....	11
1.2. Alustaimestiku maa-alune osa.....	12
1.3. Seenehüüfid ja risomorfid mullas.....	13
1.4. Juuri ja hüüfe mõjutavad keskkonnategurid.....	16
1.4.1. Abiootilised tegurid.....	17
1.4.2. Biootilised tegurid.....	20
1.5. Juurte ja hüüfide kasvu uurimismeetodid.....	22
2. Materjal ja meetodika	24
2.1. Katseala ja eksperimendi ülesehitus.....	24
2.2. Pildianalüüsid ja meetodika.....	26
2.3. Mudelite treenimine.....	29
2.4. Statistiline analüüs.....	30
2.5. Töö autori roll.....	31
3. Tulemused	32
3.1. Sügisene mullatemperatuur.....	32
3.2. Kasvujuurte sügisene kasvudünaamika.....	32
3.2.1. Ööpäevane kasvudünaamika.....	36
3.3. Hüüfide kasvudünaamika.....	39
3.3.1. Ööpäevane kasvudünaamika.....	45
3.4. Alustaimestiku juurte kasvudünaamika kirjeldus.....	46
3.5. Juurekasvu mõõtmistäpsus.....	47
4. Arutelu	50
4.1. Juurte kasvudünaamika.....	50
4.2. Hüüfide kasvudünaamika.....	53
4.3. Juurekasvu mõõtmistäpsus.....	55
Kokkuvõte	56
Summary	58
Tänuavaldused	60
Kasutatud kirjandus	61
Lisa 1. Juurte nummerdused skanneritel	80
Lisa 2. Juurte sügisene kasvudünaamika	81

Sissejuhatus

Ökosüsteemide maa-alune osa on mullas peidus ja talituslikult väga kompleksne ja läbipõimunud. Seetõttu on meil katkendlikke teadmisi, kui palju on mullas näiteks puittaimede juuri või milline on mikroobikoosluse struktuur ja koostis. Veelgi vähem on teada toiduahelate talitlusest ja interaktsioonidest. Näiteks IPCC hinnangul on maismaa ökosüsteemide maa-aluste süsinikuvoogude hinnangud kõige suurema ebamäärasusega (Canadell *et al.*, 2021). Peenjuured, moodustades parasvöötme metsades umbes 4,5% kogu juurestiku biomassist (Brunner & Godbold, 2007), on kõige olulisemad komponendid metsaökosüsteemide maa-aluses süsinikuvoos (Finér *et al.*, 2011; Kleja *et al.*, 2008). Puude peenjuured on lühiealised ning nende kaudu liigub mulda oluline osa orgaanilistest süsinikühenditest. Näiteks võib peenjuurtesse minna kuni 75% metsade netoprimaarproduktioonist (Finér *et al.*, 2011; Fogel, 1985), sellest omakorda võib maksimaalselt kuni 50% minna mullas elavate seenehüüfide kasvuks (Hawkins *et al.*, 2023). Seenehüüfide kasvudünaamikast teatakse aga veelgi vähem (Money, 2022) ning kogu juurestiku ja juurtega seonduvate organismide ökosüsteemi kasvudünaamika on teadmata. Siiski on maa-alused interaktsioonid olulised, näiteks mõjutavad suhted peenjuurte ja mullakeskkonna vahel taimede kasvu, aga ka liikidevahelisi maa-aluseid suhteid ning tagavad taimede kohanemise keskkonnamuutustega (McCormack *et al.*, 2014). Kahjuks on meie praegune arusaam juurte kasvu ja arengu kohta taimede ja keskkonna kontekstis piiratud (Espeleta *et al.*, 2009). Enamasti tehakse juurte mõõtmiseid looduslikes ökosüsteemides harva – tavaliselt kõige sagedamini igakuiselt (Ostonen *et al.*, 2005), kuid vähestes uurimustes ka iganädalaselt või igapäevaselt (Sell *et al.*, 2022), samas kui ööpäevased mõõtmised on peaaegu olematud, olenemata nende olulisusest. Ööpäevased mõõtmised annavad võimaluse uurida taimede vahetuid reaktsioone kiiresti muutuvatele keskkonnateguritele (Walter *et al.*, 2002), kuid on metodoloogiliselt raskendatud. Peamised takistused on näiteks automatiseeritud pildistamise jaoks vajalike ressursside puudumine, kõrge resolutsiooni vajadus ja korduvmõõtmiste kulukus (Nair *et al.*, 2023).

Töö eesmärk on mõõta ja kirjeldada puittaimede ja alustaimestikupeenjuurte ning seenehüüfide kasvu kõdusoo metsamullas ning analüüsida nende sesoonset ja ööpäevast kasvudünaamikat. Lisaks analüüsitakse juurte ja hüüfide kasvudünaamikate seost mullatemperatuuriga. Töö hüpoteesid on järgnevad:

- 1) Kasvujuurte kasvukiirus sõltub juure suurusest ja mullatemperatuurist.
- 2) Puittaimedepeenjuurte kasv aeglustub kui mullatemperatuur langeb alla 9°C ning seiskub temperatuuril 2–5°C.
- 3) Puittaimede kasvujuurte kasvul on ööpäevane rütm.
- 4) Sarnaselt juurtele on seenehüüfide kasvul ööpäevane rütm.
- 5) Mullatemperatuuri langus alla 9°C aeglustab seenehüüfide kasvu.
- 6) Seenehüüfide käive on kõrgem soojemas mullas.

1. Teoreetiline ülevaade

1.1. Okaspuude maa-alune osa

Puittaimede maa-aluse osa moodustavad kannust lähtuvad jämedad juured ja nendest hargnevad peenemad juured. Juurte diameetri alusel kategoriseerimine on olnud valdav juba väga pikka aega (Freshet *et al.*, 2021), jagades juured läbimõõdu alusel kaheks – peenjuured (<2 mm) ja jämedad juured (>2 mm). Jämedad juured on pikaealised, võides elada sama kaua kui puu ise. Nende peamine ülesanne on ankurdada puu stabiilselt mulda, transportida vett ja mineraalaineid maapealsetesse osadesse ning fotosünteesis seotud orgaanilisi süsinikuühendeid maa-alustesse osadesse. Harilikul kuusel moodustavad jämedad juured juurestiku massist üle 95% (Ostonen *et al.*, 2005). Käesolevas töös keskendutakse ainult peenetele ehk <2 mm läbimõõduga juurtele.

1.1.1. Peenjuurte klassifikatsioon ja olulisus

Peenjuuri saab jagada funktsionaalsuse järgi kolmeks – juhtejuured, kasvajuured ning imijuured. Imi- ja kasvajuured on primaarse ehitusega. Imijuured on lühikesed ja aeglase kasvuga, neil esineb imavate omadustega esikoor. Imijuured on enamasti ektomükoriissed, seetõttu ka tõmbi tipuga, ja peenemad kui 0,5 mm. Nende peamine talituslik ülesanne on mineraalainete ja vee omastamine (Persson, 1992). Kasvajuured on imijuurtega võrreldes pikad, kiirekasvulised ja teravatipulised. Nende peamine ülesanne on juurestiku laiendamine (Zadworny & Eissenstat, 2011). Kasvajuured puituvad basaalses osas ning nendest kujunevad sekundaarse ehitusega juhtejuured. Juhtejuured on pikad, puitunud ja pikaealised ning nende peamine funktsioon on toitainete transport. Käesolevas töös jälgitakse puittaimede peenjuurtest peamiselt kasvajuurte kasvudünaamikat ning kirjeldatakse ka alustaimestiku juurte kasvu.

Juurte kasvu mõistmiseks on oluline alustada juurte anatoomiast. Juurte ehituses eristatakse peamiselt järgnevaid funktsionaalseid tsoone: külgsuurte vööde, kus moodustuvad külgsuurte; diferentseerumis- ehk imavvööde, kus kujunevad püsikoed ja võivad tekkida ka juurekarvad; kasvu- ehk pikenemisevööde, kus toimub rakkude kiire kasv (Baluska *et al.*, 1996) ning juure tipus asetsev kasvukuhik (Wilkins, 1976). Juurekarvad on spetsiaalselt modifitseerunud epidermi rakud, mille eesmärk on suurendada juure imavat pinda, tungides mullapooridesse, kuhu juur ise ei mahu (Eissenstat & Yanai, 1997). Kasvukuhik asub juure tipus, seal paiknevad initsiaalrakud, mis poolduvad ja on kaetud teravatipulise juurekübaraga. Juurekübara funktsioonid on näiteks keskkonnaparametrite

tuvastamine, kasvusuunda kontrollivate ja reguleerivate ühendite tootmine ja transport ning rakkude jagunemise kiiruse regulatsioon (Wilkins, 1976).

Juurtel on kahte tüüpi kasvu: esi- ja teiskav. Juurte esikasvuks nimetatakse juurte pikkuskasvu ehk kasvu näiteks apikaalse meristeemi varalt (Freschet *et al.*, 2021). Kusjuures apikaalse meristeemi suurus mõjutab juure apikaaldiameetrit ehk juuretipu diameetrit (Barlow & Rathfelder, 1984), mis omakorda mõjutab juure kasvuaja pikkust ja eluiga (Cahn *et al.*, 1989; Eissenstat *et al.*, 2000). Kasvujuurte aastane esikasv võib ulatuda kümnetesse sentimeetritesse. Aeglase kasvuga kasvujuured on lühemad ja peenemad, tavaliselt läbimõõduga 1–2 mm. Esikoor on lühiealine, muutub pruuniks ja sureb, esinedes elusana ainult juure tipus. Peale kasvujuurte esikasvu lõppu on kogu aastakasvu ulatuses esikoor surnud (Saljajev, 1957, viidatud Ostonen, 1997 kaudu). Teiskasv on kasv lateraalsete meristeemide varalt ehk juure jämeduskasv, mida iseloomustab juure diameeter (Svolacchia *et al.*, 2020). Puude kasvujuurte parameetrid (näiteks diameeter, pikkus ja kasvukiirus) võivad liigisisest oluliselt varieeruda. Hariliku kuuse juurte kasvufaasis võib juuretipu meristeem pikeneda kuni 20 cm-ni ja diameeter laieneda üle 3 mm (Puhe, 2003).

Hariliku kuuse pikkadel lateraaljuurtel, sealhulgas kasvujuurte pikkuskasvul, esineb apikaaldominants (Puhe, 2003). See on nähtus, kus peajuure kasv pärssib külgmiste juurte teket (Zhang & Hasenstein, 1999). Juure apikaaldominantsi saab võrrelda paremini tuntud nähtuse – võrsete apikaaldominantsiga, kus mõlemal juhul pärssib aktiivselt kasvav taimeosa (juur/võrse) külgmiste organite arengut. Emajuures (*parent root*) olevad auksiini ja tsütokiniini kontsentratsioonid kontrollivad arvatavasti külgjuurte produktsiooni, mistõttu võivad need hormoonid reguleerida ka juure apikaaldominantsi (Aloni *et al.*, 2006). Näiteks kui primaarse juure tipp eemaldada, muutub üks või mitu külgjuurt domineerivaks ning nende juurte tipud võivad hakata tootma rohkem tsütokiniini (Forsyth *et al.*, Van Staden, 1981). Tsütokiniin võimaldab aktiivselt kasvava peajuure maksimaalset arengut, aeglustades samal ajal külgjuurte initsieerimist. Külgjuurte samaaegne areng vähendaks peajuurele allokeeritavaid ressursse, sest enamasti pole taimel võimekust panustada kõigi juurte maksimaalsesse kasvu. Ökoloogilisel tasandil võib apikaaldominants anda eelise spetsiifilistele juurtele, et domineeriv juur jõuaks sügavamale mulda, et sealt enne kuiva perioodi rohkem vett omastada (Aloni *et al.*, 2006).

Juurte produktsioon on kvantitatiivselt oluline, ületades paljudes ökosüsteemides maapealset tootlikkust (Eissenstat & Yanai, 1997). Peenjuurte produktsioon ja käive moodustavad 22–33% globaalsest netoprimaarproduktsioonist (Jackson *et al.*, 1997; McCormack *et al.*, 2015). Põhjapoolsete metsade taimed allokeerivad märkimisväärse koguse aastasest netoprimaarproduktsioonist peenjuurte ja nendega seotud mükoriisaseente produktsiooniks ja säilitamiseks (Brassard *et al.*, 2009). Juurte produktsioon, käive ja juurte poolt mulda eritatud orgaaniline materjal mängivad olulist rolli juure, mikroorganismide ja mineraalmulla vahelistes interaktsioonides (Rasse *et al.*, 2005), avaldades mõju nii süsiniku ja toitainete ringlusele, vee ja toitainete omandamisele, taimede vahelisele konkurentsile ning ka liikide ellujäämisele ja paljunemisele muutuvates keskkonnatingimustes (Eissenstat & Yanai, 1997). Näiteks koosneb mulla süsinikuvaru peamiselt juurte ja seente päritolu orgaanilisest süsinikust, mis laguneb väga aeglaselt (Rasse *et al.*, 2005). On leitud, et kuusikutes on peenjuurte panus varisesse 130 g C/m² aastas, mis on üks suurimaid võrreldes näiteks kase ja männi metsadega (Hansson *et al.*, 2013a). Kusjuures okaspuud eraldavad peenjuurtele suurema osa fotosüntaasidest kui lehtpuud (Ruess *et al.*, 1996). Lisaks mõjutab peenjuurte elutegevus mullas elavaid mikroobikoosluseid (Brant *et al.*, 2006) ning enamuse (50–70%) stabiilsest mulla orgaanilisest ainest pärineb juurtest ja nendega seotud mikroorganismidest (Clemmensen *et al.*, 2013; Rasse *et al.*, 2005). Seega määravad peenjuurte kasvu teke, ajastus, asukoht ja suremus mullas suure osa maa-alusest süsinikuringest ja jaotusest (Zwetsloot *et al.*, 2019). Näiteks mängib peenjuurte lagunemine metsamulla süsinikuringes olulist rolli (McCormack *et al.*, 2015), sest peenjuurte produktsioon ja käive kontrollivad suurt osa süsinikuvoost taimedest mulda (McCormack *et al.*, 2014). Peenjuurte käibe kvantifitseerimine on oluline metsa süsinikubilansi täpseks hindamiseks ja maa-alustest protsessidest paremaks arusaamiseks, eriti muutuvus kliimas (Eissenstat & Yanai, 1997; Clemmensen *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2017). Samas on peenjuurte kasvudünaamika üks vähim uuritud valdkond metsaökoloogias (Wang *et al.*, 2020).

1.1.2. Peenjuurte kasvudünaamika

Juurekasv avaldub hooajaliste mustritena (Brassard *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2018a) ning juurte kasvukiiruse haripunkti täheldatakse tavaliselt kevadel, teise väiksema kasvupiigiga sügisel (Kienholz, 1934; Wang *et al.*, 2018a). On leitud, et üle 50% aastasest juurte pikkuskasvust toimub esimese kasvupiigi ajal (Hendrick & Pregitzer, 1993). Kiire juurte kasv toimub arvatavasti taime maapealsete osade kasvuks varundatud süsivesikute arvelt, põhjustades potentsiaalselt lõivusuhet taime maapealsete ja -aluste organite kasvu vahel. Selletõttu võib olla juurte kiire kasv ajastatud perioodile, kus on kõrge toitainete ja

vee kättesaadavus (Radville *et al.*, 2016). Suve lõpus või sügise alguses, kui õhutemperatuur on aasta kõrgeim, langeb veesisaldus mullas ning kui mullavesi on taimele raskesti kättesaadav, võib (kasvu) juurte kasv aeglustuda või isegi seiskuda. Kasvuperioodi teisel poolel, kui keskkonnatingimused on stabiilsemad ja algab vihmaperiood, võib juurte kasv uuesti kiirenedada, avaldudes sügise kasvupiigina (Wang *et al.*, 2018b).

Juurte kasv algab, kui mullatemperatuur tõuseb sobiva temperatuurini (Alvarez-Uria & Körner, 2007; Leppälampi-Kujansuu *et al.*, 2014) ning temperatuuri mõju on oluline terve kasvuperioodi vältel (Wang *et al.*, 2018b). On leitud, et okaspuude juurekasv algab, kui mullatemperatuur tõuseb vähemalt 6°C-ni (Alvarez-Uria & Körner, 2007; Lopushinsky & Max, 1990). Madalamatel mullatemperatuuridel moodustavad enamik liike uusi juuri minimaalselt (Alvarez-Uria & Körner, 2007). Näiteks ainult 5% männi seemikutest kasvatasid üle 1 cm pikkuseid uusi juuri temperatuuril, mis oli alla 6°C (Lopushinsky & Max, 1990). Tähelepanuväärne on ka asjaolu, et kõik juured ei reageeri madalatele mullatemperatuuridele samamoodi. Näiteks taluvad kasvujuured madalamat mullatemperatuuri kui imijuured, kasvu seiskumise temperatuurid vastavalt 5,7°C ja 3,9°C (Ding *et al.*, 2020). Hariliku kuuse puhul on täheldatud, et mida madalam on mullatemperatuur, seda hiljem hakkavad kuuse juured kasvama (Vapaavuori *et al.*, 1992). Kuigi madal temperatuur piirab juurekasvu, ei pruugi juured talvel alati olla puhkefaasis, vaid võivad soodsate tingimuste korral kasvu jätkata (Radville *et al.*, 2016).

Juurte kasvukiirus kiireneb märgatavalt, kui mullas on vähemalt 9°C sooja (Alvarez-Uria & Körner, 2007; Kilpeläinen *et al.*, 2019; Lahti *et al.*, 2005; Lopushinsky & Max, 1990; Vapaavuori *et al.*, 1992). Okaspuude juured saavutavad maksimaalse kasvukiiruse temperatuuril 20°C. Kõrgem mullatemperatuur (>21°C) soodustab ka juurte ühtlasemat jaotumist mullakihtide vahel (Lahti *et al.*, 2005; Kilpeläinen *et al.*, 2019). Hariliku kuuse puhul on leitud, et juurte kasvuks optimaalne mullatemperatuur on vahemikus 13–18°C (Lahti *et al.*, 2005; Lyr, 1996). 30°C-ses mullas enamus juurtest ei kasva, kuigi mõndadel männi liikidel on sel temperatuuril juurekasvu täheldatud (Lopushinsky & Max, 1990).

Suvine põud või muud stressi tingimused võivad põhjustada juurte kasvu peatumise ehk puhkeperioodi ka kasvuperioodi vältel (Puhe, 2003). Kui kasvu lõpust on möödunud 8–20 päeva (Hendrick & Pregitzer, 1993), toimub juuretippude korgistumine ja pruunistumine (metakutinisatsioon) aastaajast olenemata (Puhe, 2003). Metakutinisatsiooni ajal on kasvu- ja imijuurte tipp kaetud juure tipumeristeemi kaitsva suberiniseerunud rakkude kihiga, mis peale puhkeperioodi rebeneb, peale juure apikaalse meristeemi aktiveerumist, algatades uuesti juurekasvu (Wilcox, 1968).

Juurte eluiga sõltub parasvöötme metsades juurte moodustumise sesoonist, kus sügisel moodustunud juurte eluiga on pikim (Eissenstat & Yanai, 1997). Näiteks peenjuurte, mis tekkisid kasvuperioodi lõpus, eluiga oli pikem, võrreldes väljaspool intensiivset kasvuperioodi tekkivate juurtega (Leppälamm-Kujansuu *et al.*, 2014). Juurte eluiga on pikem põhjapoolsemas, külmemas keskkonnas, samas kui väiksema diameetri (Eissenstat & Yanai, 1997; Wang *et al.*, 2018a) ja madalama kudede tihedusega juured kipuvad olema lühema elueaga (Eissenstat & Yanai, 1997). King jt (2002) leidsid, et männi peenjuurte keskmine eluiga oli 166 päeva, jämedatel juurtel 194 päeva ja mükoriissetel juurtel 507 päeva.

Juurte elu- ja kasvuaega iseloomustamiseks on erinevaid võimalusi. Thaler ja Pagès (1996) rühmitasid juured eluea eristamiseks kolme kasvuaja gruppi sõltuvalt sellest, mitu päeva juured kasvasid. Umbes $\frac{1}{3}$ juurtest olid lühiajaliselt kasvavad (umbes 20 päeva), enamus juuri olid keskmise kasvuaajaga ja üksikud juured kasvasid terve eksperimendi vältel. King jt (2002) rühmitasid peenjuurte kasvu kolme gruppi vastavalt maapealsete organite fenoloogiale. Esimene periood oli märtsi lõpust augustini, mida iseloomustas peenjuurte kasv enne okaste kasvu. Teine periood oli oktoobrist novembrini kui teise aasta okkad varisesid ning kolmas periood veebruari algusest aprilli alguseni kui keskkonnatingimused soodustasid fotosünteesi, kuid võrsete kasv oli minimaalne.

Niinemets ja Ostonen (2020) kirjeldavad peenjuurte vananemise dünaamikat ja iseärasusi võrreldes võrsete ja lehtedega. Peenjuurte vananemist hinnatakse tavaliselt visuaalselt – aktiivne noor juur on tavaliselt valge värvusega muutudes vananedes järjest pruunimaks kuni suremisel mustaks. Mükoriisete juuretippude vananemise hindamine on aga raskendatud mükoriisete seeneliikide eripärade tõttu, sest juuretippud on seenehüüfidega kaetud ning juurte pruunistumine ei paista välja. Mükoriisete juuretippude värvus erineb sõltuvalt seeneliigist ja see ei pruugi juure vananedes alati muutuda. Surnud juurte lagunemine on tavaliselt väga aeglane, sest juured sisaldavad raskesti lagunevaid ühendeid, nagu ligniin ja tanniinid, mistõttu juurte varise stabiilsus on suur, tagades ka mulla orgaanilise aine ning selles seotud lämmastiku varude stabiilsuse. Juurtest pärit mulla orgaaniline aine laguneb aeglasemalt kui lehevaris ning stabiliseerib seetõttu koos sümbiootiliste mikroorganismidega mulla lämmastiku varu, vältides lämmastiku leostumist mullaprofiilist (Adamczyk *et al.*, 2019). Lämmastiku säilimine mullas tagab vajaliku ressursi uute juurte produktsiooniks. Juurte varustamist lämmastikuga soodustavad ka mükoriisaseened.

1.1.2.1. Kasvukiirus

Juurekasv on n-ö võtmeprotsess, mis annab alguse kogu juurestiku arengule (Jourdan & Rey, 1997). Hariliku kuuse peamised mulla pindmises kihis kasvavad kasvujuured saavutavad maksimaalse pikkuskasvu kasvukiiruse 0,7–0,8 meetrit aastas, keskmiselt 0,2–0,4 meetrit aastas (Hilf, 1927, viidatud Puhe, 2003 kaudu). Eestis on leitud, et 40-aastases kuusikus on ühe kasvujuure juurdekasv maksimaalselt 77 cm aastas (Löhmus *et al.*, 1986, viidatud Ostonen, 1997 kaudu). Juurte kasvukiirus ja kasvu ajastus on dünaamilised, varieerudes ka juurestiku siseselt. Eksperiment musta kuuse ja hariliku haavaga näitas, et vähemalt 10–20% kasvujuurtest lõpetavad kasvamise iga nädal, millest 2–5% jätkavad kasvu järgmisel nädalal (Tryon & Chapin, 1983). Lisaks on leitud, et juure pikkuskasv ja kasvukiirus on korrelatsioonis juure diameetriga (Coutts, 1987; Pages, 1995; Wilcox, 1968), kus suurema läbimõõduga juurtel on kiirem kasvukiirus (Cahn *et al.*, 1989) ja pikem kogupikkus (King *et al.*, 2002). Apikaaldiameetri vähenemine on alati seotud juure kasvukiiruse vähenemisega – lühiealiste juurte apikaaldiameeter ja kasvukiirus langevad järsult ja juur lõpetab kasvu kui tema diameeter langeb 0,2–0,3 mm-ni (Thaler & Pagès, 1996). Samas on ka leitud, et sama diameetriklassiga kasvujuurtel on erinevad kasvukiirused, peegeldades erinevust füsioloogilises aktiivsuses (Mao *et al.*, 2013). Hariliku kuuse juure pikkuskasv on tundlik põuastressi suhtes, mille käigus juurte kasvukiirus võib viiepäevase põuaperioodi jooksul väheneda kolmelt millimeetrilt päevas ühe millimeetrini päevas (Nordborg & Welander, 2001).

1.1.2.2. Ööpäevane kasvudünaamika

Sagedased mõõtmised on olulised taimede maapealsete ja -aluste osade ööpäevase rütmi analüüsimiseks (Walter & Schurr, 2005). Tihe mõõtmisagedus aitab mõista toitainete ringlust ja mikroobide vahelisi suhteid mulla ökosüsteemis (Iversen & O'Brien, 2010), mis omakorda mõjutavad juure risosfääri ning seeläbi kogu taime (Paterson & Mwafurirwa, 2020). Enamus uuringutest mõõdavad juurekasvu päevase kasvukiirusena (Wang *et al.*, 2018a; Thaler & Pagès, 1996; Brown *et al.*, 1991; Ding *et al.*, 2020; Mao *et al.*, 2013; Steele *et al.*, 1997; Vargas & Allen, 2008), või veel harvemini (Tryon & Chapin, 1983; Iivonen *et al.*, 2001; Hendricks *et al.*, 2006). Seega on andmed juurte ööpäevasest kasvudünaamikast kesised, kuid üksikute liikide peal näiteid on. Näiteks eukalüpti liikidel ning suhkruvahtral on täheldatud kasvujuurte kiiremat pikkuskasvu pigem öösel kui päeval (Halter *et al.*, 1996; Webb, 1976). Krüsanteemi perekonna taimedel leiti, et ööpäevane kasvudünaamika sõltub mullatemperatuurist – kui öö on soojem kui päev, kasvavad juured kiiremini öösel, samas kui öö oli päevast külmem, kasvasid juured öösel

minimaalselt (Kaufmann *et al.*, 2000). Samamoodi oli sorgo kasvukiirus päeval kõrgem (0,3–0,4 mm/h) kui öösel (0,1–0,2 mm/h), juhul kui päevane temperatuur oli ööst 5°C võrra kõrgem. Kui temperatuur ööpäevaselt ei erinenud, oli kasvukiirus konstantselt 0,28–0,38 mm/h (Iijima *et al.*, 1998). Käesoleva töö autori teadmiste kohaselt puuduvad uurimused hariliku kuuse ööpäevase kasvudünaamika kohta täielikult.

1.2. Alustaimestiku maa-alune osa

Sarnaselt okaspuudele on ka alustaimestiku juurestiku kasv sesoonne (Atucha *et al.*, 2021) ning temperatuurist sõltuv (Abbott & Gough, 1987). Näiteks 40% kogu aastasest jõhvika juurte produktsioonist toimus juuli keskpaigast septembri alguseni, kasvupiik oli septembri lõpus, mil moodustus 30% aastasest juurte produktsioonist (Atucha *et al.*, 2021). Mustika puhul on optimaalseks mullatemperatuuriks täheldatud 14–18°C, väljaspool mida juurekasv aeglustub (Abbott & Gough, 1987). Samas on märgitud, et alustaimestiku juured võivad kasvada kuni jaanuari esimese nädalani (Atucha *et al.*, 2021). Kanarbikuliste juurtel on täheldatud rohkem juuri soojemas ja kuivemas turbas, võrreldes külmema ja niiskema turbaga (Defrenne *et al.*, 2021). Alustaimestiku näiteks hariliku mustika (*Vaccinium myrtillus* L.) mükoriissed juuretipud omastavad olulise osa veest ja mineraalainetest (Hansson *et al.*, 2013b).

Enamus alustaimestiku juurte produktsioonist toimub ülemises 5 cm mullakihis ning alla 20 cm sügavusel enam uute juurte produktsiooni ei tuvastatud (Atucha *et al.*, 2021). Mustika puhul moodustavad peenjuured 3–10% ja risoomid 54–81% kogu taime biomassist (Frolov *et al.*, 2022). Atucha jt (2021) leidsid, et alustaimestiku imijuurte (1–3 järku juurte) diameeter oli 0,05–0,1 mm ning juhtejuurte (7. järku) oma 0,3–0,6 mm. Alla 0,5 millimeetrise diameetriga alustaimestiku juurte elueaks on mõõdetud 909–916 päeva ning käibeks 0,40–0,41 aastas, mis on sarnane sama diameetriga (<0,5 mm) puittaimede juurte käibe ja elueale (Hansson *et al.*, 2013b). Lisaks ei erine alustaimestiku juurte eluiga metsatüübiti (Hansson *et al.*, 2013b). Võrreldes puittaimedega on alustaimestiku juurte vananemise visuaalne hindamine veel rohkem raskendatud, sest mõned alustaimestiku juured jäävad ka vananedes valgeks (Hansson *et al.*, 2013b).

Alustaimestikul on tähtis osa metsaökosüsteemis (Nilsson & Wardle, 2005), mõjutades juurtega seotud mikroobide mitmekesisust ja koosluse struktuuri, tugevdades positiivseid interaktsioone bakterite ja seente koosluste vahel (Che *et al.*, 2023). Alustaimestiku juurte kiire käive viitab sellele, et nad toodavad märkimisväärse osa aastasest varisest, mis omakorda mõjutab kogu ökosüsteemi toitainete omastamist ja aastast aineriinget mullas

(Nilsson & Wardle, 2005). Olenemata tähtsast rollist ökosüsteemis (Che *et al.*, 2023) on alustaimestiku kasvudünaamikat metsaökosüsteemides vähe uuritud. Näiteks analüüsisid Hansson jt (2013b) alustaimestiku kasvu neljal järjestikusel aastal aprillist novembrini, kus juuri pildistati minirisotronega vaid 2–6 korda kasvuperioodil. Defrenne jt (2021) tegid alustaimestiku mõõtmiseid igal nädalal või iga kahe nädala tagant kahe aasta vältel, kasutades samuti minirisotrone. Sagedasemad mõõtmised avaksid laiemaid analüüsivõimalusi alustaimestiku päevase ja ööpäevase kasvudünaamika kohta ning võimaldaksid seostada maa-alust kasvudünaamikat taimede maapealsete osade talitlemisega ning kogu ökosüsteemi aineriingega. Ööpäevased mõõtmised võimaldavad uurida taimede vahetuid reaktsioone kiiresti muutuvatele või ööpäevase varieeruvusega keskkonnateguritele, näiteks nagu mullatemperatuur mulla pindmistest kihtides (Walter *et al.*, 2002).

1.3. Seenehüüfid ja risomorfid mullas

Seenehüüfid ehk seeneniidid on seene kasvuorganid, mis moodustavad seeneniidistiku. Mõned liigid tekitavad rööpseid seeneniitide kimpe ehk risomorfe, mis meenutavad nõõritaolist struktuuri, on paksemad kui seenehüüfid ning juhivad toitaineid. Seeneniidistik moodustab olulise osa kogu mulla orgaanilisest ainest (Godbold *et al.*, 2006). Mõned seened moodustavad taimede juurtega sümbioosi, mida kutsutakse mükoriisaks. Taim saab seenelt vett ja toitaineid ning seen taimelt näiteks süsinikku. Taimedel on esinenud mükoriisne sümbioos isegi enne juurte evolutsiooni. On pakutud välja hüpotees, et juured evolutsioneerusid risoomidest, et mükoriissetele seentele sobivamat elukohta pakkuda (Brundrett, 2002). Tänapäeval omavad ligikaudu 92% kõikidest taimedest mükoriisset sümbioosi, mistõttu on mükoriissed seenehüüfid tihedalt seotud taimede juurte kasvudünaamikaga. Nendest 72% on arbuskulaar-mükoriissed (AM) ja vaid 2% ektomükoriissed (EcM) (Brundrett & Tedersoo, 2018). Ektomükoriisa esineb eelkõige boreaalsete ja parasvöötme metsade puittaimedel. Eesti okaspuudest on näiteks hariliku kuuse ning hariliku männi imijuured ektomükoriissed (Rosinger *et al.*, 2018). Ektomükoriisa puhul tungivad hüüfid juure esikoore rakkude vahele erinevalt näiteks arbuskulaarsest mükoriisast, mis moodustab seenstruktuure ka taimerakkude sees. Seeneniidistik mõjutab juure edasist arengut. Näiteks pidurdab ektomükoriisne sümbioos taime juurte pikkuskasvu ja pärsib juurekarvade teket.

Taimed allokeerivad mükoriissetele seentele keskmiselt 3–13%, maksimaalselt kuni 50% oma aastasest netoprimaarproduktioonist (Hawkins *et al.*, 2023). Mükoriissed seened kasutavad taimedelt saadud resursse, et kasvada ja hüüfe moodustada (Hawkins *et al.*, 2023) luues sellega kriitilise süsiniku silla taimede juurte ja mulla vahel (Allen & Kitajima, 2013). Igal aastal liigub läbi taime mükoriisses seeneniidistikus salvestatud süsinikuvarusse ligikaudu 13 Gt CO₂-te (Hawkins *et al.*, 2023).

Kirjanduses on leitud, et risomorfid ja hüüfid arenevad tõenäoliselt ühtemoodi (Pritchard *et al.*, 2008). Sarnasusi arengus on täheldatud ka juurtega – risomorfi tipp on kaetud limaste hüüfidega, mis meenutab taimede juurekübarat, viidates sarnastele funktsioonidele, näiteks kaitsefunktsioon. Kuigi risomorfidel ei esine meristeemset struktuuri, vastutab subapikaalne kasv vähemalt osaliselt risomorfi pikenemise eest (Yafetto *et al.*, 2009).

Hüüfide ja risomorfide kasvudünaamika erineb kasvuperioodi vältel. Hüüfide pikkus on tavaliselt madalam suvel, kui muld on kuivem, ja fluktueerub kõige rohkem niisketil kasvuperioodi kuudel (Hunt & Fogel, 1983). Niiskel ajal, näiteks sügisel vihmaperioodil, on täheldatud ka hüüfide kiiret kasvu (Allen & Kitajima, 2013), mis korreleerub ajaliselt peenjuurte sügisese kasvu haripunktiga. Hüüfid võivad mullas muutumatuna püsida pikki perioode ning seejärel taas väga kiiresti muutuda. Allen ja Kitajima (2013) kirjeldasid, kuidas hüüfide kasv oli üsna stabiilne läbi jahedate temperatuuride ja kõrge mullaniiskusega talvekuude. Samas peale kuivemat perioodi oli näha hüüfide suuremuse kasvu, ehkki hüüfide pikkused muutusid vähe. Sellegipoolest kirjeldasid samad autorid, et ka kuivemas mullas oli periood, kus hüüfide suuremus ja uute hüüfide produktioon olid samaaegselt kõrged. Lisaks sõltub aastaajast ka hüüfide asukoht mullas, mil ülemises 40 cm mullakihis on ligikaudu 73% hüüfide massist (g/m²) sügisel ja 54% suvel (Hunt & Fogel, 1983). Hüüfide aastane keskmine produktioon võib olla umbes 60 kg/ha kasvuperioodi kohta (Cheeke *et al.*, 2021).

Hüüfide kasvuperioodi ei arvestata uurimustöodes alati ühtemoodi. Näiteks eeldasid Allen jt (2014), et keskmine hüüfide kasvuperiood on 8 kuud ning lõpeb hiliskevadel, mil arbuskulaarsed hüüfid kadusid kiiresti. Kasvuperioodi pikkust võib omakorda mõjutada temperatuur. Näiteks pikenes mükoriissete ja saprotroofsete seenehüüfide aktiivne kasvuperiood 62 päeva võrra soojemates ja kuivemates tingimustes, millel omakorda oli mõju maa-aluste süsiniku-, vee- ja toitainete voogudele (Defrenne *et al.*, 2021). Lisaks keskkonnatingimustele on erinevusi nii hüüfide ja risomorfide kui ka erinevate mükoriisatüüpide vahel. Näiteks võib ektomükoriissetel seentel olla suurem produktioon võrreldes arbuskulaarsete seentega ning hüüfide produktioon ja käive varieeruvad olenevalt metsatüübist (Cheeke *et al.*, 2021).

Hüüfide kogupikkuse kohta mullas on kirjanduses avaldatud erinevaid andmeid. Osono (2015) leidis, et hüüfide kogupikkus jahedas parasvöötmemetsa kõduhorisondis oli 8259 – 12 172 m/g ning mineraalses huumushorisondis 530 – 2022 m/g. Hunt ja Fogel (1983) täheldasid, et hüüfide pikkus varieerus kõige rohkem maapinna lähedal, 141–750 m/g aastas. Koos mulla sügavusega muutus hüüfide kogupikkus stabiilselt väiksemaks, olles 70 cm sügavusel keskmiselt 80 m/g ning 90 cm sügavuse vastavalt 38 m/g (Hunt & Fogel, 1983). Allen ja Kitajima, (2013) avastasid, et mõned üksikud hüüfid kasvasid kuni 800 μm päevas ja suhteline hüüfide pikkuskasv oli kuni 2,4 cm/cm. Mõnel risomorfil on täheldatud seenehüüfidest kiiremat pikkuskasvu – näiteks mugul-külmaseene (*Armillaria gallica* Marxm. & Romagn) risomorfid võivad kasvada kuni 7,4 mm päevas suure lasuvustihedusega substraadis, mis on tunduvalt kiirem üksikute hüüfide kasvukiirusest (Yafetto *et al.*, 2009). Kuigi hüüfide kasvu on igapäevaselt jälgitud ka varasemalt (Allen & Kitajima, 2013), siis ööpäevase kasvudünaamika käiku ei ole seni analüüsitud ning varasemas kirjanduses puuduvad selle kohta andmed.

Hüüfide keskmine diameeter on 3 μm ning see on sarnane kõigil hüüfidel olenemata mulla sügavusest (Hunt & Fogel, 1983). Samas on leitud, et pikemad hüüfid on suurema diameetriga. Näiteks 1–10 μm kogupikkusega hüüfide diameeter oli 3 μm ning üle 50 μm kogupikkusega hüüfide diameeter oli vastavalt 4,5 μm (Hunt & Fogel, 1983). Risomorfide diameeter on tunduvalt suurem. Näiteks kultiveeritud mugul-külmaseene risomorfide diameeter on 0,3–0,8 mm (keskmiselt $0,53 \pm 0,02$ mm, $n = 30$) (Yafetto *et al.*, 2009).

Hüüfide eluiga võib varieeruda väga palju, isegi ühe eksperimendi erinevate korduste vahel. Näiteks võib olenevalt vaatlustoru asukohast hüüfide eluiga varieeruda 33–117 päeva, millest keskmine eluiga on 48 päeva (Allen & Kitajima, 2013). Mõned üksikud hüüfid võivad elada ainult tunde, mõned terve kasvuperioodi (Allen *et al.*, 2014). Hüüfide eluiga on tavaliselt lühem kui risomorfidel ja peenjuurtel (Allen & Kitajima, 2013; Godbold *et al.*, 2006) ning risomorfid omakorda võivad elada palju kauem kui mükoriissed imijuured (Pritchard *et al.*, 2008). Risomorfide eluiga on pikem sügavamal mullas (15–30 cm) ning ka suurema diameetriga risomorfidel (Pritchard *et al.*, 2008).

Hüüfide tootmine määrab eelkõige mullas olevate seente biomassi koguhulga (Cheeke *et al.*, 2021). Metsamuldades leiduva ektomükoriisse seeneniidistiku biomass on hinnatud varieeruvat vahemikus 16–660 g/m². Kogu ektomükoriisne biomass, mis hõlmab lisaks seeneniidistikule mullas ka juuri katvat mükodermi, on hinnatud ligikaudselt 480 g/m² kuusikus ja 580 g/m² kuuse-tamme segametsas (Godbold *et al.*, 2006).

Hüüfide kasvudünaamika võib varieeruda saprotroofsete ja ektomükoriisete seente vahel, olles mõjutatud ressursi kättesaadavuse ja muude interaktsioonide poolt mullas. Ektomükoriisete seenehüüfide produktsioon on kiirem ektomükoriisete puude poolt domineeritud metsades, samas kui hüüfide käive on sarnane olenemata EcM–AM sümbioosiga puude osakaalust katsealal (Cheeke *et al.*, 2021). Ektomükoriisete seenehüüfide käive on eri allikatel 2,9–10 korda aastas (Allen & Kitajima, 2013; Hagenbo *et al.*, 2024; Hendricks *et al.*, 2016). Parasvöötme metsades on hinnatud, et erinevat tüüpi hüüfide keskmine käive on umbes 3,5 korda aastas (Cheeke *et al.*, 2021). Kusjuures käive on sarnane olenemata hüüfide kogusest mullas (Cheeke *et al.*, 2021). Mükoriisete imijuurte suur produktsioon ja kiire käive koos kiire risomorfide käibega võib viidata suurele süsiniku talletamisele mulda (Pritchard *et al.*, 2008).

Hüüfide suur biomass ja kiire käive teevad nad potentsiaalselt suurimaks süsinikuallikaks mullas (Godbold *et al.*, 2006). On teada, et mükoriisetal seentel on keskne roll taimede toitumisel ja toitainete ringlusel, kuid teadmised vabalt elavatele mikroobidele, mulla süsiniku lagunemisele ja mulla CO₂ voogudele on limiteeritud (Liu *et al.*, 2021). Näiteks võimaldab individuaalsete hüüfide hindamine määrata hüüfide produktsioonile allokeeritavat süsinikku (Allen & Kitajima, 2013). Hüüfide kasvu ja suremuse analüüsimisel saavutatakse parem arusaam mullas esinevatest toitainete- ja süsinikuvoogudest, samas on metsaökosüsteemide välikatsete kontekstis hüüfide produktsioonist ja suremusest vähe teada (Allen & Kitajima, 2013). Hüüfide ja risomorfide dünaamika uurimine on oluline, et mõista paremini mükorisosfääri ökoloogiat ja sellega seonduvat ökosüsteemi.

1.4. Juuri ja hüüfe mõjutavad keskkonnategurid

Juurte ja hüüfide kasvudünaamikat mõjutab suur varieeruvus biotilisi ja abiotilisi tegureid. Juured vajavad kasvuks näiteks sobivat mullatemperatuuri, vett, hapnikku, süsivesikuid, taimehormoone nagu tsütokiniinid ja auksiinid ning toitaineid. Mulla-juure vahelised interaktsioonid mõjutavad omakorda metsade mikrobioloogilisi omadusi, peenjuurte morfoloogiat ja lämmastiku kasutamise efektiivsust (Löhmus *et al.*, 2006).

1.4.1. Abiootilised tegurid

Juurte biomass ja vertikaalne jaotus mullas oleneb sellest, mis laiuskraadil metsaökosüsteem kasvab. Näiteks põhja-lõuna gradiendil, on põhjapoolsemates kuusikutes keskmiselt 27% rohkem peeneid puitunud juuri, 1,6 korda rohkem ektomükoriisseid juuri puu kohta ning umbes 2 korda pikemad juuretipud (Ostonen *et al.*, 2011). Imijuured võivad olla külmemas kliimas ka peenemad ja pikema elueaga (Leppälammki-Kujansuu *et al.*, 2014). Erinevusi esineb ka horisontaal-vertikaal skaalal. Parasvöötme metsades võivad okaspuude juured ulatuda horisontaalselt kuni 10 m ja vertikaalselt kuni 3 m sügavusele mullas (Fayle, 1975). Hariliku kuuse peenjuured võivad horisontaalselt laiuda kuni 8 m kaugusele (Petriřan *et al.*, 2011) ning juurestiku tihedus väheneb eksponentsiaalselt mulla sügavusega – enamus väga peeneid juuri (<0,5 mm) on metsades kõige pindmises kihis, samas kui ülejäänud peenjuuri (0,5–2 mm) leidub suhteliselt rohkem ka sügavamates mullakihtides (Wang *et al.*, 2020). Puittaimede juured ulatuvad enamasti sügavamale kui alustaimestiku juurestik (Upson & Burgess, 2013). Näiteks 90% perekonna mustika liigi juurtest paiknesid liivastel muldadel kuni 38 cm raadiuses ja 45 cm sügavusel (Patten *et al.*, 1988). Üle poole peenjuurtest ning ka hüüfidest (Hunt & Fogel, 1983) asub ülemistes orgaanilistes horisontides (O- ja A-horisondid) (Büttner *et al.*, 1994) ehk umbes ülemises 20 cm paksuses mullakihis (Hendrick & Pregitzer, 1996b; Schenk & Jackson, 2002). Ekstramatrikaalse seeneniidistiku hüüfide sügavus mullas on seotud peenjuurte sügavusega, olles enamasti kuni 30 cm sügavusel mullas (Ekblad *et al.*, 2013). Ülemistes mullakihtides on kõrgem toitainete kättesaadavus, mikroobide aktiivsus ja orgaanilise aine lagunemiskiirus, võrreldes näiteks orgaanilise mullakihi all oleva mineraalmullaga (Hobbie, 1996).

Mullad on tavaliselt ruumiliselt heterogeensed, kus on nii toitainerikkaid kui -vaeseid laiike või horisonte (Puhe, 2003) ning kuna juured koonduvad sinna, kus on rohkem toitaineid, võib juurestik n-ö ebaühtlaselt jaotuda ning hargneda rohkem toitainerikkastes kohtades (Brassard *et al.*, 2009). Kõrge toitainesaldusega tingimustes kasvavad juured kiiremini võrrelduna madala toitainesaldusega keskkonnaga (Coutts & Philipson., 1977). Kuigi taimed vajavad kasvuks mitmeid mikro- ja makrotoitaineid, on leitud, et kuuse juurekasvuks on eriti olulised lämmastik, fosfor (Coutts & Philipson, 1976) ja kaalium (Philipson & Coutts, 1977). Puittaimede poolt omandatud ressursid talletuvad peamiselt vartes ja puitunud juurtes ning neid kasutatakse juurte produktsiooniks, eriti kiire kasvu perioodidel ehk kasvupiikidel (Niinemets & Ostonen, 2020).

Peenjuurestiku asümmeetrilist paigutumist võib soodustada ka mullatihedus – tihedas mullas on vähem makropoore, mis piiravad mulla õhustatust (Puhe, 2003). Enamik kasvujuuri kasvab mullas horisontaalselt kui nende kasv pole takistatud. Kui juured puutuvad kokku vertikaalse takistusega (näiteks kivid või muud juured), kasvavad nad tavaliselt mööda takistuse pinda ja pöörduvad seejärel tagasi oma algse kasvunurga juurde (Puhe, 2003). Mulla mehaaniline takistus võib mõjutada ka juuretipu diameetrit (Coutts, 1987). See, kas juur suudab mullapinnast läbi tungida, on mõjutatud juurekoe jäikusest, juure kasvunurgast ja läbistatava mulla lasuvustihedusest (Jin *et al.*, 2013). Selle tõttu kipuvad juured kõrge lasuvustihedusega muldades tihti hõivama varasemalt kasutusel olnud juurekanaleid, seda on täheldatud näiteks hariliku kuuse juurte puhul (Matthes, 1911, viidatud Puhe, 2003 kaudu).

Kõige rohkem mainitud juurekasvu mõjutav keskkonnafaktor on mullatemperatuur (Tryon & Chapin 1983; Vapaavuori *et al.*, 1992; Wang *et al.*, 2018a; Wang *et al.*, 2018b). Mullatemperatuuri positiivset korrelatsiooni juurekasvuga on täheldatud eriti madalatel temperatuuridel, kus kasvukiirus tõuseb koos mullatemperatuuri tõusuga (Wang *et al.*, 2018a; Wang *et al.*, 2018b). Madal temperatuur pärsib juurekasvu otseselt ja kaudselt. Madalad temperatuurid võivad vähendada auksiini (Tiwari *et al.*, 2023; Zhu *et al.*, 2015) ja tsütokiniini sisaldust, mis kontrollivad juures toimuvat rakujagunemist, diferentseerumist ja pikenemist (Tiwari *et al.*, 2023). Jahedatel temperatuuridel on vähenenud rakuseina venivus (Pritchard *et al.*, 1990). Samuti on suhkru kontsentratsioon ja juuretipu juurehingamine väiksemad (Crawford & Huxter, 1977) ning juured omastavad vähem vett, vähendades omakorda rakumembraanide vee läbilaskvust (Kuiper, 1964). Üle 8°C on juurte kasvukiiruse ja mullatemperatuuri vaheline korrelatsioon nõrgem või negatiivne, mis viitab sellele, et kasvukiirust mõjutavad eelkõige muud faktorid (nt mittestruktuursed süsivesikud, toitained või mullaniiskus) või maapealsete organite kasv tulenes juurestiku ressursside arvelt (Wang *et al.*, 2018b). Juurekasvu mõjutab ka õhutemperatuur (Tryon & Chapin, 1983), kuid on ebaselge, kas mõju tuleneb korrelatsioonist mullatemperatuuriga või on eraldiseisev, sest õhu- ja mullatemperatuuri eraldiseisvaid mõjusid on meetodiliselt keeruline manipuleerida (Alvarez-Uria & Körner, 2007).

Juurte produktsiooni ja ajastust määrab eelkõige mullatemperatuur, kuid piiravaks võib saada ka süsiniku kättesaadavus (Radville *et al.*, 2016). Näiteks mõne taime puhul on leitud, et kõrgem CO₂ kontsentratsioon soodustab aktiivselt kasvavate juurte moodustumist (Del Castillo *et al.*, 1989). Süsiniku koguse suurenemine mullas võib parandada peenjuurte toitainete ja vee omastamist (Curt & Prévosto, 2003). Kevadiseks juurte kasvuks kasutatav süsinik võib pärineda fotosünteesist või varudesse salvestatud

süsivesikutest (Radville *et al.*, 2016). Väidetavalt kulub juurte ülalpidamiseks sageli rohkem süsinikku kui juurte produktsiooniks (Eissenstat & Yanai, 1997). Kõrgendatud CO₂-ga keskkonnas suunavad taimed ka rohkem süsivesikuid juurtesse, mis omakorda toetab mükoriisseid sümbionte, mille tagajärjel risomorfide produktsioon, aga ka suuremus suurenevad (Pritchard *et al.*, 2008). Liiga kõrge CO₂ kontsentratsioon võib juurte kasvu seevastu takistada (Puhe, 2003).

Puittaimede juurte kasvukiirust mõjutab ka mulla veepotentsiaal, muutudes eriti oluliseks faktoriks kui mullatemperatuur ületab 17°C (Teskey & Hinckley, 1981). Põud ja vähene mullaniiskus soodustavad taimede sügavamat juurdumist (Brassard *et al.*, 2009) niiskematesse mullakihtidesse (Puhe, 2003). Vee defitsiit võib väheneda mittestruktuursete süsivesikute varu imi- ja kasvujuurtes ja põhjustada muutuse biomassi allokatsioonis peenjuurtesse, eriti suurel määral võib muutuda kasvujuurte kasv (Polverigiani *et al.*, 2011). Niiskusel on positiivne mõju ka seenehüüfidele. Näiteks arbuskulaarsed seenehüüfid võivad vihmaperioodil kiirelt kasvada (Allen *et al.*, 2014). Ektomükoriissed ja tumedavärvilised seenehüüfid eelistavad samuti pigem niiskemaid, kuid ka külmemaid kasvukohti (Defrenne *et al.*, 2021). Hunt ja Fogel, (1983) leidsid, et kõige olulisemad hüüfide pikkust ja massi mõjutavad tegurid on mullaniiskus ja sademed. Sellele lisaks on niiskus ja mulla orgaaniline aine tugevalt seotud, kuid nende eraldi seisvad mõjusid on peaaegu võimatu hinnata (Hunt & Fogel, 1983). Liigne niiskus pole samuti hea, võides tekitada hapniku stressi, mis takistab puittaimede (nt hariliku kuuse) juurte kasvu (Puhe, 2003).

Peenjuured reageerivad ebasoodsatele kasvutingimustele kuju, suuruse ja arhitektuuriliste muutustega, sageli võib suurened ka juurte käive (Vogt *et al.*, 1993). Stressi tingimustes kasvavatel hariliku kuuse puistutes võib imijuurte eripikkus väheneda ja peenjuurte käive suurened, mida näitab suurenenud peenjuurte suuremus (Puhe, 2003). Stressoriteks võivad olla näiteks mulla liigne happesus, suur lasuvustihedus ning suurenenud lämmastiku kontsentratsioon. Näiteks vähendab mulla kõrge happesus ja liigne lämmastikusisaldus peenjuurte kogu biomassi 30% võrra, muutes juurestikku hõredamaks (Olsthoorn, 1998) ning vähendades mükoriisete juuretippude arvukust (Puhe, 2003). See omakorda suurendab peenjuurte suuremust põuaperioodil (Olsthoorn, 1998). Mulla suur lasuvustihedus võib takistada juurte arengut, põhjustades hariliku kuuse seemikute juurepinna vähenemist ja muutuseid kasvudünaamikas (Gebauer & Martinková, 2005). Üheks üha aktuaalsemaks stressi tingimuseks on põud, mille sagedus ja intensiivsus prognooside kohaselt järjest suureneb (Shukla *et al.*, 2019). Mulla soojenemine võib vähendada juurte eluiga ja suurendada käibemäära, mis mõjutab

süsiniku dünaamikat boreaalsetes metsades (Kilpeläinen *et al.*, 2019). Põuatingimused vähendavad juurte kasvu, kuid taimed võivad kastmisel kiiresti taastuda (Nordborg & Welander, 2001). Korduva sesoonse põua ajal on täheldatud kuuse juurte suurenenud pikkuskasvu (Zwetsloot & Bauerle, 2021). Täiskasvanud harilik kuusk allokeerib põua ajal rohkem süsinikku peenjuurtesse (Hikino *et al.*, 2022). Põud põhjustab ka suuremal määral juurte puhkeolekut ja vähendab juhtivate juurte kasvukiirust, kuid võib soodustada hariliku kuuse mükoriisete imijuurte kiiremat arengut (Feil *et al.*, 1988). Seenehüüfide kasv väheneb ekstreemsetes tingimustes näiteks nagu kõrge temperatuur ning väike mullaniiskus (De Ligne *et al.*, 2019).

Kui puittaimi mõjutavaid tegureid on üsna laialdaselt uuritud, on teadmised alustaimestiku, seenehüüfide ning risomorfide kohta kesised. Keskkonnategurite mõju seenehüüfide kasvustritele uuritakse tavaliselt laboris, agari-põhistel söötmetel Petri tassides (Delpech, 2004), seega on teadmised hüüfidest metsaökosüsteemi kontekstis limiteeritud. Lisaks on teada, et näiteks põllul kasvatatud risomorfidel on suurem translokatsioonikiirus kui laboris kasvatatud risomorfidel (Gray *et al.*, 1996), viidates *in situ* katsete olulisusele.

1.4.2. Biotilised tegurid

Juurekasv ja teke reageerivad keskkonna- ja bioloogilistele teguritele erinevalt, kusjuures ajalised ja bioloogilised tegurid selgitavad juurekasvu varieeruvust rohkem kui ruumilised tegurid (Mao *et al.*, 2013). Noortel juurtel võib puududa struktuurne kaitse mullaorganismide eest (Eissenstat & Yanai, 1997), mis teeb neid haavatavamaks herbivoorsete mullaorganismide ja patogeenide suhtes. Taim-loom suhted võivad olla ka üheks juurte eluiga määravaks teguriks (Eissenstat & Yanai, 1997).

Erinevate taimeliikide juured konkureerivad mullas ressursside pärast ning sõltuvalt kohanemisvõimekusest võivad mõned taimed suurendada oma konkurentsivõimet (Brassard *et al.*, 2009). On leitud, et intensiivne juurkonkurents võib peenjuurte biomassi vähendada. Näiteks leidsid Jiang jt (2023), et puittaimede imijuurte ja kogu peenjuurte biomass on negatiivses korrelatsioonis põõsaste elurikkusega. Samas võib konkurentsi tõttu juurte biomass ka suurened. Eksploatatiivse konkurentsi vähenemise tõttu võivad erinevate juurdumisomadustega liikidest koosnevad puistud saavutada suurema juurestiku kui ühest liigist koosnevad puistud või sarnaste juurdumisomadustega liikide segud, mis on tingitud suurenenud juurestike eraldatusest ja suuremast mulla kogukasutusest (Brassard *et al.*, 2009). Taimede võimet konkureeriva taime juurestiku olemasolul toota suuremat juurte biomassi kui üksi kasvades seostatakse enda juurte eristamisega üksiku juure tasandil, mis vähendab ressursside raiskamist konkureerimisele

iseendaga (Brassard *et al.*, 2009). Samas võib taime juurestik olla konkurentsivõimeline taime maapealse osaga. Näiteks konkureerivad puu juured ja võrsed assimilatsioonipärast (Puhe, 2003). Lisaks võib juurte eluiga olla piiratud tulenevalt kliima sesoonsusest ja taime vajadusest süsinikku ja toitaineid säilitada. Näiteks võivad juured surra kui taime vajadus juurtele on madal võrreldes vajadusega uute lehtede või paljunemise jaoks (Eissenstat & Yanai, 1997).

Hüüfide produktsioonile mõjub positiivselt mükoriisete puude olemasolu rohkus. Näiteks tõuseb hüüfide produktsioon lineaarselt koos ektomükoriisete puude proportsiooni kasvuga, ning võib olla kuni 66% kõrgem EcM sümbiootsete puude domineerimisega aladel (Cheeke *et al.*, 2021). Seenehüüfide ja juurte vahelist mükoriisset sümbioosi on palju uuritud. Taimed saavad sümbioosist rohkem toitaineid, eelkõige fosforit ning suurendatud kaitse biotilise ja abiotilise stressi vastu (Harrier, 2001; Drijber & McPherson, 2021). Fosfori omastamine on eriti oluline, sest fosfor on sageli limiteeriv element. Mükoriisa vähendab ka juurte toksiliste metallide ülesvõtmist. Näiteks võivad ektomükoriisid toimida barjäärina sidudes raskemetalle seenerakkude seintesse vähendades seega raskemetallide ülekandumist taimejuurele (Chot & Reddy, 2022). Seened saavad seevastu taimelt süsinikku, mida nad kasutavad kasvuks (Lamour *et al.*, 2000) ning toitainete omastamiseks ja transpordiks (Fellbaum *et al.*, 2012).

Mükoriisaseente ja saprotroofide vahelised suhted on tundlikud, muutes toitainete kättesaadavust ja nõudlust, millel on olulised tagajärjed mulla süsiniku dünaamikale, eriti toitainevaeses mullas (Liu *et al.*, 2021). Suurenenud ektomükoriisete seente kogus võrreldes saprotroofsete seenegruppidega võib aga viia nende antagonistlikule suhtele (Pritchard *et al.*, 2008). Sel juhul võivad tekkida n-ö morfoloogilised vastasseisud ja toitainete ülekandmine, kus ektomükoriisid on võimelised omastama kuni 25% saprotroofse mütseeli fosforist (Lindahl *et al.*, 1999). Ektomükoriisete ja saprotroofsete seente vahelise interaktsioonid sõltuvad omakorda ressursside kättesaadavusest (Lindahl *et al.*, 2001). Need vastasmõjud mõjutavad mulla orgaanilise aine lagunemist, toitainete ringlust ja potentsiaalselt orgaaniliste saasteainete lagunemist risosfääris (Cairney & Meharg, 2002).

1.5. Juurte ja hüüfide kasvu uurimismeetodid

Juurte uurimiseks kasutatakse nii destruktiivseid kui mitte-destruktiivseid uurimismeetodeid näiteks kaevikud (van Noordwijk *et al.*, 2000), potikatsed ja pildistamisel põhinevad meetodid. Hüüfide uurimiseks kasutatakse tihti näiteks sissekasvu kotte, mille abil saab mõõta hüüfide produktsiooni ja käivet (Cheeke *et al.*, 2021). Tänapäeval eelistatakse eelkõige mitte-destruktiivseid meetodeid, millest üheks on laialdaselt levinud minirisotronid. Minirisotronide meetodi kasutamiseks sisestatakse mulda läbipaistev toru, läbi mille hiljem valdavalt juuri, aga ka hüüfe ja risomorfe (Allen & Kitajima, 2013; Allen *et al.*, 2014) pildistatakse. Minirisotronide abil saab jälgida juurte kasvu sünnist surmani ehk teha sobiva sagedusega korduvmõõtmisi, kuid minirisotroni torud, neile sobiv spetsiaalne kaamera ning programmid on kallid. Samuti võib minirisotronide installeerimine kahjustada juuri ja tekitada mullas häiringu. Juurte kahjustused, sealhulgas juurte lõikamine, võivad põhjustada suurenenud juurte asendumist, biomassi kasvu ja toitainete ümberjaotumist seoses minirisotronide torude paigaldamisega muutunud vee- ja õhurežiimiga (Joslin & Wolfe, 1999). On täheldatud, et pindmistes mullakihtides võivad minirisotronidega saadud tulemused olla ülehinnatud võrreldes monoliitide meetodiga (Hendricks *et al.*, 2006; Parker *et al.*, 1991), mille põhjus võib olla suurem mullaruum toru lähedal ehk nõrk toru-mulla vaheline kontakt (Parker *et al.*, 1991). Samuti on minirisotronide piltidelt raske hinnata juurte suremust (Parker *et al.*, 1991; Leppälammil-Kujansuu *et al.*, 2014). Viimastel aastatel on juurte kasvudünaamika uurimiseks kasutatud ka skannereid (Dannoura *et al.*, 2011; Ding *et al.*, 2020; Tamura *et al.*, 2022), kus skanneritele ehitatakse ümber ilmastikukindel akrüülist kast, mis ühendatakse kaabli abil vooluallika ning skannerit kontrolliva arvutiga. Skannerid võimaldavad automaatselt pilte teha ning skanneri saab jätta maa alla kogu kasvuperioodiks erinevalt minirisotronidega seotud kaamerateist, mida peab manuaalselt ühest kohast teise liigutama, ning on minirisotronidest ka märkimisväärselt odavamad (Dannoura *et al.*, 2011). Skannerite puhul tuleb samamoodi arvestada installeerimisjärgse häiringuga nagu minirisotronide puhulgi (Dannoura *et al.*, 2011; Ding *et al.*, 2020; Tamura *et al.*, 2022).

Juurte mõõtmiseks, sealhulgas skanneripiltidelt, on palju erinevaid programme, nii tasuta kui vabavara. Paljud programmid (näiteks RhizoVision Explorer) eeldavad, et juurepildid on binaarsed ehk ühtlase taustaga, mis eeldab kas juurte eelnevat mullast välja kaevamist ning pesemist (Wang *et al.*, 2015) või vajadust mitme programmi järele: esimene, mis tuvastab juuri taustalt, ning teine juure parameetrite mõõtmiseks. Olemas on ka pool-automatiseeritud programmid nagu WinRHIZO Tron, kus kasutaja peab pildiit

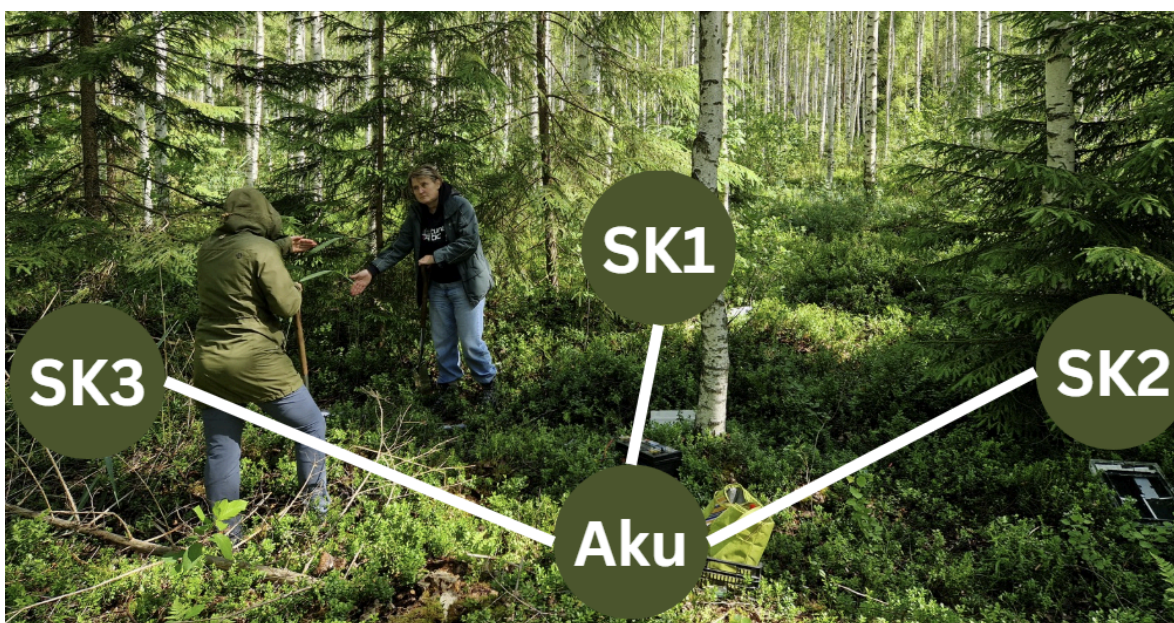
käsitsi juuri märkima, aga ka masinõppel põhinevaid programme nagu RootPainter, kus programmi abil treenitud mudel suudab automaatselt piltidelt juuri tuvastada ning neid ka mõõta. Erinevad programmid on oma eeliste ja piirangutega, paljud ei pruugi olla piisavalt täpsed erinevate uuringute vajadustele, mis võib viia selleni, et iga uurimisgrupp teeb endale oma tarkvara. Kuna kõik vabavara ja kommertsiaalsed programmid vajavad valideerimist erinevates tingimustes, siis praeguse tormilise meetodite arengu ja programmide paljususe juures ühtne hea lahendus ikkagi puudub. Eelkõige puuduvad head lahendused uute meetodite jaoks välitingimustes, sest ilma häiringuteta pole ükski meetod, aga ka tarkvaraline areng peab üha enam arvestama suurte andmemahtudega. Näiteks skannerite pildid on suuremad minirisotronide omast, mis võib tekitada olukorra, kus pildi suurusel on limiteeringud ning programm ei suuda suuremat pilti analüüsida.

2. Materjal ja meetoodika

2.1. Katseala ja eksperimendi ülesehitus

Katsealaks valiti kõdusookaasik, mis asub Tartu maakonnas Kastre vallas Kõnnu külas koordinaatidel 58°16'11.4"N 27°14'12.7"E. Peamiseks valiku kriteeriumiks oli mobiililevi signaali tugevus. Katseala on kuivendatud ning asub mustika-kõdusoo kasvukohatüübis. Puistu esimese rinde moodustab 99% ulatuses kask, sealhulgas nii arukask (*Betula pendula* Roth.) kui sookask (*Betula pubescens* Ehrh.), edaspidi nimetatud kask (*Betula* sp.) ning 1% ulatuses harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H.Karst.). Harilik kuusk kasvab ka teises rindes ning alusrindes, üksikute leidudena esineb harilikku mäнди (*Pinus sylvestris* L.). Puistu keskmine vanus on 37. aastat (Metsaregister, 2022). Puhmarinde moodustab peamiselt harilik mustikas (*Vaccinium myrtillus* L.), aga leidub ka harilikku pohla (*Vaccinium vitis-idaea* L.).

20. juunil 2024. aastal kaevati katseala mulda, ainult turvastunud orgaanilise mullaga horisonti, hariliku kuuse puude lähedusse kolm skannerit (Epson Perfection V39 II) (Joonis 1). Skannerid paiknevad üksteisest mõne meetri kaugusel, kaugus on piiratud kaablite pikkusega.



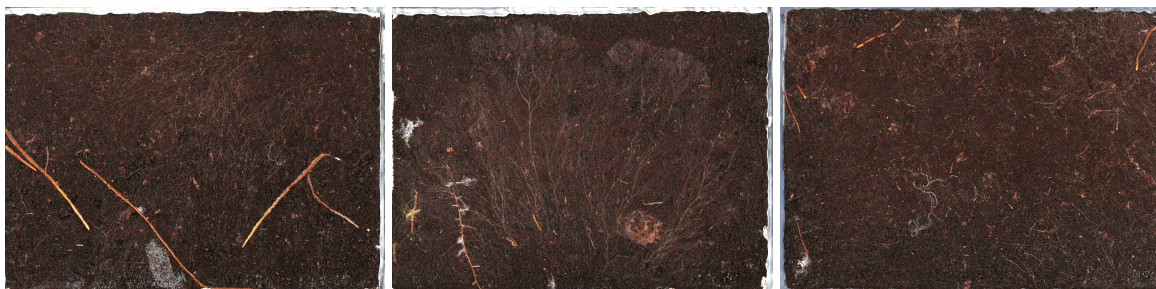
Joonis 1. Skannerite (SK) umbkaudsed asukohad katsealal. Aku tähistab vooluallikat ning seadmekasti.

Enne paigaldamist ehitati skannerite ümber akrüülklaasist (PMMA) ilmastikukindel karp. Skannerid paigaldati 25 cm sügavusele (skanneri ülemine serv jäi umbes 5 cm sügavusele) metsamulda, kus skanneeriv pind asub vastavalt 5–25 cm mullakihis. Skanner paikneb maapinna suhtes vertikaalselt (Joonis 2). Skanneri klaas kaeti sõelutud metsamullaga, skanneri kast koos skanneriga maeti mulla alla ja kaeti samblaga, juhul kui sammal seal eelnevalt oli.



Joonis 2. Skanneri asetus mullas; vasakul joonisena, paremal pilt paigaldusest.

Skannerid seadistati pilte tegema automaatselt igal täistunnil (pildi suurus 29,7 x 21,6 cm, 14030 x 10200 pikslit, 1200 dpi). Analüüsi kaasati pildid alates juuli algusest märtsi keskpaigani, ning skannerid jätkavad pildistamist praeguseni (autori märges, 23. mai 2025). Näidis skanneri piltidest detsembri alguses on toodud joonisel 3.



Joonis 3. Skanneritel (SK) kasvavad juured ja hüüfid. Vasakul SK1, keskel SK2, paremal SK3. Piltide originaalsuurus (A4) on joonisel esitatud vähendatuna.

Iga skanneri juurde ligikaudu 10 cm sügavusele paigaldati temperatuuri sensor Delta-T ST1, mis ühendati metsas seadmekastis oleva andmelogeri Delta-T GP2-ga. Nii skannerid kui temperatuuri sensorid saavad toite kahest 12 V 100 Ah autoakust (YBX Yuasa Active), mida vahetatakse vastavalt vajadusele, iga 2–3 nädala tagant. Skannereid opereeritakse arvutiga ning andmed laetakse automaatselt üles Tartu Ülikooli pilveteenusesse OneDrive. Internetiühendus on üle mobiilioperaatori Telia võrgu.

2.2. Pildianalüüsid ja meetodika

Puittaimede, peamiselt hariliku kuuse, kasvujuurte (tulemuste ja diskussiooni tekstilises osas edaspidi nimetatud lühendatult ka juured) sügise kasvudünaamika analüüsimiseks märgiti skannerite pildidel ära 22 juurt (Lisa 1). Juuri mõõdeti ja analüüsiti kahelt pildilt – juure kasvu alguses ja lõpus, ajavahemikus august kuni detsember 2024 kogutud pildidelt. Igal juurel mõõdeti kogupikkus (cm), keskmine diameeter (mm), kasvuaeg (päevades) ja kasvu ajavahemik (kuupäevades). Mõõdetud 22-st juurest seitse kasvasid esimesel skanneril (SK), teisel skanneril oli näha viis ja kolmandal kümme kasvujurt. Mõõtmised tehti programmiga WinRHIZO Tron 2018 (Regent Instruments Inc.). Kasvujuurte kasvukiiruse arvutamiseks kasutati jagatist pikkuse ja kasvuaja vahel (mm/päevas).

Juurte kasvukiiruse analüüsimine on ajamahukas, seega tehti juurte analüüsimisel kaks valimit. Esimene valim koosnes kuuest juurest, igalt skannerilt valiti juhuslikult kaks juurt, mida analüüsiti igapäevaselt tehtud pildidel (iga päev kell 12.00 tehtud pildid) ajavahemikus 20.08.2024 – 20.03.2025. Esimeselt skannerilt pärinesid juured R1 ja R3, teiselt skannerilt R9 ja R11 ning kolmandalt R11 ja R18. Valimi eesmärk oli mõõta juurekasvu läbi sügise ja talve ning võrrelda seda mullatemperatuuriga. Juurte kogupikkust mõõdeti sentimeetrites ning kasvukiirust päeva keskmisena (mm/päevas), kus käesoleva päeva juure kogupikkusest lahutati eelneva päeva pikkus. Juulis ja augustis tehtud pilte analüüsi ei võetud, sest juured polnud veel skanneritele kasvama hakanud. Teine valim koosnes 11 juurest, mis kasvasid oktoobrist kuni detsembri lõpuni 2024. aastal. Valimisse prooviti võtta võimalikult palju juuri ning eelkõige neid, millel oli sarnane kasvuaeg, et vältida juurte kasvuaegade vahelisi keskkonnatingimuste erinevusi. Samuti jäeti analüüsist välja juured, mis olid kasvuperioodi vältel valdavalt mullaga kaetud või mille imijuuri või läheduses olivaid hüüfe mullas elavad erinevad organismid silmnähtavalt sõid, piirates sellega juurekasvu nähtavust ning takistades selletõttu ööpäevast mõõtmist. Juurte kasvukiirust mõõdeti iga päev, tunniajase sagedusega. Juurte kasvu analüüs lõpetati, kui juur polnud enam kahe ööpäeva jooksul edasi kasvanud (1200 dpi, piksli täpsusega). See ei pruukinud alati tähendada, et juur enam ei kasvanud, vaid kasv võis ööpäevaseks mõõtmisest liiga aeglane olla. Lisaks võisid juured kaduda mulla taha, mis juhul nende ööpäevase kasvu mõõtmine samuti lõpetati. Analüüsi võeti eraldi ööpäevane- ja sügise kasvudünaamika. Ööpäevast kasvukiirust analüüsiti ühikus mm/h, mis näitab, mitu millimeetrit oli juure pikkuskasv iga tunni aja tagant. Kirjandusest tulenevalt on märgatav kasvukiiruse vähenemine alla 9°C mullatemperatuuril, seega kasutati kahte järgnevat temperatuurigrupi: <9°C ja >9°C mullatemperatuur. Juured jagati kiirusgruppidesse eeldusel, et klassifikatsioon baseerub apikaaldominantsil ehk

suuremad ja kiiresti kasvavad juured on suurema apikaaldominantsiga. Jaotuse jaoks jagati juured esimese 200 tunni kasvukiiruse andmete põhjal kiirusgruppidesse. Esimesed mõõtmised annavad ülevaatlíkuma pildi juurte kasvukiirusest, sest vaatlusperiood hõlmab valdavalt sügist ning talve algust, kui mullatemperatuur järjest kahaneb. Nendest 200 mõõtmisest võeti keskmine kasvukiirus ja selle usalduspiirid, mille põhjal jagati juured kasvukiiruse (mm/h) põhjal kolme järgnevasse kiirusgruppi: aeglase, keskmise ning kiire kasvukiirusega kasvujuured (Tabel 1). Antud töös apikaaldominantsi täpsemalt kontrollida ei ole võimalik, sest skannerid ei võimalda näha kogu juurestiku struktuuri.

Tabel 1. Juurte jaotus kiirusgruppidesse.

Kiirusgrupp	Keskmine tunniajane kasvukiirus (mm/h)	Juured
Aeglane	< 0,05	R4, R6, R15
Keskmine	0,05–0,01	R5, R11, R13, R14
Kiire	>0,1	R1, R2, R3, R9

Keskmi diameetrit mõõdeti igal juurel (n = 22) ühe cm-se sammuga tema kogupikkusel ning keskmise diameetri põhjal jagati juured diameetrigruppidesse: <0,1 mm; 0,1–0,5 mm ning >0,5 mm diameetriga juured. Kasvujuurte diameetrit igatunniselt ja igapäevaselt suure ajamahukuse tõttu ei mõõdetud. Ööpäevast kasvukiirust vaadeldi iga täistunni keskmisena (kellaajad 00.00–23.00) ning võrreldi neljas ajagrupis: öö (00.00–06.00), hommik (06.00–12.00), lõuna (12.00–18.00) ja õhtu (18.00–00.00). Ajagrupid loodi võrdsete vahemikena ning need seostusid päiksetõusu ja -loojanguga. Kõiki kasvujuuri mõõdeti programmiga WinRHIZO Tron 2018 (Regent Instruments Inc.) ning kasvukiiruse arvutamiseks lahutati käesoleva päeva kogupikkusest eelneva päeva pikkus.

Seenehüüfide ja risomorfide sügisest kasvudünaamikat analüüsiti ajavahemikus 02.07 – 30.12.2024. Käesolev töö ei erista analüüsimisel risomorfe ja seenehüüfe. Kuigi risomorfide ja hüüfide kasvu ja arengu vahel on eeldatavasti oluline erinevus, käsitletakse neid käesolevas töös koos. Sügisese ja ööpäevase kasvudünaamika analüüsimiseks kasutati erinevaid andmeid, mis tulenes andmete suurest mahust. Sügisest kasvudünaamikat analüüsiti kasutades iga päev kell 12 tehtud pilte ülalnimetatud perioodil. Selles vahemikus mõõdeti kogu skanneri hüüfide pikkust (cm) päeva kohta, millest arvutati iga päeva keskmine suhteline hüüfide pikkusmuut (*relative hyphal elongation rate*, RHER) valemiga:

$$RHER = \frac{\text{hüüfide pikkus (cm)} - \text{eelneva päeva hüüfide pikkus (cm)}}{\text{eelneva päeva hüüfide pikkus (cm)}}$$

kus murru lugejas on hüüfide pikkusmuut (cm) skanneri pildi kohta ning nimetajas hüüfide pikkus (cm) skanneri pildi kohta eelneval päeval. Erinevalt juurtest, mille puhul mõõdeti kasvukiirust juure põhiselt, mõõdeti hüüfide dünaamikat kogupikkuse muuduna, sest hüüfide eeldatavalt kiire käibe tõttu võis pikkusmuut olla ka negatiivne. Hüüfide koguproduksiooni ja kao arvutamiseks kasutati summat vastavalt igapäevastest positiivsetest ja negatiivsetest pikkusmuudu väärtustest: kuise hüüfide koguproduksiooni hindamiseks liideti kokku positiivsed pikkusmuudu väärtused igas kuus ning kao saamiseks liideti sama kuu negatiivsed väärtused. Nädalase pikkusmuudu arvutamisel liideti pikkusmuudud kokku iga nädala kohta. Hüüfide suhtelise koguproduksiooni ja suhtelise kao arvutamisel kasutati pikkusmuudu asemel suhtelist pikkusmuutu (RHER). Mõlema, koguproduksiooni ja kao väärtuste ühik on sentimeeter. Positiivsed väärtused loeti produktsiooniks ja negatiivsed kaoks eeldusel, et nii produktsioon kui kadu (lagunemine) toimuvad samaaegselt. Hüüfide nädalane käive arvutati vastava valemiga:

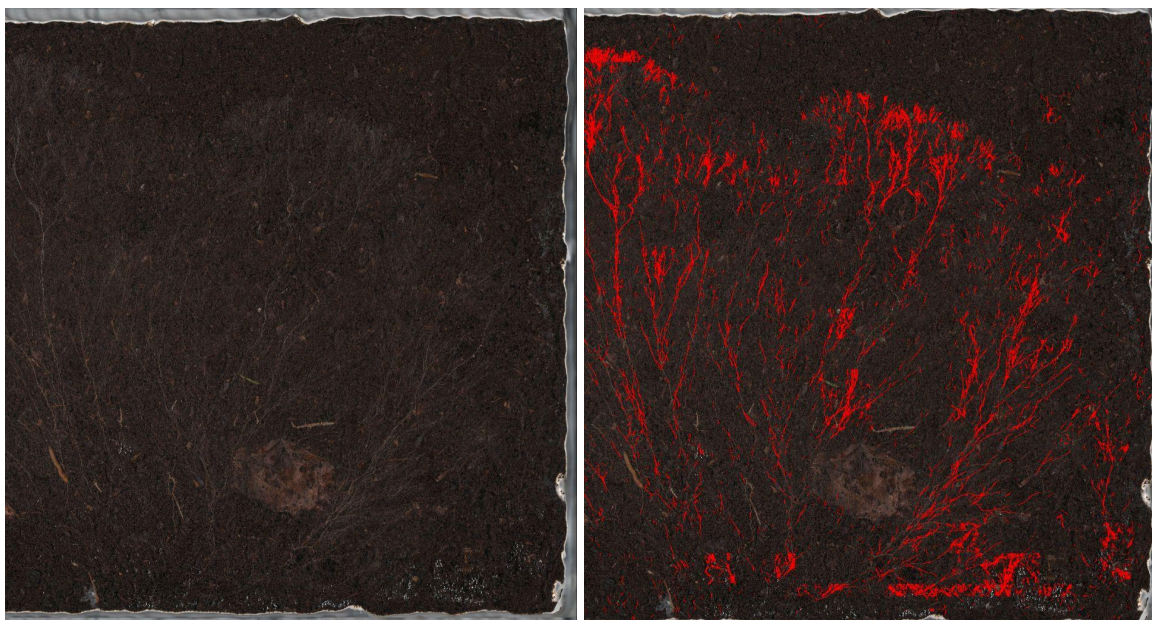
$$\text{Hüüfide nädalane käive} = \frac{\text{Nädalane produktsioon (cm)}}{\text{Nädala keskmine seisev pikkus (cm)}}$$

kus murru lugejas on hüüfide nädalane produktsioon (cm) ning nimetajas nädala keskmine hüüfide kogupikkus (cm). Hüüfide nädalast käivet ning selle seost mullatemperatuuriga vaadeldi ajavahemikus oktoober kuni detsember 2024. Samas ajavahemikus vaadeldi ka pikkusmuudu seost mullatemperatuuriga.

Hüüfide ööpäevast kasvudünaamikat analüüsiti ajavahemikus 01.10–30.12.2024, kui peamine hüüfide algne suksessioon ehk värske mulla hõivamine oli lõppenud. Analüüsi võeti suure andmemahu tõttu iga kuu esimene nädal, ehk iga ajavahemikus oleva kuu (okt, nov, dets) esimene kuni seitsmes päev. Selles vahemikus mõõdeti kogu skanneri hüüfide pikkust iga tunni aja tagant (cm/h), millest arvutati samamoodi iga tunni aja keskmine suhteline hüüfide pikkusmuut. Ööpäevast hüüfide suhtelise pikkusmuudu dünaamikat mõõdeti iga täistunni keskmisena ehk iga täistunni (00.00–23.00) keskmise hüüfide tunniajase suhtelise pikkusmuuduna. Erinevusi võrreldi samade ajagruppide põhiselt nagu juurtel (öö, hommik, lõuna, õhtu) ning kuna hüüfide kasv on seotud juurte kasvuga, kasutati võrdluseks samasuguseid mullatemperatuuri gruppe (<9°C ja >9°C). Seenehüüfide kasvudünaamikat mõõdeti programmiga RootPainter (Smith *et al.*, 2022). Alustaimestiku kasvu kirjeldati peamiselt visuaalsete vaatluste põhjal, üksikud mõõtmised on tehtud programmiga WinRHIZO Tron 2018 (Regent Instruments Inc). Sügisese (igapäevase) analüüsi jaoks arvutati mullatemperatuuri iga päeva keskmised väärtused iga skanneri kohta ning ööpäevase analüüsi jaoks iga tunni keskmised väärtused.

2.3. Mudelite treenimine

Töö käigus treeniti välja kaks masinõppe mudelit, kasutades programmi RootPainter (Smith *et al.*, 2022). Esimeseks treeniti välja mudel hüüfide ja risomorfide dünaamika hindamiseks. Selle jaoks valiti juhuslik valim kõigi skanneri piltidest, millest loodi väiksemad pildisegmendid (suurusega 927 x 935 pikslit) RootPainteris piltidel hüüfide märkimiseks, et mudelit treenida. Mudelit õpetati 150 pildi põhjal ning RootPainter tekitaks kokku 33 mudelit, millest viimast, ehk kõige täpsemat mudelit, kasutati hüüfide ja risomorfide kasvudünaamika analüüsimiseks. Mudeli õpetamiseks kulus 12 tundi. Mudelit rakendati nii päevase kui ööpäevase kasvudünaamika analüüsimiseks. Originaalpildi ja mudeli poolt analüüsitud pildi võrdlust illustreerib joonis 4.



Joonis 4. Väljavõtte hüüfide pikkust mõõtvast RootPainteri mudelist. Vasakul näide originaalpildist, paremal näidis vastavast analüüsitud pildist. Pilt skannerilt SK2 19.11.2024 kell 12.

Teine mudel loodi erinevate programmide analüüsivõimekuse testimiseks. Võrreldavad programmid olid WinRHIZO Tron 2018 (Regent Instruments Inc), RootPainter (Smith *et al.*, 2022) ning RhizoVision Explorer (Seethepalli *et al.*, 2021). RhizoVision Explorer vajab mõõtmiste läbiviimiseks binaarpilti, mis loodi kasutades RootPainteri mudelit. Mudelit õpetati tunniajase täpsusega tuvastama juurekasvu vahemikus 2–7. september 2024. Selle jaoks lõigati välja ainult see osa skanneri (SK1) pildist (1802 x 1347 pikslit), kus juur (R2) esines ning neid pilte kasutati ka mudeli treenimiseks ehk RootPainteriga sellest väiksemaid pildisegmente enam ei loodud. Piltide ühtlaseks väljalõikamiseks kasutati programmi IrfanView (64 bit) 4.70. Seejärel õpetati mudelit 57 pildi põhjal ning

RootPainter tekitas kokku 17 mudelit, millest valiti kõige hilisem. Mudeli treenimisel märgiti ainult nähtavat juurt ja välditi mudelile mullaosakeste ja muu n-ö taustamüra õpetamist, et tagada mudeli täpsus. Mudeli õpetamiseks kulus 5 tundi. Originaalpildi vs mudeli poolt analüüsitud pildi võrdlust illustreerib Joonis 5. RootPainteri treenimist kirjeldab täpsemalt Klaus (2023). Programmide analüüsivõimekuse testimiseks võrreldi uuritud ajavahemiku viimase päeva pildi pealt tehtud mõõtmiseid (Joonis 5).



Joonis 5. Väljavõtte juure kasvu analüüsivast mudelist. Vasakul originaalpilt (07.09.2024), paremal sama pilt RootPainteri poolt analüüsituna.

2.4. Statistiline analüüs

WinRHIZO Tron 2018 (Regent Instruments Inc) ja RhizoVision Explorer (Seethepalli *et al.*, 2021) kalibreerivad pildi suurust ise kasutades pildi dpi-d. RootPainter (Smith *et al.*, 2022) väljastab projektsiooni pindala (PA) ja pikkuse tulemused pikslites. Pildi suurus, nagu eelnevalt mainitud, oli pikslites 14030 x 10200 ning sentimeetrites 29,7 x 21,6 cm, arvatud dpi (1200) põhised. Sellele vastavalt teisaldati RootPainteri poolt väljastatud tulemused SI-süsteemi – hüüfide projektsiooni pindala cm²-s, pikkus cm-s ja diameeter mm-s. Projektsiooni pindala valem oli vastavalt:

$$PA \text{ cm}^2 = \frac{\text{pildi laius (cm)}}{\text{pildi laius (pikslites)}} \times \frac{\text{pildi kõrgus (cm)}}{\text{pildi kõrgus (pikslites)}} \times PA \text{ (pikslites)}$$

Pikkuse arvutamiseks arvutati pildi diagonaalid, mis seejärel jagati omavahel vastavalt järgnevale valemile:

$$\text{Pikkus (cm)} = \frac{\sqrt{(\text{pildi pikkus (cm)})^2 + (\text{pildi laius (cm)})^2}}{\sqrt{(\text{pildi pikkus (pikslites)})^2 + (\text{pildi laius (pikslites)})^2}} \times \text{pikkus (pikslites)}$$

Andmete normaaljaotust kontrolliti Kolmogorov-Smirnov ja Shapiro-Wilk testidega, ning kui andmed ei olnud normaaljaotusega, siis kasutati mitteparameetrilisi teste. Statistilist olulisust kontrolliti Kruskal-Wallis testiga järgneva parameetrite vahel: skanneri mõju juure kogupikkusele, keskmisele diameetrile ja kasvuaja pikkusele; kiirusgrupi mõju juurte keskmisele diameetrile ja kogupikkusele; erinevate ajagruppide, kiirusgruppide ja temperatuurigruppide vahelised mõjud juurte kasvukiirusele; erinevate ajagruppide ja temperatuurigruppide mõju hüüfide suhtelisele pikkusmuudule. Statistiliselt olulise seose esinemisel kontrolliti gruppide vahelisi erinevusi Dunn'i *post hoc* testiga. Dunn'i test valiti, sest valimid (eelkõige temperatuurigrupid) erinesid suuruselt. Regressioonanalüüsiga kontrolliti seoseid juurte kogupikkuse, keskmise diameetri, kasvuaja pikkuse ja keskmise kasvukiiruse vahel, juurte kasvukiiruse ja mullatemperatuuri vahel ning hüüfide käibe ja mullatemperatuuri vahel. Tulemused loeti statistiliselt oluliseks, kui p-väärtus oli väiksem kui 0,05 ($p < 0,05$). Tulemustes esitatud keskmised mullatemperatuuri, kasvujuurte keskmise kasvukiiruse, hüüfide koguproduktiooni, kao, suhtelise koguproduktiooni, suhtelise kao ja käibe väärtused on esitatud koos standardveaga. Andmeanalüüs ja joonised tehti programmi RStudio versiooniga 2023.12.2 (R Core Team, 2024), kasutades pakette *ggplot2* (Wickham, 2016), *dplyr* (Wickham et al., 2023) ja *FSA* (Ogle et al., 2025).

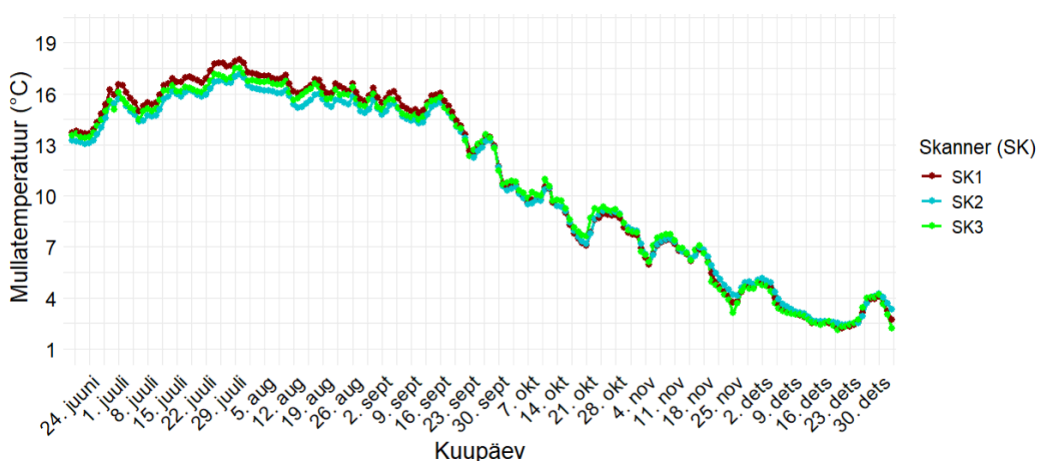
2.5. Töö autori roll

Töö autor osales uurimisteema kontseptuaalsetes aruteludes, katseala valimisel ning skannerite paigaldamisel. Töö autor viis läbi pildianalüüsid: piltide eeltöötamise, kasvujuurte kasvu mõõtmised programmiga WinRHIZO Tron, treenis masinõppeprogrammi RootPainter, mille abil töötas välja mudelid juure ja hüüfide kasvu hindamiseks. Andmeanalüüs, graafikud ning töö teoreetiline osa on loonud ja kirjutanud töö autor vastavalt juhendajate nõuannetele. Skannerite tehnilise lahenduse töötas välja Raivo Metsvaht, kes vastutas ka skannerite igapäevase töös hoidmise eest.

3. Tulemused

3.1 Sügisene mullatemperatuur

Mullatemperatuur oli langustrendis suve keskpaigast talve alguseni (Joonis 6). Vaadeldud perioodi kõige soojem kuu oli juuli (keskmine mullatemperatuur $16,2 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$). Kõige kõrgem mullatemperatuur esines 30. juulil olles $17,6 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. Augustis oli mullatemperatuur keskmiselt $16,1 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. Oktoobrist alates langes mullatemperatuur ka alla 9°C , olles keskmiselt $9,2 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Detsembriks oli keskmine mullatemperatuur $3,3 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$, millest esimesel skanneri oli mullatemperatuur $3,0 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$, teisel skanneril $3,5 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ ning kolmandal $2,6 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$. Erinevate skannerite juures mõõdetud mullatemperatuurid ei erinenud üksteisest ($p > 0,05$). Ööpäevased mullatemperatuuri varieeruvused olid samuti ebaolulised ($p > 0,05$) varieerudes vaid $0,45 \pm 0,04^{\circ}\text{C}$.

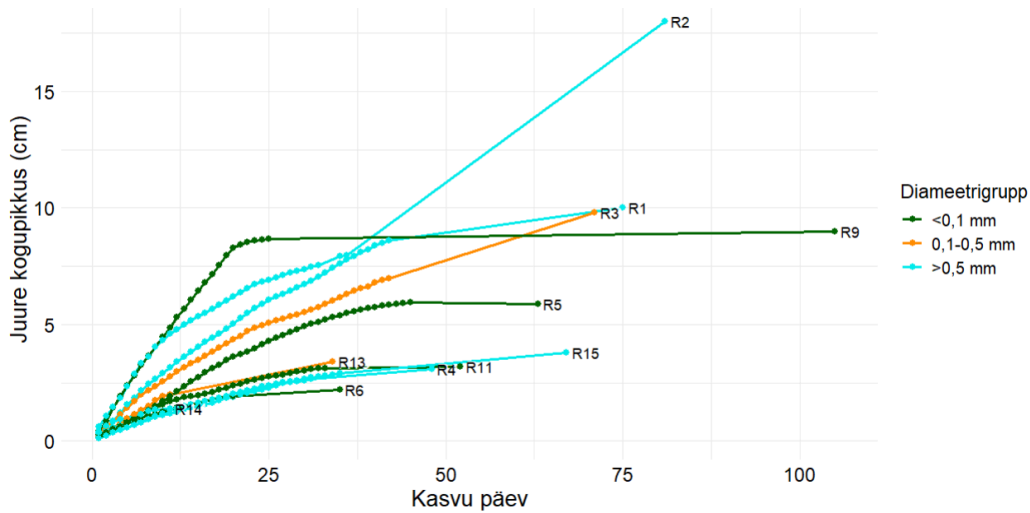


Joonis 6. Igapäevane keskmine mullatemperatuur uurimisperiodil kõigi kolme skanneri (SK) juures (eristatud värvidega), 10 cm sügavusel. $N = 591$ (197 SK kohta).

3.2. Kasvujuurte sügisene kasvudünaamika

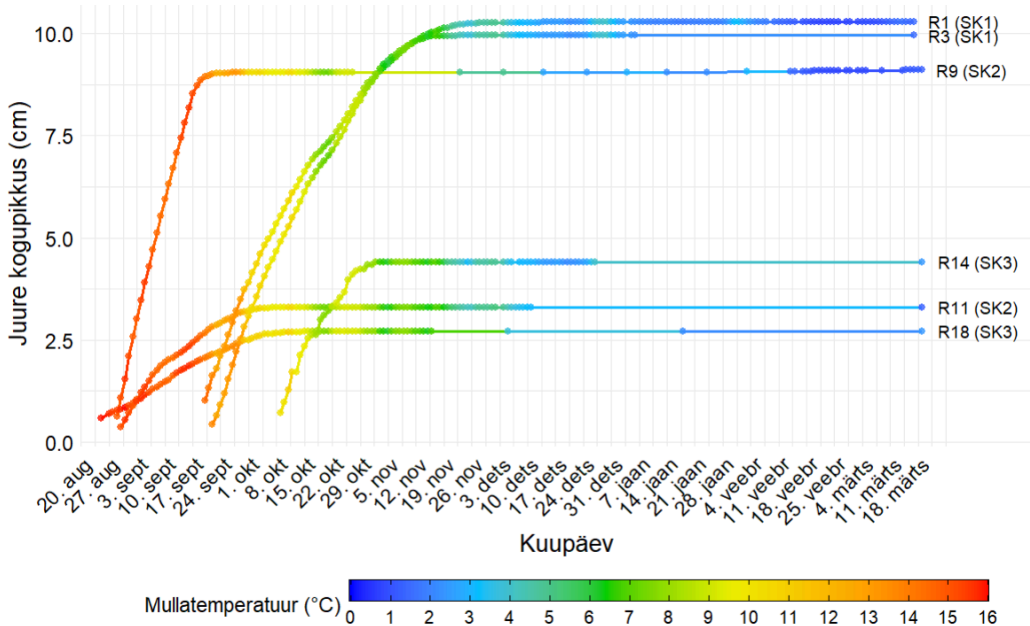
Ajavahemikul augustist kuni detsembrini analüüsitud 22 hariliku kuuse ja hariliku männi kasvu- ja juhtejuure keskmine kogupikkus oli 4,3 cm (Lisa 2). Kõige pikema juure kogupikkus küündis kasvuperioodi lõpuks 18 cm-ni, samas kui kõige lühema juure kogupikkus oli vaid 0,6 cm. Kogupikkus hõlmas alati kasvujuure teiskasvule üle läinud osa ehk juhtejuurt. Mõõdetud juurte diameeter varieerus 0,5–1,8 mm, keskmiselt 1,1 mm. Keskmine kasvuaja pikkus oli 59 päeva ning vahemik erines 20–110 päevani. Keskmine päevane kasvukiirus varieerus vahemikus 0,1–2,5 mm/päevas, keskmiselt 0,76

mm/päevas. 11 juurel 22st kasvasid basaalses osas imijuured. Välja toodud 22 juure puhul ei leitud seost juure kogupikkuse (cm) ja keskmise diameetri vahel (Joonis 7) ega ka juure kogupikkuse ja kasvuaja pikkuse (päevades) vahel. Ei leitud tõestust, et juure keskmine diameeter ja keskmine kasvukiirus (cm/päevas) ega keskmine diameeter ja kasvuaja pikkus oleksid omavahel seoses. Samuti ei mõjutanud skanner ($p > 0,05$) juure pikkust, keskmist diameetrit ega kasvuaja pikkust.



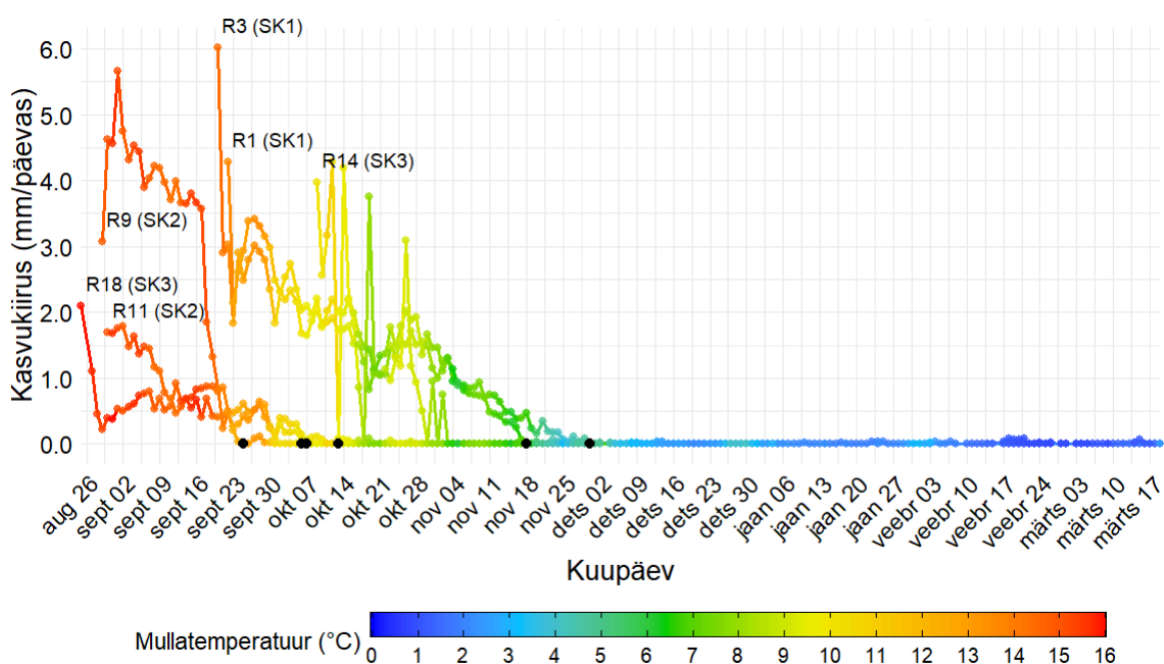
Joonis 7. Juurte diameetrigrupid (värviliselt) koos kogupikkusega. $N = 336$ (8–46 juure kohta).

Juurte kogupikkus tõusis järsult sügise alguses ning seejärel aeglustus kuni seiskumiseni koos mullatemperatuuri langusega (Joonis 8).



Joonis 8. Juurte kogupikkus igal päeval koos mullatemperatuuriga. R tähistab juure koodi ning sulgudes on vastava skanneri (SK) number. $N = 642$ (79–172 juure kohta).

Vaatlusperioodil täpsemalt mõõdetud 11 juure keskmine kasvukiirus oli $2,0 \pm 0,3$ mm/p, millest aeglase kasvuga kasvujuurte keskmine päevane kasvukiirus oli $1,1 \pm 0,1$ mm/p, keskmise kasvukiirusega juurtel $1,6 \pm 0,1$ mm/p ja kiire kasvukiirusega juurtel $3,2 \pm 0,5$ mm/p. Keskmine mullatemperatuur, millal juurte kasvukiirus langes esimest korda nullini oli $8,9 \pm 1,2^\circ\text{C}$ (varieeruvus $4,6\text{--}12,6^\circ\text{C}$) (Joonis 9). Talvel (detsember 2024 – märts 2025) oli juurte kasvukiirus nullilähedane.



Joonis 9. Juurte kasvukiirus koos mullatemperatuuriga. R tähistab juure koodi ning sulgudes on vastava skanneri (SK) number. Must täpp märgib kuna vastava juure kasvukiirus langes esimest korda 0 mm/p. N = 642 (79–172 juure kohta).

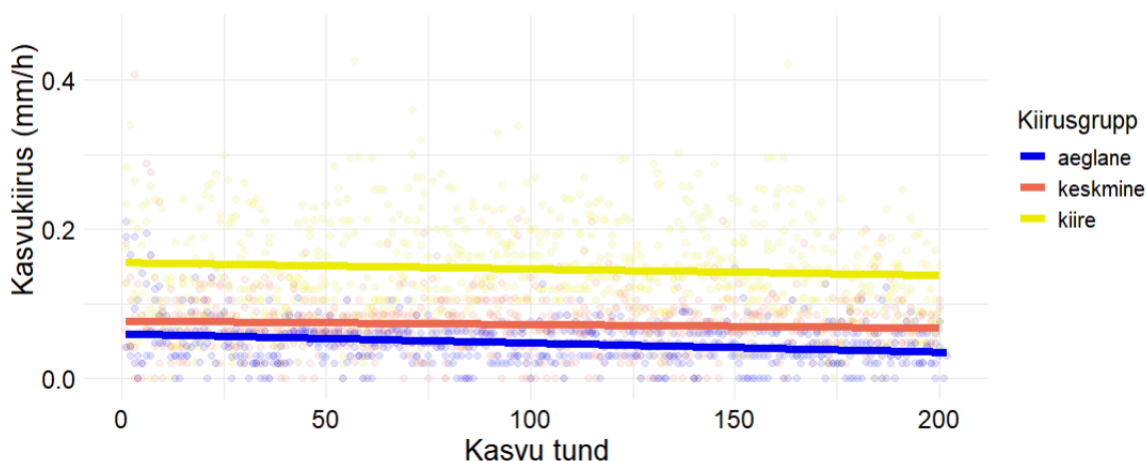
Kasvujuurte kasvukiirus oli positiivses korrelatsioonis mullatemperatuuriga ($R^2 = 0,15$; $p < 0,001$). Mullatemperatuuri langemisel kasvukiirus vähenes. Augustis oli kasvujuurte keskmine kasvukiirus $2,18 \pm 0,98$ mm/päevas, kui mullatemperatuur oli keskmiselt $15,4 \pm 0,1^\circ\text{C}$ (Tabel 2). Septembris keskmisel mullatemperatuuril $13,6 \pm 0,3^\circ\text{C}$ oli juurte keskmine kasvukiirus oli $2,0 \pm 0,5$ mm/päevas. Oktoobris langes keskmine kasvujuurte kasvukiirus alla ühe, olles $0,9 \pm 0,4$ mm/päevas kui keskmine mullatemperatuur oli langenud $9,2 \pm 0,1^\circ\text{C}$ -ni. Novembri keskmine kasvukiirus oli vaid $0,16 \pm 0,10$ mm/päevas kui mullatemperatuur oli keskmiselt $6,3 \pm 0,2^\circ\text{C}$. Detsembrist alates oli keskmine päevane kasvukiirus peaaegu null, olles detsembris $0,001 \pm 0,001$ mm/päevas ning vahemikus jaanuar kuni märts $0,004 \pm 0,003$ mm/päevas, keskmised mullatemperatuurid vastavalt $3,3 \pm 0,2^\circ\text{C}$ ning $1,8 \pm 0,2^\circ\text{C}$.

Tabel 2. Juurte keskmine kasvukiirus (mm/päevas) igal kuul koos vastava keskmise mullatemperatuuriga (°C).

Juur	R1 (SK1)	R3 (SK1)	R9 (SK2)	R11 (SK2)	R14 (SK3)	R18 (SK3)
alguse kp	22/09/24	20/09/24	29/08/24	30/08/24	09/10/24	25/08/24
alguse temp	13,59	14,42	14,8	15,0	10,08	15,91
lõpu kp	07/02/25	27/11/24	15/03/25	09/12/24	02/11/24	27/10/24
lõpu temp	1,9	4,3	1,1	3,3	7,8	9,1
Aug kasvukiirus	–	–	4,08 ± 0,05	1,69 ± 0,01	–	0,78 ± 0,29
Aug temp	16,5 ± 0,6	16,5 ± 0,6	15,2 ± 0,2	15,3 ± 0,3	15,6 ± 0,1	15,6 ± 0,1
Sept kasvukiirus	3,13 ± 0,20	3,00 ± 0,32	2,51 ± 0,36	0,88 ± 0,08	–	0,55 ± 0,03
Sept temp	12,9 ± 0,2	13,2 ± 0,2	14,2 ± 0,2	14,4 ± 0,2	13,2 ± 0,2	13,2 ± 0,2
Okt kasvukiirus	1,89 ± 0,07	1,63 ± 0,07	0,001 ± 0,001	0,04 ± 0,01	1,75 ± 0,03	0,08 ± 0,02
Okt temp	9,1 ± 0,2	9,1 ± 0,2	9,2 ± 0,2	9,2 ± 0,2	9,1 ± 0,2	9,4 ± 0,2
Nov kasvukiirus	0,53 ± 0,07	0,39 ± 0,08	0 ± 0	0 ± 0	0,03 ± 0,03	0 ± 0
Nov temp	6,0 ± 0,2	6,0 ± 0,2	6,2 ± 0,2	6,2 ± 0,2	6,0 ± 0,3	7,1 ± 0,1
Dets kasvukiirus	0,004 ± 0,002	0 ± 0	0 ± 0	0,002 ± 0,002	0 ± 0	0 ± 0
Dets temp	3,2 ± 0,1	3,2 ± 0,1	3,4 ± 0,8	4,0 ± 0,3	3,0 ± 0,2	3,0 ± 0,2
Talv kasvukiirus	0,003 ± 0,001	0 ± 0	0,02 ± 0,01	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Talv temp	1,7 ± 0,1	2,4 ± 0,2	1,3 ± 0,1	1,3 ± 0,1	2,3 ± 0,1	2,3 ± 0,1

R'nr' – juure kood, sulgudes skanneri (SK) number; alguse kp – kuupäev, mil juur kasvu alustas; lõpu kp – kuupäev, mil juurekasv lõppes; algus temp – vastav mullatemperatuur kasvu alguses (°C); lõpu temp – vastav mullatemperatuur juurekasvu lõpus (°C); temp – mullatemperatuur (°C) antud kuul; kasvukiirus – kasvujuure keskmine kasvukiirus antud kuul (mm/päevas); Talv – jaanuar kuni märts 2025. “–” tähistab juure puudumist antud ajavahemikul. Väärtuste järel on märgitud standardviga.

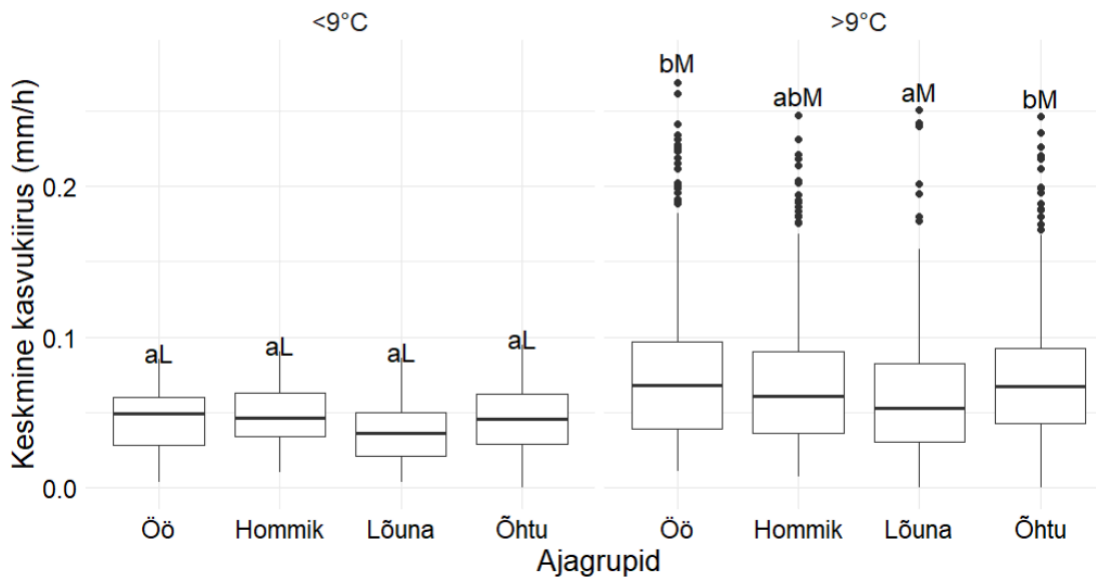
Joonis 10 illustreerib juurte kasvukiirust esimesel 200 tunnil peale kasvu algust, mis oli aluseks juurte erinevatesse kiirusgruppidesse jagamisel. Üllatavalt ei leitud keskmise diameetri ja juurte kasvu kiirusgrupi vahel seost. Seos leiti aga kiirusgrupi ja juure kogupikkuse vahel, kus kiire kiirusgrupi juured saavutasid pikema kogupikkuse (cm) kui aeglase kiirusgrupi kasvujuurte ($p < 0,05$). Seevastu keskmise kiirusgrupi juurte kogupikkus ei erinenud ei kiire ega aeglase kasvugrupi juurtest ($p > 0,05$).



Joonis 10. Juurte kasvukiirus ajas (esimesed 200 tundi). Üksikute juurte andmepunktid heledamalt; esile tõstetud iga kiirusgrupi trendijoon. Kiirusgrupid (eristatud värviliselt): aeglane ($< 0,05$ mm/h), keskmine ($0,05-0,1$ mm/h), kiire ($> 0,1$ mm/h). $N = 336$ (8–46 juure kohta).

3.2.1. Ööpäevane kasvudünaamika

Ajagrupi (öö, hommik, lõuna, õhtu) otsest mõju kasvujuurte kasvukiirusele ei täheldatud ($p > 0,05$), kuid ajagrupil ja mullatemperatuuril esines oluline koosmõju kasvukiirusele ($p < 0,001$). Üle 9°C mullatemperatuuril oli lõunane juurte keskmine kasvukiirus aeglasem kui öösel ja õhtul ($p < 0,001$) (Joonis 11). Alla 9°C mullatemperatuuril ajagruppide vahelist erinevust ei leitud ($p > 0,05$). Keskmine kasvukiirus oli alla 9°C -s madalam kui üle 9°C mullatemperatuuril ($p < 0,001$).



Joonis 11. Kasvujuurte ööpäevane kasvukiirus erinevates temperatuuri- ja ajagruppides. Ajagrupid: öö (00.00–06.00), hommik (06.00–12.00), lõuna (12.00–18.00), õhtu (18.00–00.00). Temperatuurigrupid: vasakul <9°C (N = 41–57 ajagrupis), >9°C (N = 246–254 ajagrupi kohta). ab kirjeldavad erinevusi ajagruppide vahel ühes temperatuurigrupis; LM kirjeldavad erinevusi temperatuurigruppide vahel ühes ajagrupis. Karpdiagrammil mediaan märgitud horisontaalselt, karbi piirid tähistavad 0,25 ja 0,75 kvantiile ning vurrud tähistavad $\pm 1,5 \times \text{IQR}$, erandid on üksikute andmepunktidena.

Juurte kasvukiirus erines sõltuvalt kiirusgrupist ($p < 0,001$). Kiire kiirusgrupi kasvujuured kasvasid keskmiselt umbes kaks korda kiiremini võrreldes keskmise kiirusgrupiga ja kolm korda kiiremini kui aeglasem kiirusgrupi kasvujuured (Tabel 3, $p < 0,001$).

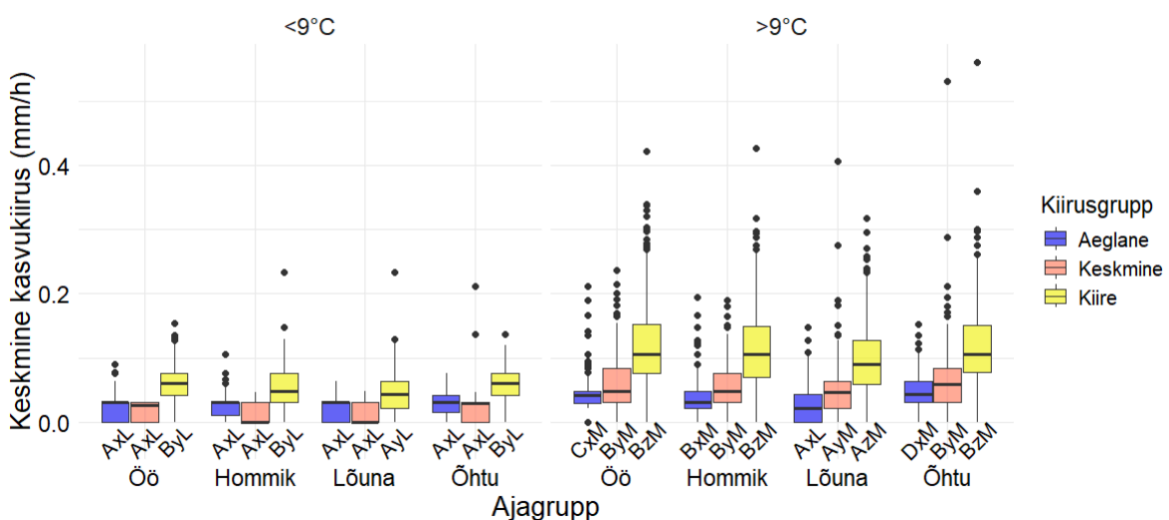
Tabel 3. Kiirusgruppide juurte keskmine tunniajane kasvukiirus (mm/h) \pm standardviga, vastavalt kiirusgrupile.

Kiirusgrupp	Kiirusgrupi vahemik (mm/h)	Kiirusgrupi juurte keskmine tunniajane kasvukiirus (mm/h)
Aeglane	< 0,05	0,048 \pm 0,001 A
Keskmine	0,05–0,1	0,073 \pm 0,002 B
Kiire	>0,1	0,147 \pm 0,002 C

ABC tähistavad olulist erinevust väärtuste vahel. N = 2148 (600–800 kiirusgrupi kohta).

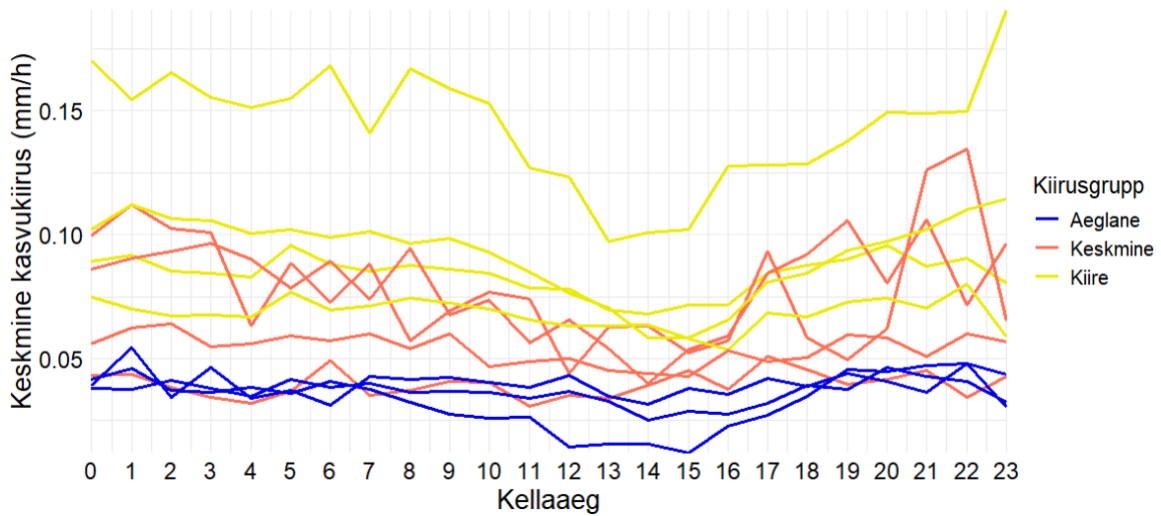
Kiirusgrupi ja ajagrupi koosmõju kasvukiirusele ei leitud ($p > 0,05$), kuid oluline koosmõju kasvukiirusele esines mullatemperatuuri, kiirusgrupi ning ajagrupi vahel ($p < 0,01$). Alla 9°C mullatemperatuuril kasvasid kiire kiirusgrupi kasvujuured lõunal aeglasemalt kui

hommikul, õhtul ja öösel ($p < 0,01$) (Joonis 12). Aeglase ja keskmise kiirusgrupi juurtel ööpäevast erinevust ei täheldatud. Üle 9°C mullatemperatuuril esines iga kiirusgrupi juurtel ööpäevane rütm ($p < 0,001$). Lõunane kasvukiirus oli teistest ajagrupidest aeglasem olenemata juure kiirusgrupist ($p < 0,05$). Aeglase kiirusgrupi kasvujuurte oli üle 9°C mullatemperatuuril hommikune kasvukiirus aeglasem kui õhtul ($p < 0,0001$) ja öösel ($p < 0,05$) ning õhtune kasvukiirus kiirem kui öine kasvukiirus ($p < 0,05$). Alla 9°C mullatemperatuuril olid iga ajagrupi siseselt kiire kiirusgrupi juured kogu aeg kiirema kasvukiirusega kui aeglase või keskmise kiirusgrupi juured ($p < 0,0001$), samas kui aeglase ja keskmise kiirusgrupi juurte vahel üheski ajagrupis erinevust ei leitud. Üle 9°C mullatemperatuuril erinesid kõikide kiirusgruppide keskmised kasvukiirused üksteisest, igas ajagrupis ($p < 0,0001$). Peaaegu mistahes kiirusgrupi juured kasvasid igas ajagrupis aeglasemalt $<9^{\circ}\text{C}$ mullatemperatuuril võrreldes $>9^{\circ}\text{C}$ mullatemperatuuriga ($p < 0,01$), välja arvatud aeglase kiirusgrupi juured lõunasel ajaperioodil, mille puhul erinevust kasvukiiruses ei leitud.



Joonis 12. Erineva kasvukiirusega kasvujuurte keskmine kasvukiirus (mm/h) erinevas temperatuuri- ja ajagrupis. Ajagrupid: öö (00.00–06.00), hommik (06.00–12.00), lõuna (12.00–18.00), õhtu (18.00–00.00). Kiirusgrupid: aeglane ($< 0,05$ mm/h), keskmine (0,05–0,1 mm/h), kiire ($> 0,1$ mm/h). Temperatuurigrupid: vasakul $<9^{\circ}\text{C}$ ($N = 12$ –210 ühe aja- ja kiirusgrupi kohta) ning paremal $>9^{\circ}\text{C}$ ($N = 372$ –578 ühe aja- ja kiirusgrupi kohta) mullatemperatuur. ABCD kirjeldavad erinevusi ajagrupidest vahel ühes temperatuurigrupis ja kiirusgrupis, xyz kirjeldavad erinevusi kiirusgruppide vahel ühes temperatuurigrupis. LM kirjeldavad erinevusi temperatuurigrupi vahel ühes ajagrupis ja kiirusgrupis. Karpdiagrammil mediaan märgitud horisontaalselt, karbi piirid tähistavad 0,25 ja 0,75 kvantiile ning vurrud tähistavad $\pm 1,5 \times \text{IQR}$, erandid on üksikute andmepunktidena.

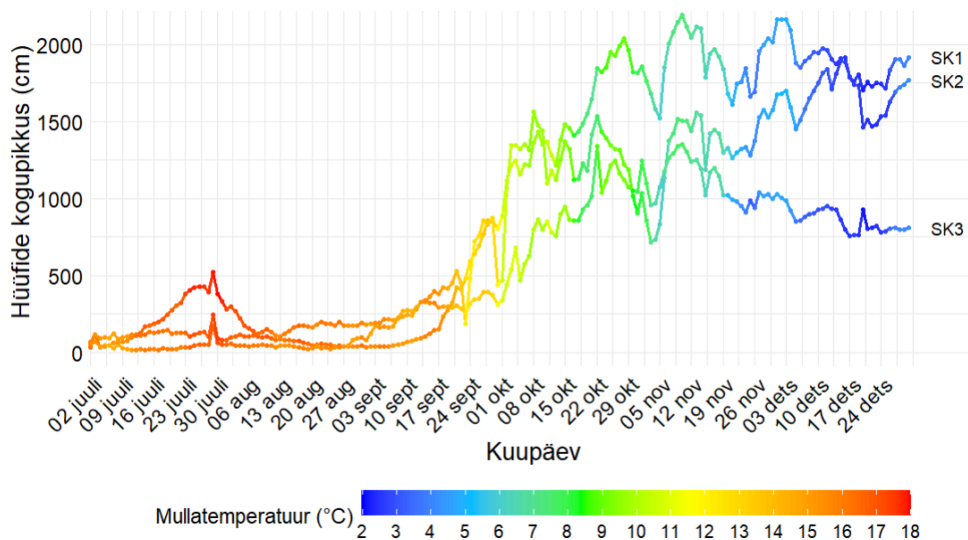
Joonis 13 illustreerib juurte keskmistatud ööpäevast kasvudünaamikat iga kellaaja kohta, eri kiirusgruppides. Igal kiirusgrupil toimub pärastlõunal (12–18) langus kasvukiiruses.



Joonis 13. Juurte keskmine tunniajane kasvukiirus igal kellaajal, eri kiirusgruppides. Kiirusgrupid eristatud eri värvidega, iga joon tähistab ühte juurt. Kiirusgrupid: aeglane ($< 0,05$ mm/h), keskmine ($0,05–0,1$ mm/h), kiire ($> 0,1$ mm/h). $N = 264$ (24 juure kohta).

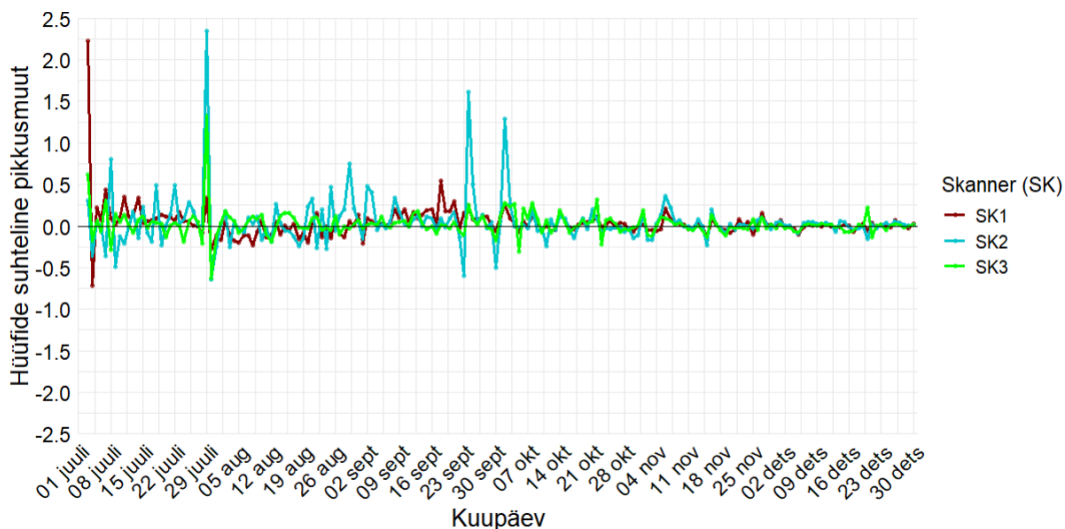
3.3. Hüüfide kasvudünaamika

Koheselt peale skannerite paigaldamist, juulis ja augustis mullatemperatuuril $15,8 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$, oli hüüfide kogupikkus valdavalt madal (Joonis 14). 30. juulil ehk perioodi kõige soojemal päeval ($17,6 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$) täheldati igal skanneril hüüfide lühiajalist kiiret kasvu. Hüüfide kasvu häiringujärge stabilisatsioon toimus valdavalt kolme kuu jooksul. Hüüfide kiire suksessioon häiringujärgselt värskelt segatud mullal toimus septembris, ühe kuu jooksul, kui mullatemperatuur oli keskmiselt $13,6 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ ja sademeid oli rohkem. Oktoobrist alates, mil mullatemperatuur oli keskmiselt $6,3 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$, hüüfide produktsiooni ja kao fluktuatsioonid stabiliseerusid. Skanneritel SK2 ja SK3 kasvate hüüfide kogupikkused ei erinenud statistiliselt ($p > 0,05$), kuid erinesid (ehk olid väiksemad) esimese skanneri (SK1) kogupikkuse väärtustest ($p < 0,01$) (Joonis 14).



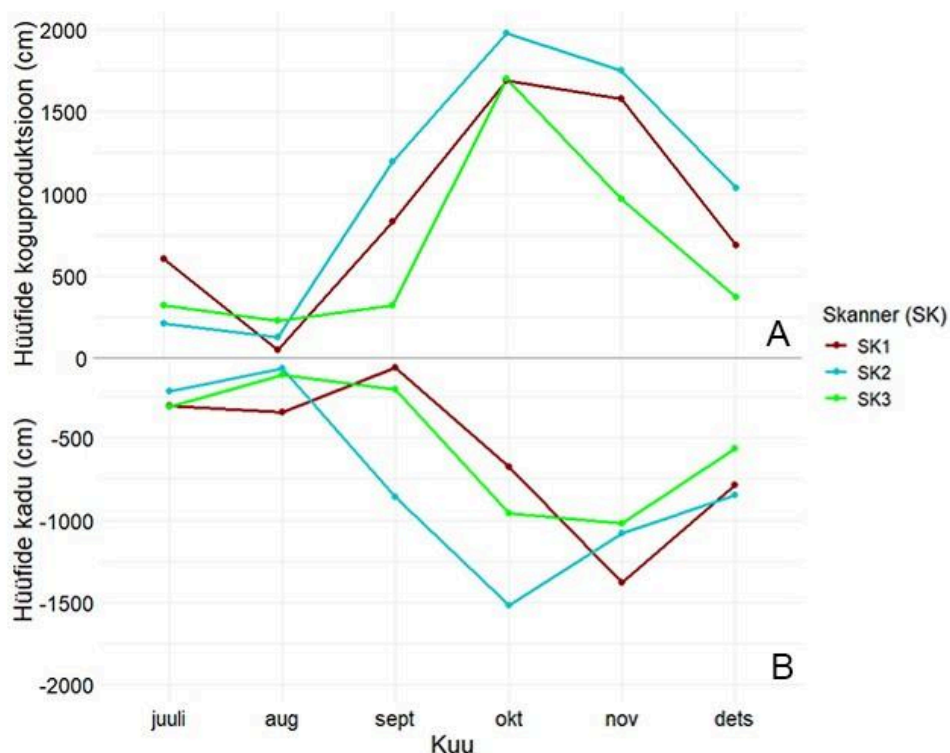
Joonis 14. Hüüfide kogupikkus koos vastava mullatemperatuuriga (eristatud värviliselt iga skanneri (SK) kohta). N = 546 (182 SK kohta).

Hüüfide suhteline pikkusmuut varieerus ajas, esimesel skanneril oli kõige suurem pikkusmuutu väärtus (2,2) juuli alguses. Kõige suuremat piiki täheldati 29. juulil (Joonis 15), kus kõige kõrgemad RHER väärtused olid teisel ja kolmandal skanneril, vastavalt 2,3 ning 1,3. Järgneval päeval oli samadel skanneritel märgatav RHER langus, väärtusega -0,6 mõlemal skanneril ehk kiirelt moodustunud hüüfid kadusid ajalise nihkega, aga kiiresti. Teisel skanneril esines üksikuid kõrgemaid väärtuseid ka sügise alguses näiteks 24. septembril ja 2. oktoobril, väärtustega 1,6 ning 1,3. Neile eelnevalt olid RHER väärtused samal skanneril madalad – 23. ja 30. septembril mõlemal -0,5.



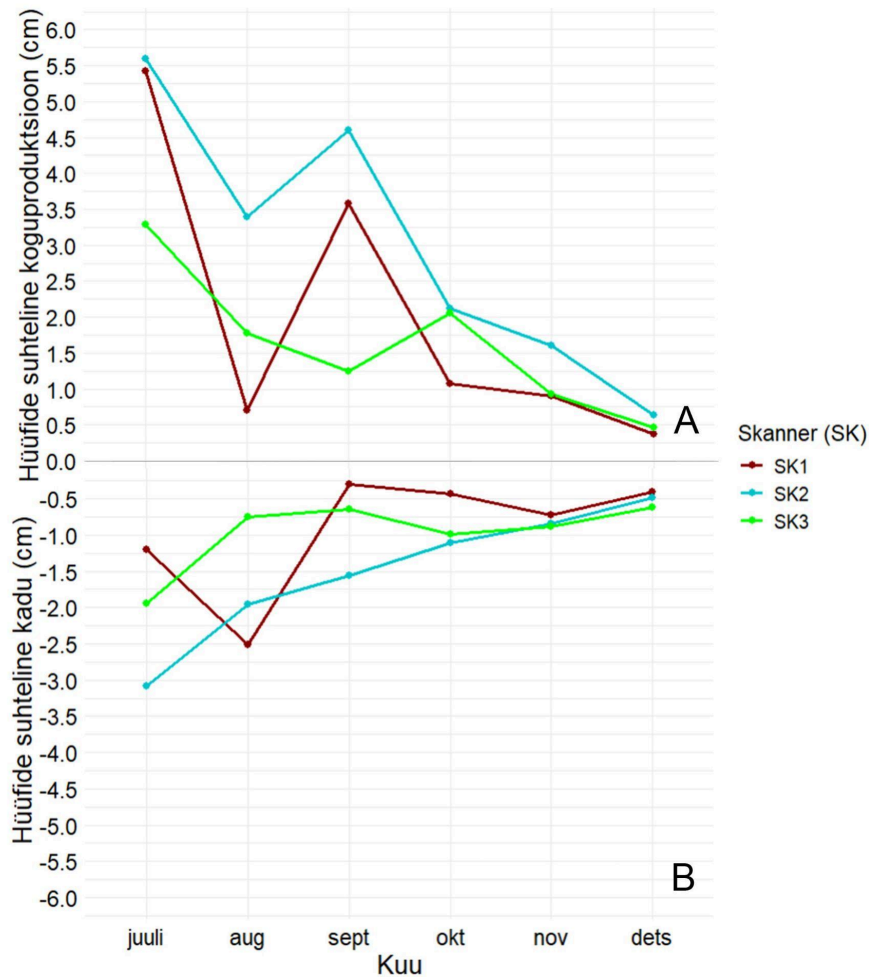
Joonis 15. Suhteline hüüfide pikkusmuut (cm/cm) ajas, igal skanneril. N = 531 (177 SK kohta).

Ühe skanneri pindala kohta arvatud hüüfide koguproduksiooni ja kao väärtused olid skannerite vaheliselt sarnases suurusjärgus (Joonis 16). Hüüfide koguproduksioon ja kadu olid samuti proportsionaalsed, kus suuremale koguproduksioonile järgnes ka suurem kadu. Kogu ajavahemiku keskmine kuine koguproduksioon oli 871 ± 152 cm ning kadu -629 ± 106 cm. Kõige väiksem koguproduksioon (137 ± 50 cm) ja kadu (-180 ± 82 cm) esinesid augustis; kõige kõrgem koguproduksioon oli oktoobris (1790 ± 94 cm) ning kõige suurem kadu novembris (-1159 ± 112 cm). Detsembriks langes hüüfide kuine koguproduksioon väärtuseni 699 ± 192 cm ning kadu oli vastavalt -731 ± 85 cm.



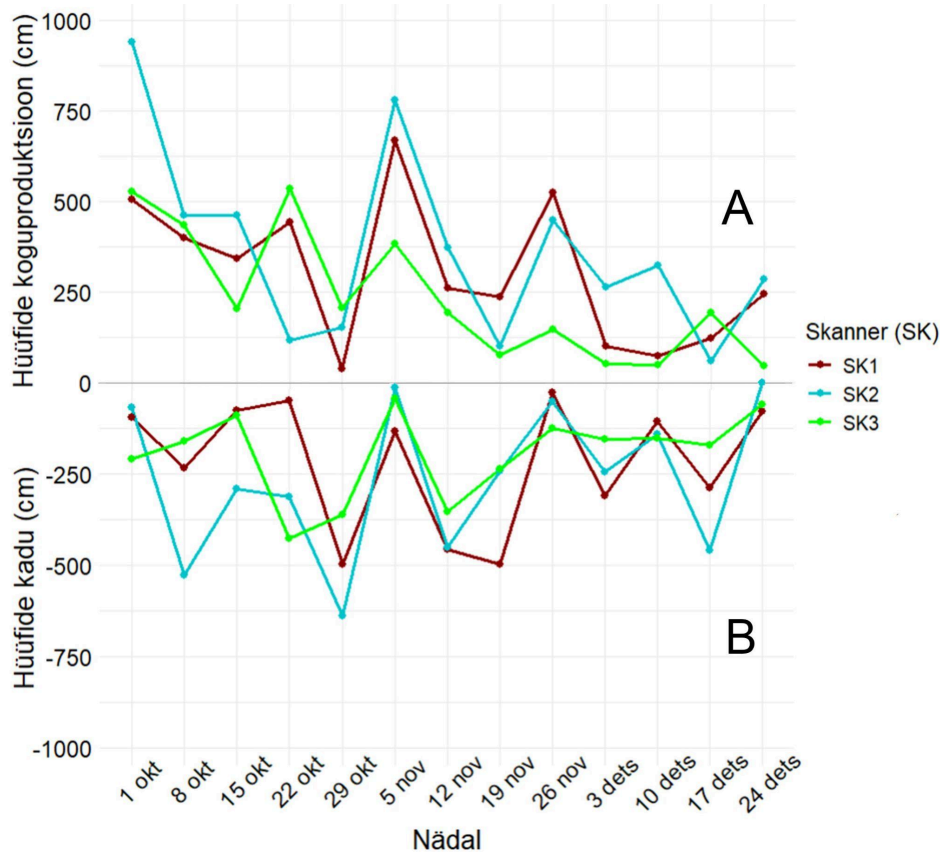
Joonis 16. Seenehüüfide kuine koguproduksioon (A) ja kadu (B). Skannerid (SK) eristatud värvidega. $N = 32$ (A+B; 6 ühe SK kohta).

Hüüfide suhteline kuuajane koguproduksioon ja suhteline kadu vähenesid juulist detsembrini (Joonis 17). Kogu kasvuperioodi kuine suhteline koguproduksioon oli keskmiselt $1,9 \pm 0,6$ cm, esimesel skanneril vastavalt $1,0 \pm 0,8$, teisel $3,0 \pm 0,8$ ning kolmandal $1,6 \pm 0,4$ cm. Kogu perioodi suhteline kadu oli keskmiselt $-1,1 \pm 0,2$ cm (SK1 $-0,9 \pm 0,3$, SK2 $-1,5 \pm 0,4$ ning SK3 $-1,0 \pm 0,2$ cm). Juulis oli suhteline koguproduksioon keskmiselt $4,8 \pm 0,7$ cm (esimesel ja teisel skanneril $5,5 \pm 0,1$ cm ning kolmandal skanneril $3,3$ cm), samas kui detsembris oli kõigi skannerite suhteline koguproduksioon $0,5 \pm 0,1$ cm. Juulis oli suhteline kadu kuus keskmiselt $-2,1 \pm 0,6$ cm, millest esimese ja kolmanda skanneri suhteline kadu oli $-1,6 \pm 0,4$ cm ning teisel skanneril $-3,1$ cm. Detsembris oli iga skanneri suhteline kuine kadu $-0,5 \pm 0,1$ cm.



Joonis 17. Seenehüüfide kuine suhteline koguproduktioon (A) ja suhteline kadu (B). Skannerid (SK) eristatud värvidega. $N = 32$ (A+B; 6 ühe SK kohta).

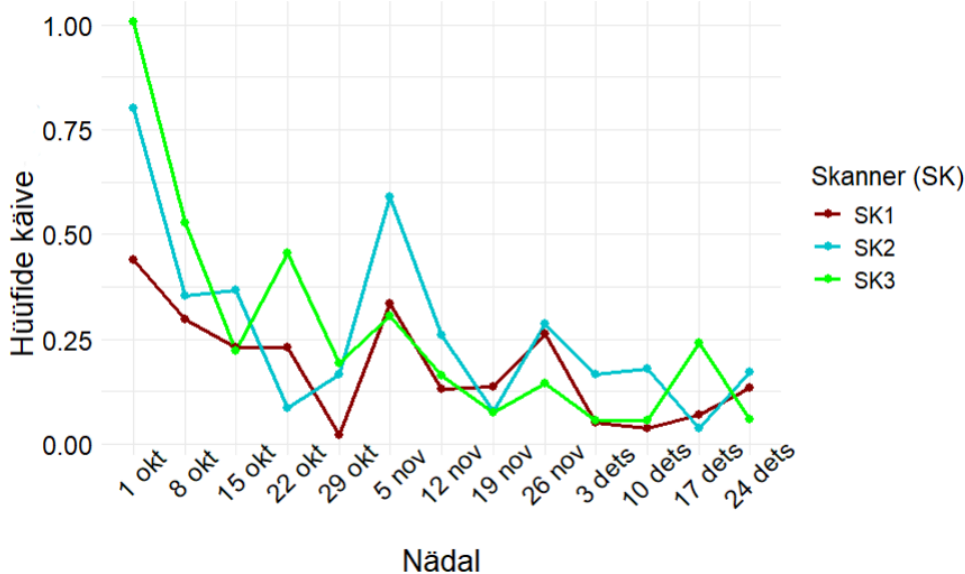
Iga skanneri hüüfide koguproduktiooni ja kao mustritel oli sarnane tendents (Joonis 18). Koguproduktioon ja kadu olid omavahel nihkes. Perioodil oktoober–detsember oli hüüfide koguproduktioon keskmiselt 302 ± 35 cm ning kadu keskmiselt -226 ± 27 cm ühe skanneri pinna kohta. Kõige suurem koguproduktioon oli oktoobri esimesel nädalal väärtusega 658 ± 141 cm. Kõrge produktioon oli ka nädalal 5–11 november, mil koguproduktioon oli 611 ± 118 cm, millele järgneval nädalal oli kadu -421 ± 33 . Kõige suurema hüüfide nädalase kao ajal (algusega 29. oktoober), kui kadu oli -499 ± 81 , esines vastavalt ka perioodi kõige madalam koguproduktioon (132 ± 50).



Joonis 18. Seenehüüfide nädalane koguproduksioon (A) ja kadu (B) skanneeritava pinna kohta; nädal, tähistatud nädala esimese päeva kuupäevaga; skannerid (SK) eristatud värvidega. N = 78 (A+B; 13 ühe SK kohta).

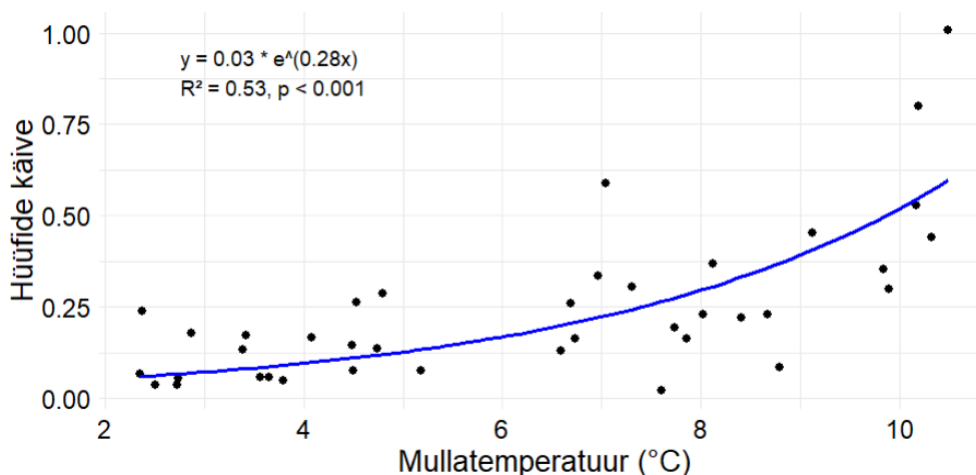
Hüüfide suhteline koguproduksioon oli iganädalaselt keskmiselt $0,4 \pm 0,2$ cm ning suhteline kadu $-0,28 \pm 0,05$ cm (vastavaid andmeid ei ole esitatud). Nädalane hüüfide suhteline kadu oli kõige suurem pärast suvist kolonisatsiooni. Teisel skanneril oli kõige suurem suhteline koguproduksioon ning vastavalt ka kõige suurem suhteline kadu.

Hüüfide nädalane käive oktoobrist detsembrini oli keskmiselt $0,24 \pm 0,03$ (Joonis 19). Kõige kiirem käive oli oktoobri esimesel nädalal. Terve oktoobri nädalane käive oli keskmiselt $0,3 \pm 0,1$ (esimesel skanneril keskmiselt $0,2 \pm 0,1$; teisel skanneril $0,4 \pm 0,1$ ning kolmandal $0,5 \pm 0,1$ nädalas), novembrisi $0,23 \pm 0,04$ ning detsembris $0,10 \pm 0,02$.



Joonis 19. Hüüfide nädalane käive iga skanneri (SK) kohta. Nädal, tähistatud nädala esimese päeva kuupäevaga; skannerid eristatud värviliselt. N = 39 (13 SK kohta).

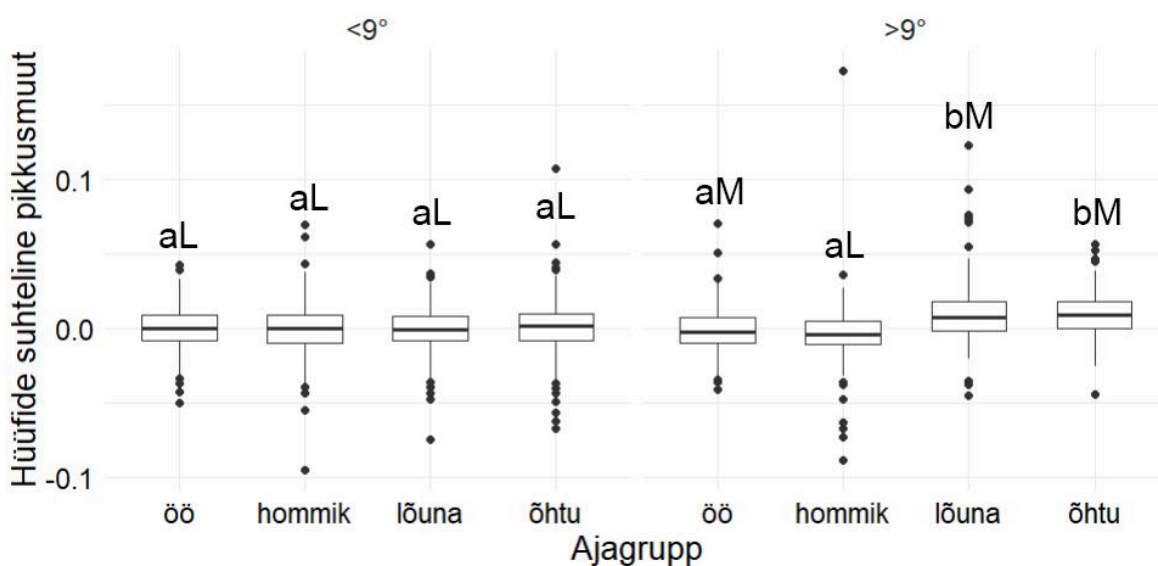
Hüüfide kuine käive kogu katse vältel (juuli–dets) oli keskmiselt $1,8 \pm 0,3$. Suktsessiooni eelselt oli käive juulis $3,7 \pm 0,9$ ning augustis $1,7 \pm 0,7$. Suktsessiooni ajal käive tõusis, olles septembris $2,4 \pm 0,6$. Sügisperioodi (oktoober–detsember) käive oli $1,0 \pm 0,2$, millest käive oli oktoobris $1,5 \pm 0,2$, novembris $1,0 \pm 0,2$ ning detsembris $0,5 \pm 0,1$. Hüüfide nädalane käive sügisperioodil (oktoober–detsember) oli positiivses korrelatsioonis mullatemperatuuriga ($R^2 = 0,53$; $p < 0,001$), kus käive oli kiirem soojemal mullatemperatuuril (Joonis 20).



Joonis 20. Nädalase hüüfide käibe seos mullatemperatuuriga. N = 39 (13 ühe SK kohta).

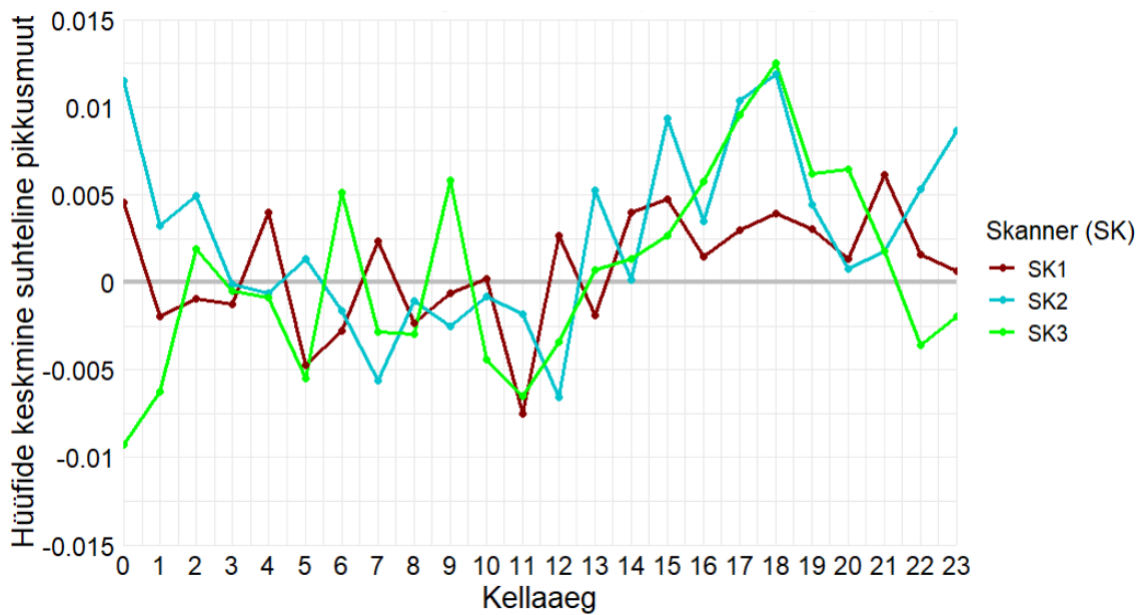
3.3.1. Ööpäevane kasvudünaamika

Üle 9°C mullatemperatuuril mõjutas ajagrupp hüüfide pikkusmuutu (RHER, cm/h) ($p < 0,001$). Üle 9°C mullatemperatuuril oli hüüfide tunniajane pikkusmuut hommikul ja öösel väiksem kui lõunal ja õhtul ($p < 0,05$) (Joonis 21). Alla 9°C mullatemperatuuril erinevust ajagruppide vahel ei leitud. Hüüfide suhteline pikkusmuut oli alla 9°C mullatemperatuuril öösel, lõunal ja õhtul oluliselt väiksem kui kõrgema mullatemperatuuriga grupis ($p < 0,01$). Hommikuse suhtelise pikkusmuudu ja mullatemperatuuri vahel seost ei suudetud tõestada.



Joonis 21. Hüüfide suhteline pikkusmuut <9°C ($N = 125-126$ ajagrupis) ja >9°C ($N = 226-243$ ajagrupi kohta) mullatemperatuuril erinevates ajagruppides. ab kirjeldavad suhtelise pikkusmuudu erinevusi ajagruppide vahe; LM kirjeldavad erinevusi vastavate ajagruppide mullatemperatuuri vahel. Karpdiagrammil mediaan märgitud horisontaalselt, karbi piirid tähistavad 0,25 ja 0,75 kvantiile ning vurrud tähistavad $\pm 1,5 \times IQR$, erandid on üksikute andmepunktidena.

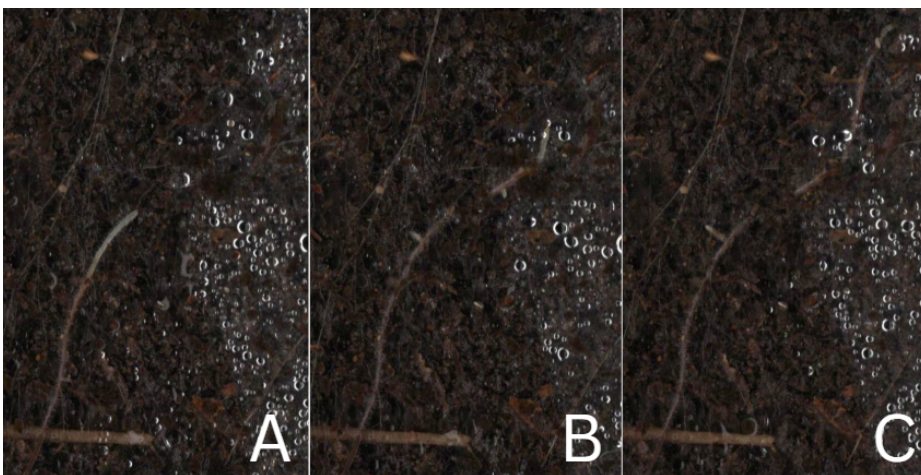
Hüüfide suhteline pikkusmuut oli kõige kõrgem pärastlõunal ja õhtul (15–20), eriti skanneritel 2 ja 3 (Joonis 22).



Joonis 22. Keskmine hüüfide suhteline pikkusmuut igal skanneril (SK, eristatud värvidega). $N = 72$ (24 SK kohta).

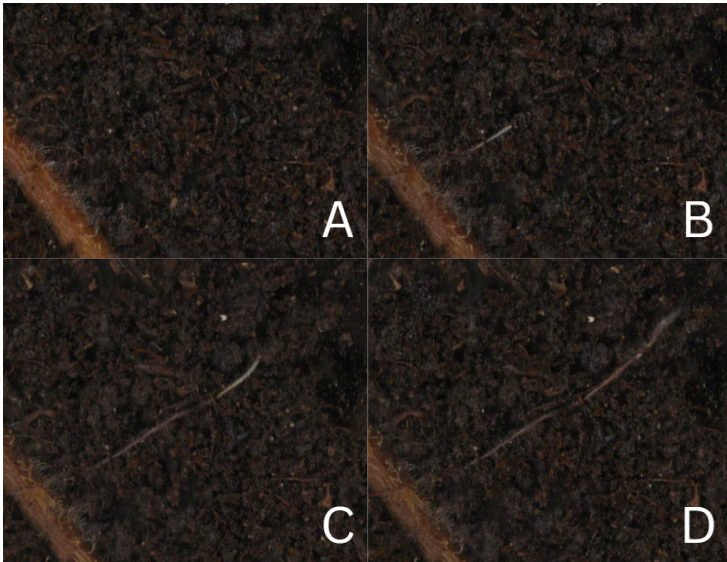
3.4. Alustaimestiku juurte kasvudünaamika kirjeldus

Alustaimestiku juured kasvasid ka talvel. Näiteks üks alustaimestiku juur kasvas kolmandast jaanuarist kolmanda veebruarini 5,1 mm (Joonis 23) ning märtsiks veel 4,2 mm.



Joonis 23. Näide alustaimestiku kasvust talvel – jaanuaris (A), veebruaris (B) ja märtsis (C); suurendus 15x.

Skanneri teises kohas kasvas üks alustaimestiku juur jaanuarist veebruarini 4,7 mm (Joonis 24). Sama juur oli märtsiks kasvanud veel 7,2 mm võrra ning aprilli alguseks 3,3 mm võrra. Keskmine mullatemperatuur jaanuaris oli 2,2°C, veebruaris 1,5°C ja märtsis 1,2°C.



Joonis 24. Teine näide alustaimestiku kasvust talvel – jaanuaris (A), veebruaris (B), märtsis (C) ja aprillis (D); suurendus 15x.

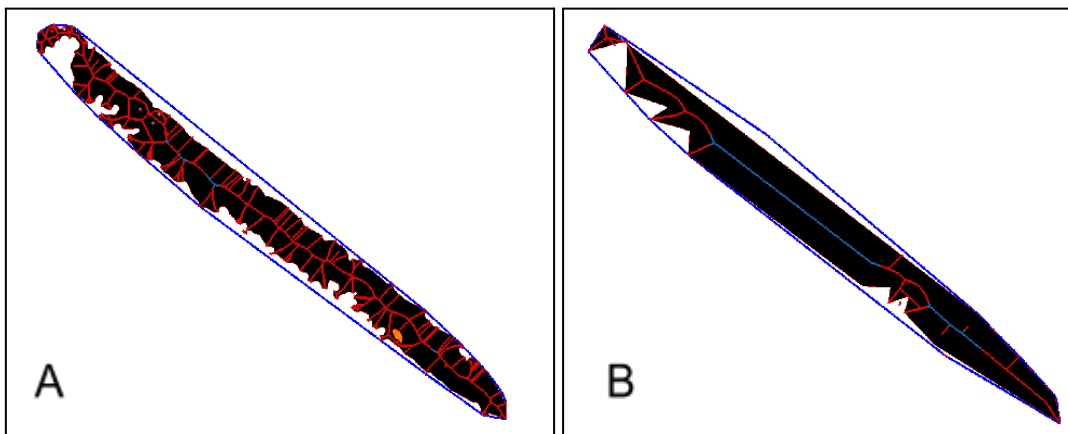
3.5. Juurekasvu mõõtmistäpsus

Heterogeensel taustal oleva juurepildi automaatseks mõõtmiseks tuvastati RootPainteri abiga juur taustast (Joonis 25). Binaarpildi juurepind oli ebaühtlane, kuna juur oli kohati kaetud mullaosakestega, mida RootPainterit tuvastama ei õpetatud.



Joonis 25. Originaalpilt juurest heterogeensel taustal (vasakul) ning RootPainteri poolt tuvastatud binaarpilt vastavast juurest (paremal).

Korrapäratu kujuga juure binaarpildi analüüs programmiga RhizoVision Explorer oli raskendatud (Joonis 26A). Seda iseloomustab rohkel arvul punaseid ja siniseid jooni üle musta juure kujundi: RhizoVision Explorer märgib iga juure ühe joonena, millest suurema diameetriga juured värvitakse siniseks ja väiksema diameetriga juured punaseks (Seethepalli *et al.*, 2021). Seega arvas programm, et tegemist on ühe juure asemel mitmete juurtega. Kasutades äärte silumise funktsiooni, saab kujutist juurest lihtsustada (Joonis 26B). Siiski esines juure binaarpildil sügavamaid sisselõikeid, mida silumine ei parandanud.



Joonis 26. RhizoVision Exploreri poolt analüüsitud juur vaikimisi seadistusega (ehk ilma ääri silumata (A) ning äärte silumise seadistusega tugevusel 25 (B).

Juure parameetrid võivad erineda sõltuvalt analüüsiks kasutatavast programmist (Tabel 4). Referentsiks loeti manuaalselt WinRHIZO Tron 2018 programmiga analüüsitud väärtuseid. Reaalsusele vastavaks juure pikkuseks loeti 3,1 cm. RootPainteriga oli pikkus rohkem kui poole võrra suurem, olles 5,2 cm. RhizoVision Exploreri tulemus sõltus seadistusest, kus vaikimisi seadistusel oli pikkus rohkem kui 4 korda suurem referentsväärtusest. Seadistuse muutmisel (segmenteeritud objekti servade silumine) oli tulemus tunduvalt täpsem, olles siiski ülehinnatud, juure pikkus vastavalt 4,4 cm. Projektsiooni pindala hinnang oli RootPainteril palju täpsem, olles umbes 25% võrra ülehinnatud. RhizoVision Explorer hindas vaikimisi seadistusel juure pindala peaaegu neljakordselt üle, samal ajal keskmist diameetrit alahinnates. Kui RhizoVision Exploreris kasutati servade silumise funktsiooni, oli pindala ülehinnang kahekordne ning keskmine diameeter ülehinnatud. RootPainteri hinnang diameetrile oli umbes seitse korda tegelikust väärtusest suurem.

Tabel 4. Erinevate programmide poolt analüüsitud juure mõõtmised. Andmed juurelt R2 (SK1), mõõdetud 07.09.2024 kell 21.

Programm	Juure pikkus	Projektsiooni pindala	Pindala	Keskmine diameeter
WinRHIZO Tron 2018	3,1 cm	0,4 cm ²	1,1 cm ²	1,2 mm
RootPainter	5,2 cm	0,5 cm ²	–	8,1 mm
RhizoVision Explorer	13,4 cm	–	4,0 cm ²	0,9 mm
RhizoVision Explorer (silutud)	4,4 cm	–	2,1 cm ²	1,5 mm

RhizoVision Explorer (silutud) puhul kasutati äärte silumise seadistust (edge smoothing, threshold 25).

4. Arutelu

4.1. Juurte kasvudünaamika

Käesolevas töös, esmakordselt Eestis kasutati skannereid metsamulla ökosüsteemi vaatluseks *in situ*, võimaldades tunniajase täpsusega jälgida puittaimede kasvujuurte ja seenehüüfide kasvudünaamikat. Selline suure sagedusega andmestik avab seni ligipääsmatu akna maa-alusele elustikule ning aineringetele mullas, mis on oluline boreaalsete ökosüsteemide tuleviku prognoosimiseks ja kliimamuutustele reageerimise mudelite täpsustamiseks. Kuigi vaatlused algasid kohe peale skannerite paigaldamist, ilmus esimene juur skanneritele peale kahekuist stabiliseerumise perioodi. Kolmele skannerile kokku kasvas vaatlusperioodi jooksul 22 selgesti eristatavat kasvujurt, mis võib viidata skannerite paigaldamisel katki lõigatud juurte asendumisele, sest kasvujuurte osakaal peenjuurestikus on tavaliselt kõige väiksem, ning jääb harilikul kuusel <10% (Sell *et al.*, 2024). Häiringujärgne peenjuurestiku taastumine rohkemate kasvujuurte moodustumise kaudu on kirjeldatud ka teistes skannerimetoodikat kasutavates töodes (Ding *et al.*, 2020; Nakahata, 2020). Vaadeldud 22 juure kogupikkus varieerus märkimisväärselt ehk 0,6 sentimeetrist 18 sentimeetrini. Ka nende läbimõõt ning kasvuaja pikkus olid erinevad, aga kasvujuurte kogupikkus ja läbimõõt omavahel ei korreleerunud. Seega vastupidiselt esimesele hüpoteesile ei leitud seost kasvujuurte kasvukiiruse ja nende keskmise läbimõõdu vahel. Varasemalt on olulist positiivset korrelatsiooni juurte diameetri ja kasvukiiruse vahel täheldatud, näiteks harilikul tammel (Pages, 1995), harilikul maisil (Cahn, 1989), lookjas mägimännil (Mason *et al.*, 1970) ja kalifornia lõhnaseedril (Wilcox, 1962). Wilcox (1962) märkis veel, et juurte kasvukiirus oli rohkem seotud juure diameetri kui juure järguga. Samas on Mao jt (2013) täheldanud, et sama diameetriklassiga kasvujuurted võivad erineda oma kasvukiiruse poolest, mida kinnitavad ka käesoleva töö tulemused. Comas ja Eissenstat (2004) täheldasid hoopis vastupidist seost, kus kiirekasvuliste puude kiiresti kasvavad peenjuured olid väiksema diameetriga võrreldes üldiselt aeglasema kasvuga puude peenjuurtega. Colombi jt (2017) arutlesid, et paremaks peenjuurte kasvukiiruse ennustamiseks sobiv tegur on hoopis juuretipu kuju, mida testiti hariliku nisu variatsioonidel. Puu juurtel teooriat kontrollitud pole. Käesolevas töös ei leitud seost ka juurte kogupikkuse ja keskmise diameetri vahel, mida oma töös on näidanud näiteks King jt (2002). Käesoleva töö valim võis olla seose tuvastamiseks ka hoopis liiga väike, samal ajal kui kasvu- ja juhtejuurte individuaalne erinevus oli suur. Kuna skanneritel esinevaid puujuuri oli vaid veidi üle kahekümne ja kõikide analüüsitud juurte kasv ei toimunud samal ajal, siis ka erinevused kasvutingimustes võisid mõjutada

seoste puudumist. Lisaks kuna skannerite piltidelt on näha vaid üksikute juurte kasvudünaamikat, siis kogu juurestiku kasvu selliselt hinnata pole võimalik.

Kooskõlas üldteadmistega oli kasvujuurte kasvukiirus positiivses korrelatsioonis mullatemperatuuriga, mis ei tõusnud katse vältel juurte kasvukiirust limiteeriva tasemini ($>18^{\circ}\text{C}$, Lahti *et al.*, 2005; Lyr, 1996). Kasvujuurte kasvasid kiiremini üle 9°C mullatemperatuuril ja aeglustusid madalamal temperatuuril, mis oli vastavuses teise hüpoteesi ning varasema kirjandusega (Kilpeläinen *et al.*, 2019; Lahti *et al.*, 2005; Lopushinsky & Max, 1990; Vapaavuori *et al.*, 1992). Üksikud juured kasvasid aeglaselt ka madalamatel, alla 6°C mullatemperatuuridel, mida on leitud ka varem (Alvarez-Uria & Körner, 2007; Lopushinsky & Max, 1990). Mullatemperatuuri vahemik, kus juurte kasvukiirus langes nullini varieerus $4,6\text{--}12,6^{\circ}\text{C}$ -ni. Varasemalt on täheldatud, et erinevate puittaimede juurekasv ei ole ühtlane ning 10–20% primaarsetest juurtest võivad kasvamise lõpetada iga nädal (Tryon & Chapin, 1983), kuigi juured võivad kasvada ka aasta läbi (Niinemets & Ostonen, 2020). See viitab taimesisestele kontrollmehhanismidele ning võib selgitada, miks mõned juured lõpetasid kasvu septembris ning mõned alles detsembris. Mõne juure puhul märgati erandlikku, aga väikest kasvu talvel, mis võis olla ka mõõtmise ebatäpsus, mis tekkis näiteks skanneri mehaanilisest nihkumisest mullas, mida täheldati veebruaris (2025). Kõige märkimisväärsem oli teise skanneri nihkumine, mis võis olla mullapinna ebaühtlase külmumise ja sulamise tulemus. Välistada ei saa ka metsloomade mõju. Lisaks võivad mullaelustik ning juured ja hüüfid ise oma kasvuga mullaosakesi kuid ka üksteist nihutada, tekitades väikseid muutuseid juurte asetusel mullas.

Selle töö kõige üllatavam tulemus on alustaimestiku juurte oluline kasv talvises mullas, kui mullatemperatuur oli alla 2°C . Juurte kasv üksikute mõõdetud näidete varal oli umbes 5 mm/kuus. Kirjanduses on leitud, et nt perekonna kultuurmustikas *Vaccinium corymbosum* juured lõpetavad kasvu 8°C juures (Abbott & Gough, 1987). See tulemus, olgugi väheste visuaalsete vaatluste ja mõõtmiste põhjal, viitab vajadusele üle vaadata aineriingemudelid, mis eeldavad tavaliselt, et kõikide maa-aluste organite kasvudünaamika on sarnane ja talvel puhkeseisundis. Selletõttu on oluline uurida kogu mullaökosüsteemi sealhulgas nii puude kui alustaimestiku (ning ka hüüfide) ööpäevast ning sesoonset kasvudünaamikat, et mullaökosüsteemi reaktsioone täpsemalt ennustada. Edaspidi planeeritakse ka alustaimestiku sesoonset ja ööpäevast juurekasvu mõõta, juuri mullast välja kaevata ning määrata skanneril kasvavaid liike, et siduda alustaimestiku kasvu liigispetsiifiliste kasvudünaamikatega.

Kolmas hüpotees osutus õigeks, tõestades, et puittaimede kasvujuurte kasvul esines ööpäevane rütm, mis väljendus eriti selgelt >9 kraadisel mullatemperatuuril. Üle 9°C mullatemperatuuril oli peenjuurte kasvukiirus kõige aeglasem ajavahemikul 12–18. Kiire kiirusgrupi juurtel eristus pärastlõunane (12–18) aeglasema kasvukiirusega ajavahemik mullatemperatuurist olenemata. Samas kui kõik analüüsitud juured sõltumata kasvukiirusest kasvasid pärastlõunal kõige aeglasemalt üle 9°C mullatemperatuuril. Juurte kasvuks vajalik süsinik võib pärineda eelnevalt maapealsetesse taimeosadesse salvestatud varudest (Radville *et al.*, 2016) aga ka äsja fotosünteesi käigus omastatud süsinivesikutest. ¹³C isotoopuuringud kinnitavad, et värskest seotud süsinik liigub kiiresti taime juurestikku ja sealt edasi mulda. Selle protsessi kestus on tavaliselt 2–5 päeva ning sõltub liigist, hooajast ja puu omadustest (Carbone *et al.*, 2007; Epron *et al.*, 2011).

Samas võib juurte kasv ööpäevas olla aeglasem perioodil, mis on fotosünteesiliselt kõige aktiivsem. Pärastlõunal ja keskpäeval aeglustub transpiratsioonivoog ning sulguvad õhulõhed, mis piirab fotosünteesi ning vähendab assimilatsioonide tootmist (Muraoka & Koizumi, 2005). Seega võib süsinikuvoog juurtesse nihkuda pigem öhtu- ja öötundidel, kui lehtede vajadus assimilatsioonide järele väheneb, võimaldades juurtel kasvada. Mahmud jt (2018) töös kasvasid viinapuu juured pigem hilisõhtul (18–22) ning autorid leidsid, et juurekasvu ööpäevane rütm on valdavalt reguleeritud sisemise bioloogilise kella poolt, mitte valguse, süsinikühendite saadavuse ega mulla tingimuste kaudu. On veel võimalik, et juurte ööpäevane dünaamika ei tulnud välja madalal mullatemperatuuril, sest juurte kasv oli liiga aeglane, et töös käsitletud resolutsioonil seda täpsemalt märkida oleks saanud. See selgitaks ka seda, miks kiire kiirusgrupi juurtel seos esines, sest nende juurte kasvukiirus oli märgatavam ka madalatel temperatuuridel.

Aeglase kasvukiirusega juurtel üle 9°C mullatemperatuuril erines kasvukiirus oluliselt igas ajagrupis, kus kõige kiirem kasvukiirus oli õhtul, kahanedes vastavalt – öhtu, öö, hommik, lõuna. Käesoleva töö kiirusgrupid on loodud eeldusel, et kuuse juurtel esineb apikaaldominants, nagu ka varasemalt täheldatud (Puhe, 2003). Töö autor spekulereib, et aeglase kasvuga juured võivad pikkuskasvuks vajaliku ressursi suhtes olla madala prioriteediga, saades seda juhul, kui seda taimel “üle on” ehk töö tulemuste põhjal õhtul.

Juurte keskmine kasvukiirus üle terve vaatlusperioodi oli 2,0 mm/p, mis on vastavuses ka teistel okaspuudel leitud päevase kasvukiirusega. Näiteks hariliku ebatsuuga seemikutel on mõõdetud lateraalsete juurte kasvukiirust 1–2 mm/päevas (Brown *et al.*, 1991) ning kalifornia lõhnaseedril keskmiselt 1–3 mm/päevas (Wilcox, 1962). Kirjanduses on ka leitud, et okaspuude maksimaalne kasvukiirus esineb juulis ja augustis ehk kasvuperioodi

keskel ja võib olla 3 mm/päevas (Mao *et al.*, 2013), mis sarnaneb antud töö kiire kiirusgrupi juurte keskmise kasvukiirusega.

Kuna antud töö oli esimene sellelaadne Eestis, mille käigus alles töötati metodoloogiliselt uudset lahendust välja, siis oli skannereid metsas ainult kolm. Edaspidi tuleks planeerida parema esindatavuse saamiseks suuremat skannerite hulka ja pikendada vaatlusperioodi, mis kataks vähemalt ühe kasvu- ja puhkeperioodi.

4.2. Hüüfide kasvudünaamika

Kõige suurem hüüfide suhtelise pikkusmuudu väärtus oli 2,2. Ka Allen ja Kitajima (2013) said sarnase tulemuse ning mõõtsid RHER väärtuseks kuni 2,4. Suhtelise pikkusmuudu väärtustes eristusid katseperioodil mõned suured pikkusmuudu haripunktid. Kõige suurem hüüfide suhtelise pikkusmuudu piik korreleerus suure sajuga (123 mm, Rõka ilmajaama andmed). Hansson jt (2013b) töid välja, et suure niiskusega oli (minirisotronide) piltide kvaliteet märgatavalt kehvem, mis takistas hüüfide kasvu jälgimist. On märgatud, et suur veesisaldus, mis väljendub ka näiteks kondensatsioonipiiskadena piltidel võib halvendada RootPainteri mudeli täpsust, tekitades rohkem ülehinnanguid (Sell *et al.*, 2022). Käesolevas töös oli samamoodi visuaalselt näha RootPainteri mudeli poolseid ülehinnanguid, määrates veetilkade peegeldusi ja vee uhtumisel tekkinud mullapooride kanaleid hüüfiks. Seega on suured pikkusmuudu piigid tõenäoliselt metodoloogilised ülehinnangud, kuid ei saa välistada, et mullaniiskus soodustas hüüfide kasvu. Mullaniiskuse positiivset mõju hüüfide kasvule on täheldatud ka varasemalt (Allen & Kitajima, 2013). Veepiiskade eristamiseks hüüfidest, on plaanis tulevikus mudeleid täpsustada.

Hüüfide suhteline pikkusmuut oli oluliselt väiksem alla 9°C mullatemperatuuril, mis viitab aeglustunud seenehüüfide kasvule madalal mullatemperatuuril ja kinnitab hüpoteesi, et mullatemperatuuri langus aeglustab ka seenehüüfide kasvu. Hüüfide kogu pikkusproduksioon ja -kadu illustreerivad hüüfide hulka skanneri pildil – septembris kattus skanneril näha olev mullapind täielikult hüüfidega. Oktoobrist alates oli näha hüüfide n-ö tavalist kasvudünaamikat ning produktsioonipiikidele järgnes enamasti suhteliselt lühikese nihkega ka kadumise piik. Sügise edenedes vähenesid ka hüüfide koguproduksioon ja kadu koos mullatemperatuuri langusega. Hüüfide kogus mullas on maa-aluse ökosüsteemi talitlemise ja seal salvestatud pikaajalise süsiniku- ja ainevarude kontekstis oluline. Näiteks on arbuskulaarse mükoriisa (AM) puhul välja toodud, et AM hüüfid parandavad mullastruktuuri, stabiliseerides mulla agregate ja aidates vähendada

erosiooni (Soka & Ritchie, 2014). Hüüfide kadumise dünaamika metsamullas omakorda mõjutab mikroobikooslusi ning on aluseks nende aktiivsusele (Brabcová *et al.*, 2016). Hüüfide produktsioon ja kadu olid erinevate skannerite vahel sarnase dünaamikaga, mis võimaldab teha üldistusi ning kasvudünaamikat edaspidi matemaatiliselt kirjeldada ja modelleerida. Kasutades käesoleva töö oktoobrikuu hüüfide produktsiooni hinnangut ja eeldades, et kasutatud skanneritüüp võimaldab näha hüüfe 1 mm kaugusele skaneerivast pinnast, saame oktoobrikuiseks hüüfide pikkuskasvuks rohkem kui 600 meetrit ruutmeetri kohta, mille eluiga on käibehinnangute põhjal keskmiselt 75 päeva.

Suhteline koguproduktsioon (cm/cm) ja suhteline kadu (cm/cm) näitavad produktsiooni ja kao kiirust – suve lõpus olid hüüfide kadumine ja produktsioon kiired, aeglustudes koos mullatemperatuuri langusega. Hüüfidel täheldati antud katses visuaalselt ka talvist kasvu. Siiski tootsid hüüfid soojemal mullatemperatuuril 1 cm pikkuse kohta ka oluliselt rohkem uut hüüfide pikkust. Samas oli ka hüüfide kadu kiirem. See viitab hüüfide kiiremale käibele soojemal mullatemperatuuril, mis kinnitab ka töös esitatud sellesisulist hüpoteesi. Kiire hüüfide käive võib soodustada kiiremat mulla orgaanilise aine käivet ja suurendada mulla viljakust (Mayer *et al.*, 2021).

Kirjandusest on teada, et ektomükoriisete seenehüüfide käibehinnangud varieeruvad vahemikus 2,9–10 korda aastas (Allen & Kitajima, 2013; Hagenbo *et al.*, 2024; Hendricks *et al.*, 2016). Käesolevas töös oli hüüfide käive vahemikus oktoober–detsember 2024 keskmiselt $0,24 \pm 0,03$ nädalas. Selle järgi oleks aastane hüüfide käive 12,5, mis oleks sarnases suurusjärgus maksimaalne ektomükoriisete seenehüüfide käibehinnanguga, kuid see ei võta arvesse varieeruvusi hüüfide käibes teistel aastaegadel. Hüüfide käive varieerus ka antud töös, olles suksessiooni eelselt juulis 3,7 ja augustis 1,7. Detsembri käive oli 0,5 kuus. Parasvöötme metsades on hinnatud, et keskmine erinevat tüüpi hüüfide käive on umbes 3,5 korda aastas (Cheeke *et al.*, 2021), mis on oletatavalt palju madalam kui käesolevas töös täheldatud käive. Siiski on raske antud töö käivet üldistada teistele tulemustele eelpool mainitud erineva vaatlusperioodi tõttu. Hüüfide produktsiooni hinnang ei sisalda ilmselt nende hüüfide koguproduktsiooni, sest asenduvat pikkust on väga raske hinnata, samuti on raske eristada mullaloomastiku poolt ära söödud osa. Ka käesoleva töö raames võis visuaalselt jälgida mikrofauna toitumist seenehüüfidest, millest jäi peale seedetraktist läbi käimist pildile valge hägu.

Seenehüüfide pikkusmuudul esines ööpäevane rütm, mis oli mullatemperatuurist sõltuv nagu ka juurtel. Erinevalt juurtest oli hüüfide suhteline pikkusmuut madalam päeva esimeses pooles (00–12) ning kõrgem päeva teises pooles (12–00). Erinevus tuli välja ainult üle 9°C mullatemperatuuril. Kui hüüfide pikkusmuudul sesoonselt on kirjeldatud

mudeli ülehinnanguid seoses mullaniiskusega, siis ööpävasel skaalal on kondentsvett kõige rohkem eelkõige varahommikul, seejärel kadudes. Seega kui mudel oleks ööpäevast rütmi üle hinnanud, oleksid kõrgemad pikkusmuudu väärtused tõenäoliselt just hommikul. See tähendab, et pärastlõunane ja õhtune pikkusmuut ei ole tõenäoliselt mudeli ülehinnang, vaid peegeldab olemasolevat seost. Hüpoteesiliselt võib arvata, et hüüfide kasvu mõjutab oluliselt taimede juurte metaboolne aktiivsus ja rütm. Siiski see valdkond nõuab edasiseid kompleksemaid uuringuid, et hüüfide kasvurütmi saaks seostada nii taime kui kasvukeskkonna ööpäevaste muutustega. Hüüfide ja juurte kasvukiiruste korreleerimiseks on vajalik teha mudelid, mis treenitakse mükoriisete imijuuretippude tasandil, et mõõta juure- ja vastavate juurega assotsieerunud seenehüüfide kasvu. Edaspidi kavatakse mõõta lisaks mullatemperatuurile ka mullaniiskust ning seostada hüüfide produktsiooni puittaimede imijuurte kasvuga.

4.3. Juurekasvu mõõtmistäpsus

Programmiga RootPainter (Smith *et al.*, 2022) mudeli väljatöötlemisel on oluline õpetada mudelit ainult juurt tuvastama, et ülehinnanguid vältida. Originaalses kasvukeskkonnas (mullas) kasvavad juured on aga tihti kaetud vähemalt osaliselt mullaosakeste, teiste juurte, surnud orgaanika ja episoodiliselt ka mullaloomadega. Selletõttu on RootPainteri mudeli poolt tuvastatud kuvand juurest ebasümmeetriline ning kohati lünklik. See aga raskendab antud kuvandilt täpset juuresegmendi pikkuse ja diameetri mõõtmist. Programmi RootPainter pikkuse ülehinnang oli vähem kui poole suurem tegelikust, projektsiooni pindala (PA) ülehinnang oli väiksem, kuid siiski ülehinnatud ning keskmise diameetri hinnang oli umbes seitse korda tegelikkusest suurem. Ka programmi RhizoVision Explorer (Seethepalli *et al.*, 2021) hinnang juure parameetritele oli ülehinnatud, kuid servade silumise funktsiooni kasutades ülehinnang vähenes, viidates sellele, et RhizoVision Explorer ei suuda mõõta kompleksete kujutiste parameetreid. See näide võib viidata sellele, et käesolevas töös kasutatud programmid pole valmis juurte parameetreid nii keerulistest (auklikelt) juurekujutistelt mõõtma. Seega võib lahendus seisneda hoopis teistsuguse mõõtmisviisi omavate programmide kasutamisega (Baykalov, 2024).

Kuigi RootPainteri mudelite hinnang peenjuurte parameetritele on sarnane manuaalsete mõõtmistega (Sell *et al.*, 2022), võib juhtuda, et isegi minimaalsed ülehinnangud muutuvad nii väikesel (üksiku juure) aja- ja ruumiskaalal märkimisväärseks, kuid töö autor peab viimast varianti kahest pigem ebatõenäolisemaks, sest RootPainteri tuvastus auklikult juurekujundilt võiks eeldatavasti sel juhul olla pigem alahinnatud.

Kokkuvõte

Juurte ja hüüfide kasvudünaamika kõdusoometsas

Peenjuured (< 2 mm) ja seenehüüfid on ökosüsteemi maa-aluse aineriingete hinnangute ja nendest arusaamise kontekstis võtmetähtsusega. Nii okaspuude kui alustaimestiku peenjuurte kui ka seenehüüfide kasv on sesoonne ning temperatuuritundlik. Ökosüsteemi maa-aluse osa kasvudünaamikat tervikuna on väga vähe uuritud ning ööpäevane kasvudünaamika on teadmata. Käesoleva töö eesmärk oli kaasaegsete meetodite ja suure mõõtmisagedusega hinnata juurte ja seenehüüfide kasvudünaamikat kõdusoometsa mullas. Töö uurimisküsimused ja hüpoteesid olid seotud nii esmakordsete hinnangute ja kirjeldustega kui indikaatortunnuste leidmisega – püstitatud hüpoteesid eeldasid, et kasvujuurte kasvukiirus sõltub juure suurusest ja mullatemperatuurist; puittaimede kasvujuurte ja seenehüüfide kasvul on ööpäevane rütm; mullatemperatuuri langus alla 9°C aeglustab puittaimede ja seenehüüfide kasvu, mis lõpeb mullatemperatuuril 2–5°C; ning et seenehüüfide käive on kõrgem soojemas mullas. Metsamulda maetud skannerite abil hinnati juurte ja seenehüüfide sesoonset ja ööpäevast kasvudünaamikat. Skannerid tegid automaatselt pilte igal täistunnil juuli algusest 2024 kuni märtsi keskpaigani 2025. Kasvudünaamikat analüüsiti ning seostati ennekõike mullatemperatuuriga.

Selgus, et kasvujuurte kasvukiirus sõltub mullatemperatuurist, kuid seost kasvukiiruse ja juure keskmise diameetri ega kogupikkuse vahel ei leitud. Juurte kasvukiirus oli märgatavalt madalam alla 9°C mullatemperatuuril ja kasv lõppes temperatuurivahemikus 4,6–12,6°C, mis olid oodatust kõrgem ja näitab juurte individuaalse kasvudünaamika suurt varieeruvust. Üllatava tulemusena fikseeriti alustaimestiku peenjuurte talvine kasv, mis on vastuolus eeldusega, et juured on talvel enamasti puhkeolekus. Tulemus mõjutab ökosüsteemide süsinikuringe modelleerimist. Seenehüüfide kasvudünaamika, tootlikkus, kadu ja käive aeglustusid, kui mullatemperatuur langes alla 9°C, samas kui soojemas mullas oli hüüfide tootlikkus pikkusühiku kohta oluliselt suurem. Nii puittaimede kasvujuurtel kui seenehüüfidel esines ööpäevane kasvudünaamika. Kasvujuured kasvasid kõige aeglasemalt pärastlõunal, seenehüüfid kasvasid seevastu kõige aeglasemalt öösel ja hommikul. Mõlemad seosed joonistusid välja eelkõige üle 9°C mullatemperatuuril.

Käesoleva töö põhijäreldus on, et ökosüsteemide maa-aluse osa dünaamikat tuleb mõõta aastaringselt ja kogu ökosüsteemi tasemel ehk hõlmates nii puude, kui alustaimestiku juuri ning seenehüüfe. Kuna juurte ja hüüfide kasvukiirus ja aeg on väga varieeruv, siis mulla dünaamiliste aineringemudelite täiustamiseks ning ennekõike ökosüsteemide maa-aluse osa talitlemise mõistmiseks on vaja rohkem andmeid. Kaasaegsed masinõppe võimalused loovad mõõtmisteks uue põlvkonna võimalused, ent kindlasti vajavad valideerimist empiiriliste andmetega.

Summary

Growth dynamics of roots and fungal hyphae in drained peatland forest

Fine roots (< 2 mm) and fungal hyphae are of key importance in the context of assessing and understanding the underground cycles of the ecosystem. The growth of both conifer and understorey fine roots, as well as fungal hyphae are seasonal and temperature sensitive. The growth dynamics of below-ground ecosystems are poorly understood, while the diurnal growth rhythms have remained a mystery. The aim of this thesis was to assess the growth dynamics of roots and fungal hyphae in a drained peatland forest, using modern technologies with high-frequency measurements. The research questions and hypotheses of the thesis related to describing and estimating the root and hyphal growth and indicators for future carbon cycle models. It was hypothesised that the elongation rate of pioneer roots depends on the size of the root and the current soil temperature; pioneer roots of woody plants and fungal hyphae have a diurnal rhythm; the decrease of soil temperature to below 9°C slows the growth of fungal hyphae and the fine roots of woody plants, which stop elongating in soil temperatures 2 – 5°C; and the turnover rate of fungal hyphae is higher in warmer soils. In this thesis, the seasonal and diurnal growth dynamics of pioneer roots of woody plants and fungal hyphae in drained peatland forest were assessed using flat-bed scanners. The scanners were automated to take images every full hour during the analysis period (July 2024 to March 2025). The relationships between growth dynamics were analysed and mainly related to soil temperature.

The results confirmed a positive relationship between the growth rate of pioneer roots and soil temperature. However, no relationship was found between the elongation rate of pioneer roots and average root diameter, nor total root length. The elongation rate of woody plant roots was significantly slower at soil temperatures below 9°C. Roots stopped elongating at a temperature range of 4,6–12,6°C, which was higher than expected, indicating the individual growth variations in roots. Surprisingly, understorey roots grew throughout the winter, which conflicts with the assumptions that roots are usually dormant during the winter. This result affects the modelling of ecosystem soil carbon cycles. The growth dynamics of fungal hyphae also slowed down at soil temperatures below 9°C. Hyphal production, decomposition and turnover rate slowed down; however, the relative production of hyphae was higher in warmer soils per the same unit of length. Both woody pioneer roots and fungal hyphae had a diurnal growth rhythm. Pioneer roots elongated at the slowest rate during the afternoon, while the growth rate of fungal hyphae was slowest

at night and in the morning. Both relationships were particularly evident at soil temperatures above 9°C.

The main conclusion of this thesis is that the dynamics of below-ground ecosystems need to be measured year-round and based on the whole ecosystem, including tree roots, understorey vegetation and fungal hyphae. Since the growth rate of fine roots and hyphae are highly variable, more data is needed for improved dynamic nutrient-cycle models – and, most of all, to understand the functions of below-ground ecosystems. Modern machine learning methodologies create a new generation of measurement capabilities, but they certainly need to be validated with empirical data.

Tänuavaldused

Töö teostati ETAG grantide PRG916, PRG2614 (Ivika Ostonen) ja Kestliku Maakasutuse Tippkeskuse (FutureScapes, TK232) toetusel. Soovin tänada oma juhendajaid, kes jagasid nõuandeid igal töö valmimise etapil, ning Raivot, kes tagas skannerite töökindluse.

Kasutatud kirjandus

Viitamisel ja kirjanduse loetelu vormistamisel on lähtunud APA stiili nõuetest.

- Abbott, J. D., & Gough, R. E. (1987). Seasonal development of highbush blueberry roots under sawdust mulch. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 112(1), 60–62. <https://doi.org/10.21273/JASHS.112.1.60>
- Adamczyk, B., Sietiö, O. M., Straková, P., Prommer, J., Wild, B., Hagner, M., ... & Heinonsalo, J. (2019). Plant roots increase both decomposition and stable organic matter formation in boreal forest soil. *Nature Communications*, 10(1), 3982. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11993-1>
- Allen, M. F., & Kitajima, K. (2013). In situ high-frequency observations of mycorrhizas. *New Phytologist*, 200(1), 222–228. <https://doi.org/10.1111/nph.12363>
- Allen, M. F., Kitajima, K., & Hernandez, R. R. (2014). Mycorrhizae and global change. Trees in a changing environment: *Ecophysiology, adaptation, and future survival*, 37–59. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9100-7_3
- Aloni, R., Aloni, E., Langhans, M., & Ullrich, C. I. (2006). Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Annals of botany*, 97(5), 883–893. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl027>
- Alvarez-Uria, P., & Körner, C. (2007). Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional ecology*, 21(2), 211–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01231.x>
- Atucha, A., Workmaster, B. A., & Bolivar-Medina, J. L. (2021). Root growth phenology, anatomy, and morphology among root orders in *Vaccinium macrocarpon* Ait. *Botany* 99 (4): 209–219. <https://doi.org/10.1139/cjb-2020-0129>
- Barlow, P. W., & Rathfelder, E. L. (1984). Correlations between the dimensions of different zones of grass root apices, and their implications for morphogenesis and differentiation in roots. *Annals of Botany*, 53(2), 249–260. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086686>

- Baluska, F., Volkmann, D., & Barlow, P. W. (1996). Specialized zones of development in roots: view from the cellular level. *Plant Physiology*, 112(1), 3. <https://doi.org/10.1104/pp.112.1.3>
- Baykalov, P. (2024). *Root-segmentation subArctic-Grassland RS_SAG: Code for automatic root segmentation of images from BARTZ system, from subarctic grasslands*. GitHub. Kasutatud: 23.05.2025, https://github.com/dlcarusb/Root-segmentation_subArctic-Grassland-RS_SAG-
- Brabcová, V., Nováková, M., Davidová, A., & Baldrian, P. (2016). Dead fungal mycelium in forest soil represents a decomposition hotspot and a habitat for a specific microbial community. *New Phytologist*, 210(4), 1369–1381. <https://doi.org/10.1111/nph.13849>
- Brant, J. B., Myrold, D. D., & Sulzman, E. W. (2006). Root controls on soil microbial community structure in forest soils. *Oecologia*, 148, 650-659. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0402-7>
- Brassard, B. W., Chen, H. Y., & Bergeron, Y. (2009). Influence of environmental variability on root dynamics in northern forests. *Critical Reviews in Plant Science*, 28(3), 179–197. <https://doi.org/10.1080/07352680902776572>
- Brown, D. P., Pratum, T. K., Bledsoe, C., Ford, E. D., Cothorn, J. S., & Perry, D. (1991). Noninvasive studies of conifer roots: nuclear magnetic resonance (NMR) imaging of Douglas-fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(11), 1559–1566. <https://doi.org/10.1139/X91-217>
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New phytologist*, 154(2), 275–304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Brunner, I., & Godbold, D. L. (2007). Tree roots in a changing world. *Journal of forest research*, 12(2), 78–82. <https://doi.org/10.1007/s10310-006-0261-4>
- Büttner, V., & Leuschner, C. (1994). Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak-beech forest. *Forest ecology and management*, 70(1-3), 11–21. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90071-X](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90071-X)

- Cahn, M. D., Zobel, R. W., & Bouldin, D. R. (1989). Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. *Plant and Soil*, *119*, 271–279. <https://doi.org/10.1007/BF02370419>
- Cairney, J. W., & Meharg, A. A. (2002). Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs: implications for decomposition of organic matter in soils and degradation of organic pollutants in the rhizosphere. *Canadian Journal of Botany*, *80*(8), 803–809. <https://doi.org/10.1139/b02-072>
- Canadell, J.G., Monteiro, P.M.S., Costa, M. H., Cotrim da Cunha, L., Cox, P.M., Eliseev, A. V., ... & Zickfeld, K. (2021). Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S. L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., ... & Zhou, B. (toim). *Global Carbon and Other Biogeochemical Cycles and Feedbacks* (673–816). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.007>
- Carbone, M. S., Czimczik, C. I., McDuffee, K. E., & Trumbore, S. E. (2007). Allocation and residence time of photosynthetic products in a boreal forest using a low-level ¹⁴C pulse-chase labeling technique. *Global Change Biology*, *13*(2), 466–477. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01300.x>
- Cheeke, T. E., Phillips, R. P., Kuhn, A., Rosling, A., & Fransson, P. (2021). Variation in hyphal production rather than turnover regulates standing fungal biomass in temperate hardwood forests. *Ecology*, *102*(3). <https://doi.org/10.1002/ecy.3260>
- Che, J., Wu, Y., Yang, H., Wang, S., Wu, W., Lyu, L., ... & Li, W. (2023). Root niches of Blueberry Imprint increasing bacterial-fungal interkingdom interactions along the Soil-Rhizosphere-Root Continuum. *Microbiology spectrum*, *11*(3). <https://doi.org/10.1128/spectrum.05333-22>
- Chot, E., & Reddy, M. S. (2022). Role of ectomycorrhizal symbiosis behind the host plants ameliorated tolerance against heavy metal stress. *Frontiers in Microbiology*, *13*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.855473>
- Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., ... & Lindahl, B. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, *339*(6127), 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>

- Colombi, T., Kirchgessner, N., Walter, A., & Keller, T. (2017). Root tip shape governs root elongation rate under increased soil strength. *Plant Physiology*, 174(4), 2289–2301. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00357>
- Comas, L. H., & Eissenstat, D. M. (2004). Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 388–397. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00835.x>
- Coutts, M. P., & Philipson, J. J. (1976). The influence of mineral nutrition on the root development of trees: I. The growth of sitka spruce with divided root systems. *Journal of Experimental Botany*, 27(5), 1102–1111. <https://doi.org/10.1093/jxb/27.5.1102>
- Coutts, M. P., & Philipson, J. J. (1977). The influence of mineral nutrition on the root development of trees: III. Plasticity of root growth in response to changes in the nutrient environment. *Journal of Experimental Botany*, 28(5), 1071–1075. <https://doi.org/10.1093/JXB/28.5.1071>
- Coutts, M. P. (1987). Developmental processes in tree root systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(8), 761–767. <https://doi.org/10.1139/x87-122>
- Crawford, R. M. M., & Huxter, T. J. (1977). Root growth and carbohydrate metabolism at low temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 28(4), 917–925. <https://doi.org/10.1093/jxb/28.4.917>
- Curt, T., & Prévosto, B. (2003). Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. In *Roots: The Dynamic Interface between Plants and the Earth: The 6th Symposium of the International Society of Root Research, 11–15 November 2001, Nagoya, Japan* (265–279). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2923-9_26
- Dannoura, M., Kominami, Y., Makita, N., & Oguma, H. (2011). Flat optical scanner method and root dynamics. In *Measuring roots: an updated approach* (127–133). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22067-8_8
- Defrenne, C. E., Childs, J., Fernandez, C. W., Taggart, M., Nettles, W. R., Allen, M. F., ... & Iversen, C. M. (2021). High-resolution minirhizotrons advance our understanding of root-fungal dynamics in an experimentally warmed peatland. *Plants, People, Planet*, 3(5), 640–652. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10172>

- De Ligne, L., Vidal-Diez de Ulzurrun, G., Baetens, J. M., Van den Bulcke, J., Van Acker, J., & De Baets, B. (2019). Analysis of spatio-temporal fungal growth dynamics under different environmental conditions. *IMA fungus*, *10*, 1–13. <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0009-3>
- Del Castillo, D., Acock, B., Reddy, V. R., & Acock, M. C. (1989). Elongation and branching of roots on soybean plants in a carbon dioxide-enriched aerial environment. *Agronomy Journal*, *81*(4), 692–695. <https://doi.org/10.2134/agronj1989.00021962008100040026x>
- Delpech, R. (2004). Microecology: Using fast-growing filamentous fungi to study the effects of environmental gradients on the growth patterns of hyphae. *Journal of Biological Education*, *38*(2), 90–95. <https://doi.org/10.1080/00219266.2004.9655907>
- Ding, Y., Schiestl-Aalto, P., Helmisaari, H. S., Makita, N., Ryhti, K., & Kulmala, L. (2020). Temperature and moisture dependence of daily growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) roots in Southern Finland. *Tree Physiology*, *40*(2), 272–283. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz131>
- Drijber, R. A., & McPherson, M. R. (2021). Mycorrhizal symbioses. In *Principles and applications of soil microbiology* (303–325). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820202-9.00012-5>
- Eissenstat, D. M., & Yanai, R. D. (1997). The ecology of root lifespan. In *Advances in ecological research*, *27*, 1–60. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60005-7)
- Eissenstat, D. M., Wells, C. E., Yanai, R. D., & Whitbeck, J. L. (2000). Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *The New Phytologist*, *147*(1), 33–42. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00686.x>
- Ekblad, A., Wallander, H., Godbold, D. L., Cruz, C., Johnson, D., Baldrian, P., ... & Plassard, C. (2013). The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling. *Plant and Soil*, *366*, 1–27. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1630-3>

- Epron, D., Ngao, J., Dannoura, M., Bakker, M. R., Zeller, B., Bazot, S., ... & Loustau, D. (2011). Seasonal variations of belowground carbon transfer assessed by in situ $^{13}\text{CO}_2$ pulse labelling of trees. *Biogeosciences*, 8(5), 1153–1168. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1153-2011>
- Espeleta, J. F., West, J. B., & Donovan, L. A. (2009). Tree species fine-root demography parallels habitat specialization across a sandhill soil resource gradient. *Ecology*, 90(7), 1773–1787. <https://doi.org/10.1890/08-0056.1>
- Fayle, D. C. F. (1975). Archy and diameter of primary xylem in horizontal and vertical roots of red pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 5(1), 122–129. <https://doi.org/10.1139/x75-017>
- Feil, W., Kottke, I., & Oberwinkler, F. (1988). The effect of drought on mycorrhizal production and very fine root system development of Norway spruce under natural and experimental conditions. *Plant and soil*, 108, 221–231. <https://doi.org/10.1007/BF02375652>
- Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Pfeffer, P. E., Kiers, E. T., & Bücking, H. (2012). The role of carbon in fungal nutrient uptake and transport: implications for resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant signaling & behavior*, 7(11), 1509–1512. <https://doi.org/10.4161/psb.22015>
- Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K., & Hirano, Y. (2011). Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. *Forest Ecology and Management*, 262(11), 2008–2023. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.042>
- Fogel, R. (1985). Roots as primary producers in below-ground ecosystems. *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals* 1985, 23–36.
- Freschet, G. T., Pagès, L., Iversen, C. M., Comas, L. H., Rewald, B., Roumet, C., ... & McCormack, M. L. (2021). A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements. *New Phytologist*, 232(3), 973–1122. <https://doi.org/10.1111/nph.17572>
- Frolov, P., Shanin, V., Zubkova, E., Salemaa, M., Mäkipää, R., & Grabarnik, P. (2022). Predicting biomass of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) using rank distribution and

root-to-shoot ratio models. *Plant Ecology*, 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s11258-021-01199-1>

Forsyth, C., & Van Staden, J. (1981). The effects of root decapitation on lateral root formation and cytokinin production in *Pisum sativum*. *Physiologia Plantarum*, 51(4), 375–379. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1981.tb05572.x>

Gebauer, R., & Martinková, M. (2005). Effects of pressure on the root systems of Norway spruce plants (*Picea abies* [L.] Karst.). *Journal of Forest Science*, 51(6), 268–275. <https://doi.org/10.17221/4563-JFS>

Gray, S. N., Dighton, J., & Jennings, D. H. (1996). The physiology of basidiomycete linear organs: III. Uptake and translocation of radiocaesium within differentiated mycelia of *Armillaria* spp. growing in microcosms and in the field. *New Phytologist*, 132(3), 471–482. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb01867.x>

Godbold, D. L., Hoosbeek, M. R., Lukac, M., Cotrufo, M. F., Janssens, I. A., Ceulemans, R., ... & Peressotti, A. (2006). Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter. *Plant and Soil*, 281, 15–24. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-3701-6>

Hagenbo, A., Fransson, P., Menichetti, L., Clemmensen, K. E., Olofsson, M. A., & Ekblad, A. (2024). Ectomycorrhizal necromass turnover is one-third of biomass turnover in hemiboreal *Pinus sylvestris* forests. *Plants, People, Planet*, 6(4), 951–964. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10508>

Halter, R., Sands, R., Nambiar, E. S., & Ashton, D. H. (1996). Elongation of Eucalyptus roots during day and night. *Tree Physiology*, 16(11–12), 877–881. <https://doi.org/10.1093/treephys/16.11-12.877>

Hansson, K., Fröberg, M., Helmisaari, H. S., Kleja, D. B., Olsson, B. A., Olsson, M., & Persson, T. (2013a). Carbon and nitrogen pools and fluxes above and below ground in spruce, pine and birch stands in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 309, 28–35. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.029>

Hansson, K., Helmisaari, H. S., Sah, S. P., & Lange, H. (2013b). Fine root production and turnover of tree and understorey vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden. *Forest Ecology and Management*, 309, 58–65. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.022>

- Harrier, L. A. (2001). The arbuscular mycorrhizal symbiosis: a molecular review of the fungal dimension. *Journal of Experimental Botany*, 52, 469–478. https://doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl_1.469
- Hawkins, H. J., Cargill, R. I., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., ... & Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Current Biology*, 33(11), R560–R573. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027>
- Hendrick, R. L., & Pregitzer, K. S. (1993). The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian journal of forest research*, 23(12), 2507–2520. <https://doi.org/10.1139/x93-312>
- Hendrick, R. L., & Pregitzer, K. S. (1996b). Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwood forests. *Journal of Ecology*, 167–176. <https://doi.org/10.2307/2261352>
- Hendricks, J. J., Hendrick, R. L., Wilson, C. A., Mitchell, R. J., Pecot, S. D., & Guo, D. (2006). Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *Journal of Ecology*, 40–57. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01067.x>
- Hendricks, J. J., Mitchell, R. J., Kuehn, K. A., & Pecot, S. D. (2016). Ectomycorrhizal fungal mycelia turnover in a longleaf pine forest. *New Phytologist*, 209(4), 1693–1704. <https://doi.org/10.1111/nph.13729>
- Hikino, K., Danzberger, J., Riedel, V. P., Hesse, B. D., Hafner, B. D., Gebhardt, T., ... & Grams, T. E. (2022). Dynamics of initial carbon allocation after drought release in mature Norway spruce—Increased belowground allocation of current photoassimilates covers only half of the carbon used for fine-root growth. *Global Change Biology*, 28(23), 6889–6905. <https://doi.org/10.1111/gcb.16388>
- Hobbie, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological monographs*, 66(4), 503–522. <https://doi.org/10.2307/2963492>
- Hunt, G. A., & Fogel, R. (1983). Fungal hyphal dynamics in a western Oregon Douglas-fir stand. *Soil Biology and Biochemistry*, 15(6), 641–649. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(83\)90027-5](https://doi.org/10.1016/0038-0717(83)90027-5)

- Ibrahim, F., Adu-Bredu, S., Addo-Danso, S. D., Duah-Gyamfi, A., Manu, E. A., & Malhi, Y. (2020). Patterns and controls on fine-root dynamics along a rainfall gradient in Ghana. *Trees*, *34*(4), 917–929. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01970-3>
- Iijima, M., Oribe, Y., Horibe, Y., & Kono, Y. (1998). Time lapse analysis of root elongation rates of rice and sorghum during the day and night. *Annals of Botany*, *81*(5), 603–607. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0611>
- Iivonen, S., Rikala, R., & Vapaavuori, E. (2001). Seasonal root growth of Scots pine seedlings in relation to shoot phenology, carbohydrate status, and nutrient supply. *Canadian Journal of Forest Research*, *31*(9), 1569–1578. <https://doi.org/10.1139/x01-094>
- Iversen, C. M., & O'Brien, S. L. (2010). Organized Oral Session 3. Missing Links in the Root–Soil Organic Matter Continuum. *Bulletin of the Ecological Society of America*, *91*(1), 54–64. <https://doi.org/10.1890/0012-9623-91.1.54>
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., & Schulze, E. D. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(14), 7362–7366. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362>
- Jiang, P., Yan, J., Liu, R., Zhang, X., & Fan, S. (2023). Patterns of deep fine root and water utilization amongst trees, shrubs and herbs in subtropical pine plantations with seasonal droughts. *Frontiers in Plant Science*, *14*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1275464>
- Jin, K., Shen, J., Ashton, R. W., Dodd, I. C., Parry, M. A., & Whalley, W. R. (2013). How do roots elongate in a structured soil?. *Journal of experimental botany*, *64*(15), 4761–4777. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert286>
- Joslin, J. D., & Wolfe, M. H. (1999). Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. *Soil Science Society of America Journal*, *63*(1), 218–221. <https://doi.org/10.2136/sssaj1999.03615995006300010031x>
- Jourdan, C., & Rey, H. (1997). Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (t *Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and soil*, *190*, 217–233. <https://doi.org/10.1023/A:1004218030608>

- Kaufmann, P. H., Joly, R. J., & Hammer, P. A. (2000). Influence of day and night temperature differentials on root elongation rate, root hydraulic properties, and shoot water relations in chrysanthemum. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125(3), 383–389. <https://doi.org/10.21273/JASHS.125.3.383>
- Kienholz, R. (1934). Leader, needle, cambial, and root growth of certain conifers and their interrelations. *Botanical Gazette*, 96(1), 73–92.
- Kilpeläinen, J., Domisch, T., Lehto, T., Finér, L., Aphalo, P. J., Leinonen, I., ... & Repo, T. (2019). Root and shoot phenology and root longevity of Norway spruce saplings grown at different soil temperatures. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(11), 1441–1452. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0190>
- King, J. S., Albaugh, T. J., Allen, H. L., Buford, M., Strain, B. R., & Dougherty, P. (2002). Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist*, 154(2), 389–398. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00393.x>
- Kleja, D. B., Svensson, M., Majdi, H., Jansson, P. E., Langvall, O., Bergkvist, B., ... & Ågren, G. I. (2008). Pools and fluxes of carbon in three Norway spruce ecosystems along a climatic gradient in Sweden. *Biogeochemistry*, 89, 7–25. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9136-9>
- Kuiper, P. J. C. (1964). *Water uptake of higher plants as affected by root temperature*. (Mededelingen / Landbouwhogeschool Wageningen; No. 64-4), (Communication / Laboratory of plant physiological research. Agricultural university, Wageningen, The Netherlands; No. no. 226). Veenman. <https://edepot.wur.nl/292394>
- Lahti, M., Aphalo, P. J., Finér, L., Ryyppö, A., Lehto, T., & Mannerkoski, H. (2005). Effects of soil temperature on shoot and root growth and nutrient uptake of 5-year-old Norway spruce seedlings. *Tree physiology*, 25(1), 115–122. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.1.115>
- Lamour, A., Van den Bosch, F., Termorshuizen, A. J., & Jeger, M. J. (2000). Modelling the growth of soil-borne fungi in response to carbon and nitrogen. *Mathematical Medicine and Biology: A Journal of the IMA*, 17(4), 329–346. <https://doi.org/10.1093/imammb/17.4.329>

- Leppälampi-Kujansuu, J., Aro, L., Salemaa, M., Hansson, K., Kleja, D. B., & Helmisaari, H. S. (2014). Fine root longevity and carbon input into soil from below- and aboveground litter in climatically contrasting forests. *Forest ecology and management*, 326, 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.039>
- Liu, R., He, Y., Zhou, G., Shao, J., Zhou, L., Zhou, H., ... & Phillips, R. P. (2021). Mycorrhizal effects on decomposition and soil CO₂ flux depend on changes in nitrogen availability during forest succession. *Journal of Ecology*, 109(11), 3929–3943. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13770>
- Lindahl, B., Stenlid, J. A. N., Olsson, S., & Finlay, R. (1999). Translocation of ³²P between interacting mycelia of a wood-decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *The New Phytologist*, 144(1), 183–193. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00502.x>
- Lindahl, B., Stenlid, J., & Finlay, R. (2001). Effects of resource availability on mycelial interactions and ³²P transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms. *FEMS Microbiology Ecology*, 38(1), 43–52. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00880.x>
- Lopushinsky, W., & Max, T. A. (1990). Effect of soil temperature on root and shoot growth and on budburst timing in conifer seedling transplants. *New Forests*, 4, 107–124. <https://doi.org/10.1007/BF00119004>
- Lõhmus, K., Truu, M., Truu, J., Ostonen, I., Kaar, E., Vares, A., ... & Kanal, A. (2006). Functional diversity of culturable bacterial communities in the rhizosphere in relation to fine-root and soil parameters in alder stands on forest, abandoned agricultural, and oil-shale mining areas. *Plant and Soil*, 283, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2509-8>
- Lyr, H. (1996). Effect of the root temperature on growth parameters of various European tree species. In *Annales des sciences forestières* 53(2–3), 317–323. EDP Sciences. <https://doi.org/10.1051/forest:19960214>
- Mahmud, K. P., Holzappel, B. P., Guisard, Y., Smith, J. P., Nielsen, S., & Rogiers, S. Y. (2018). Circadian regulation of grapevine root and shoot growth and their modulation by photoperiod and temperature. *Journal of Plant Physiology*, 222, 86–93. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.01.006>

- Mao, Z., Bonis, M. L., Rey, H., Saint-André, L., Stokes, A., & Jourdan, C. (2013). Which processes drive fine root elongation in a natural mountain forest ecosystem? *Plant ecology & diversity*, 6(2), 231–243. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.788567>
- Mason, G. F., Bhar, D. S., & Hilton, R. J. (1970). Root growth studies on Mugho pine. *Canadian Journal of Botany*, 48(1), 43–47. <https://doi.org/10.1139/b70-004>
- Mayer, M., Rewald, B., Matthews, B., Sanden, H., Rosinger, C., Katzensteiner, K., ... & Godbold, D. L. (2021). Soil fertility relates to fungal-mediated decomposition and organic matter turnover in a temperate mountain forest. *New Phytologist*, 231(2), 777–790. <https://doi.org/10.1111/nph.17421>
- McCormack, M. L., Adams, T. S., Smithwick, E. A., & Eissenstat, D. M. (2014). Variability in root production, phenology, and turnover rate among 12 temperate tree species. *Ecology*, 95(8), 2224–2235. <https://doi.org/10.1890/13-1942.1>
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., ... & Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3), 505–518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
- Metsaregister (2022). Keskkonnainvesteeringute keskus. Kasutatud 16.05.2025, <https://register.metsad.ee>
- Money, N. P. (2022). Action and inertia in the study of hyphal growth. *Fungal Biology Reviews*, 41, 24–30. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2021.09.001>
- Muraoka, H., & Koizumi, H. (2005). Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest: implication to the ecosystem carbon gain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 134(1–4), 39–59. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.08.013>
- Nair, R., Strube, M., Hertel, M., Kolle, O., Rolo, V., & Migliavacca, M. (2023). High frequency root dynamics: sampling and interpretation using replicated robotic minirhizotrons. *Journal of Experimental Botany*, 74(3), 769–786. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac427>
- Nakahata, R. (2020). Pioneer root invasion and fibrous root development into disturbed soil space observed with a flatbed scanner method. *Trees*, 34(3), 731–743. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01953-4>

- Niinemets, Ü. & Ostonen, I. (2020). Plant organ senescence above-and belowground in trees: how to best salvage resources for new growth? *Tree Physiology*, *40*(8), 981–986. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa060>
- Nilsson, M. C., & Wardle, D. A. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *3*(8), 421–428. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0421:UVAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2)
- Nordborg, F., & Welander, N. T. (2001). Growth responses of rooted cuttings from five clones of *Picea abies* (L.) Karst. after a short drought period. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *16*(4), 324–330. <https://doi.org/10.1080/713785145>
- Ogle, D. H., Doll, J. C., Wheeler, A. P., & Dinno, A. (2025). FSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods. R package version 0.9.6, <https://CRAN.R-project.org/package=FSA>
- Olsthoorn, A. F. M. (1998). *Soil acidification effects on fine root growth of Douglas-fir on sandy soils*. Wageningen University and Research. <https://doi.org/10.18174/210935>
- Osono, T. (2015). Hyphal length in the forest floor and soil of subtropical, temperate, and subalpine forests. *Journal of Forest Research*, *20*, 69–76. <https://doi.org/10.1007/s10310-014-0461-2>
- Ostonen, I. (1997). *Hariliku kuuse imijuurte ökomorfoloogia*. Magistritöö. Tartu Ülikool, taimeökoloogia ja ökofüsioloogia õppekava.
- Ostonen, I., Lõhmus, K., & Pajuste, K. (2005). Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: comparison of soil core and ingrowth core methods. *Forest Ecology and Management*, *212*(1–3), 264–277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.064>
- Ostonen, I., Helmisaari, H. S., Borken, W., Tedersoo, L., Kukumägi, M., Bahram, M., ... & Lõhmus, K. (2011). Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. *Global Change Biology*, *17*(12), 3620–3632. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02501.x>
- Pages, L. (1995). Growth patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings Relationship with apical diameter. *New Phytologist*, *130*(4), 503–509. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb04327.x>

- Parker, C. J., Carr, M. K. V., Jarvis, N. J., Pupilampu, B. O., & Lee, V. H. (1991). An evaluation of the minirhizotron technique for estimating root distribution in potatoes. *The Journal of Agricultural Science*, *116*(3), 341–350. <https://doi.org/10.1017/S0021859600078151>
- Paterson, E., & Mwafurirwa, L. (2020). Root–soil–microbe interactions mediating nutrient fluxes in the rhizosphere. In *Rhizosphere Biology: interactions between microbes and plants*, 75–91. Singapore: Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-6125-2_3
- Patten, K. D., Neuendorff, E. W., & Peters, S. C. (1988). Root distribution of ‘Climax’ rabbiteye blueberry as affected by mulch and irrigation geometry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, *113*(5), 657–661. <https://doi.org/10.21273/JASHS.113.5.657>
- Persson, H. (1992). *Factors affecting fine root dynamics of trees*. *Suo*, *43*, 163–172.
- Petritan, I. C., von Lupke, B., & Petritan, A. M. (2011). Fine roots of overstory Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Systems*, *20*(3), 407–419. <https://doi.org/10.5424/fs/20112003-11136>
- Philipson, J. J., & Coutts, M. P. (1977). The Influence of Mineral Nutrition on the Root Development of Trees: II. The effect of specific nutrient elements on the growth of individual roots of sitka spruce. *Journal of Experimental Botany*, *28*(4), 864–871. <https://doi.org/10.1093/jxb/28.4.864>
- Pritchard, J., Barlow, P. W., Adam, J. S., & Tomos, A. D. (1990). Biophysics of the inhibition of the growth of maize roots by lowered temperature. *Plant Physiology*, *93*(1), 222–230. <https://doi.org/10.1104/pp.93.1.222>
- Pritchard, S. G., Strand, A. E., McCormack, M. L., Davis, M. A., & Oren, R. (2008). Mycorrhizal and rhizomorph dynamics in a loblolly pine forest during 5 years of free-air-CO₂-enrichment. *Global Change Biology*, *14*(6), 1252–1264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01567.x>
- Polverigiani, S., McCormack, M. L., Mueller, C. W., & Eissenstat, D. M. (2011). Growth and physiology of olive pioneer and fibrous roots exposed to soil moisture deficits. *Tree Physiology*, *31*(11), 1228–1237. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr110>

- Puhe, J. (2003). Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands—a review. *Forest ecology and management*, 175(1–3), 253–273. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00134-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00134-2)
- Radville, L., McCormack, M. L., Post, E., & Eissenstat, D. M. (2016). Root phenology in a changing climate. *Journal of Experimental Botany*, 67(12), 3617–3628. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw062>
- Rasse, D. P., Rumpel, C., & Dignac, M. F. (2005). Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and soil*, 269(1), 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rosinger, C., Sandén, H., Matthews, B., Mayer, M., & Godbold, D. L. (2018). Patterns in ectomycorrhizal diversity, community composition, and exploration types in European beech, pine, and spruce forests. *Forests*, 9(8), 445. <https://doi.org/10.3390/f9080445>
- Ruess, R. W., Cleve, K. V., Yarie, J., & Viereck, L. A. (1996). Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior. *Canadian journal of forest research*, 26(8), 1326–1336. <https://doi.org/10.1139/x26-148>
- Schenk, H. J., & Jackson, R. B. (2002). The global biogeography of roots. *Ecological monographs*, 72(3), 311–328. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0311:TGBOR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0311:TGBOR]2.0.CO;2)
- Seethepalli, A., Dhakal, K., Griffiths, M., Guo, H., Freschet, G. T., & York, L. M. (2021). RhizoVision Explorer: open-source software for root image analysis and measurement standardization. *AoB plants*, 13(6). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab056>
- Sell, M., Smith, A. G., Burdun, I., Rohula-Okunev, G., Kupper, P., & Ostonen, I. (2022). Assessing the fine root growth dynamics of Norway spruce manipulated by air humidity and soil nitrogen with deep learning segmentation of smartphone images. *Plant and soil*, 480(1), 135–150. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05565-4>

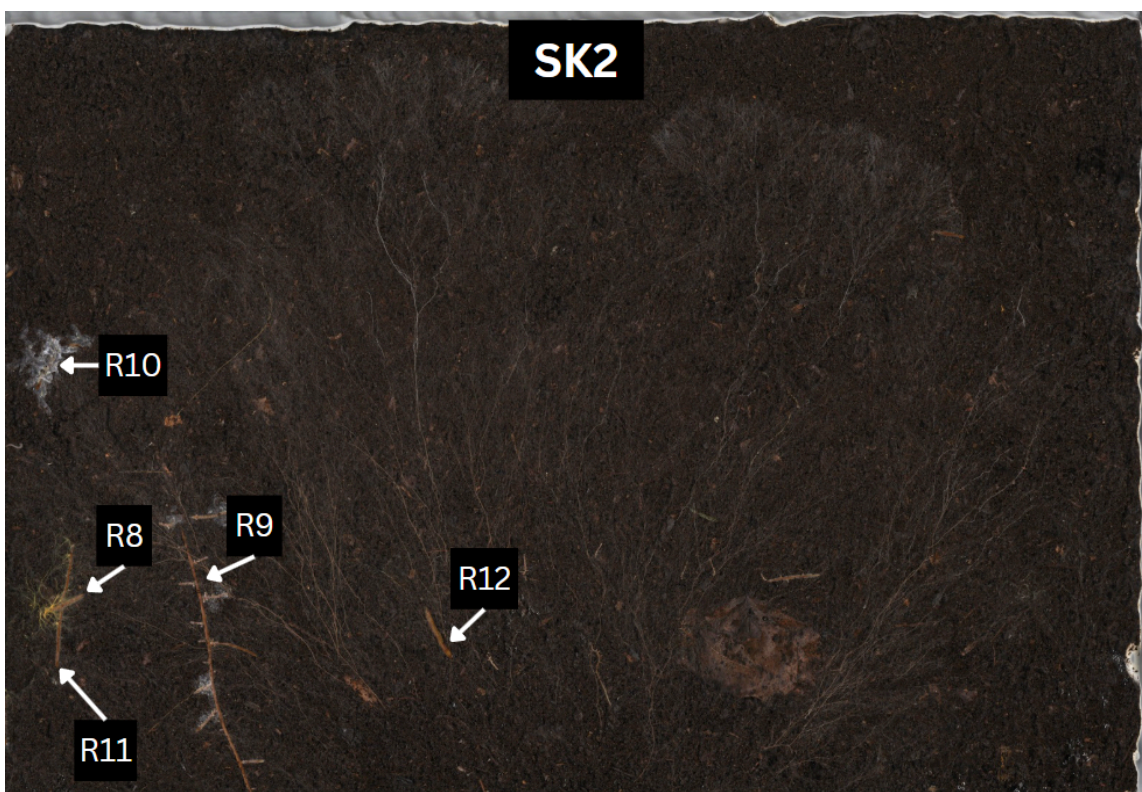
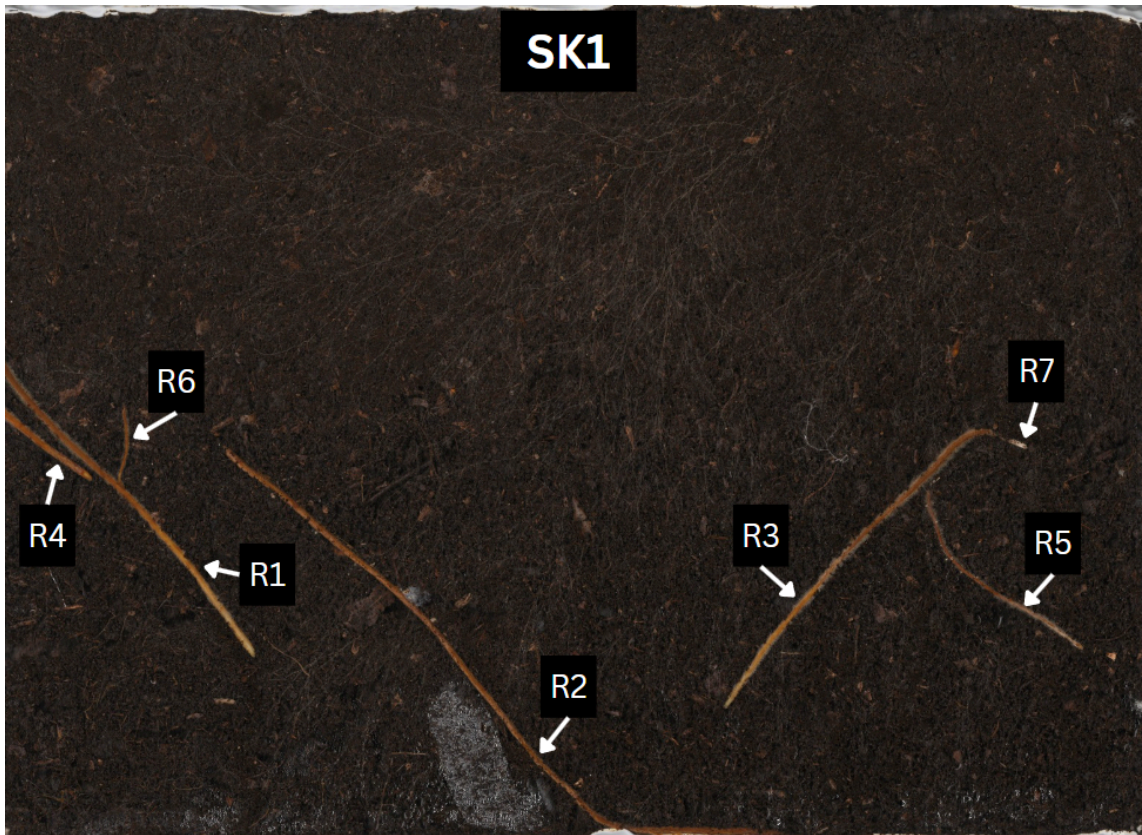
- Sell, M., Rohula-Okunev, G., Kupper, P., & Ostonen, I. (2024). Adapting to climate change: responses of fine root traits and C exudation in five tree species with different light-use strategy. *Frontiers in Plant Science*, 15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1389569>
- Shukla, P. R., Skea, J., Calvo Buendia, E., Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.-O., Roberts, D. C., Zhai, P., Slade, R., Connors, S., van Diemen, R., Ferret, M., Haughey, E., Luz, S., Neogi, S., Pathak, M., Petzold, J., Portugal Pereira, J., Vyas, P., Huntley, ... Maley, J. (2019). Summary for policymakers. Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems.
- Smith, A. G., Han, E., Petersen, J., Olsen, N. A. F., Giese, C., Athmann, M., ... & Thorup-Kristensen, K. (2022). RootPainter: deep learning segmentation of biological images with corrective annotation. *New Phytologist*, 236(2), 774–791. <https://doi.org/10.1111/nph.18387>
- Soka, G., & Ritchie, M. (2014). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and ecosystem processes: Prospects for future research in tropical soils. *Open Journal of Ecology*, 2014. <https://doi.org/10.4236/oje.2014.41002>
- Steele, S. J., Gower, S. T., Vogel, J. G., & Norman, J. M. (1997). Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree physiology*, 17(8-9), 577-587. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.8-9.577>
- Svolacchia, N., Salvi, E., & Sabatini, S. (2020). Arabidopsis primary root growth: let it grow, can't hold it back anymore!. *Current opinion in plant biology*, 57, 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.08.005>
- Zadworny, M., & Eissenstat, D. M. (2011). Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots. *New Phytologist*, 190(1), 213–221. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03598.x>
- Zhang, N., & Hasenstein, K. H. (1999). Initiation and elongation of lateral roots in *Lactuca sativa*. *International journal of plant sciences*, 160(3), 511–519. <https://doi.org/10.1086/314147>

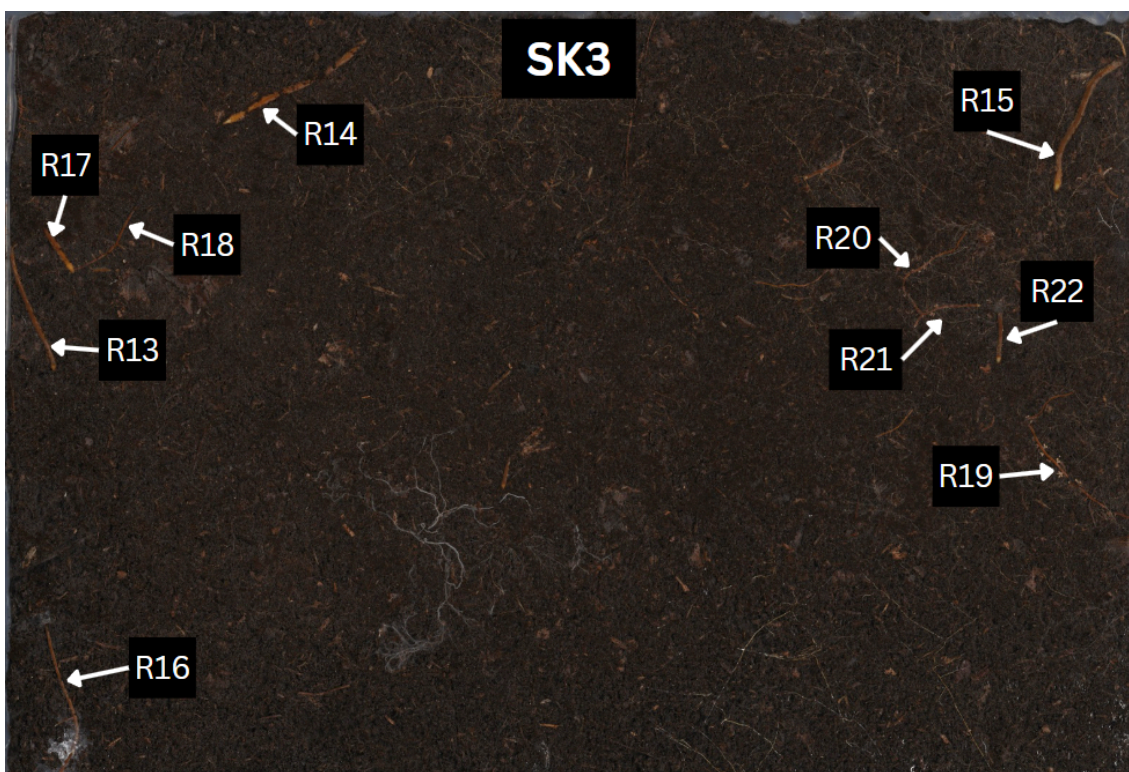
- Zhu, J., Zhang, K. X., Wang, W. S., Gong, W., Liu, W. C., Chen, H. G., ... & Lu, Y. T. (2015). Low temperature inhibits root growth by reducing auxin accumulation via ARR1/12. *Plant and Cell Physiology*, 56(4), 727–736. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu217>
- Zwetsloot, M. J., Goebel, M., Paya, A., Grams, T. E., & Bauerle, T. L. (2019). Specific spatio-temporal dynamics of absorptive fine roots in response to neighbor species identity in a mixed beech–spruce forest. *Tree Physiology*, 39(11), 1867–1879. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz086>
- Zwetsloot, M. J., & Bauerle, T. L. (2021). Repetitive seasonal drought causes substantial species-specific shifts in fine-root longevity and spatio-temporal production patterns in mature temperate forest trees. *New phytologist*, 231(3), 974–986. <https://doi.org/10.1111/nph.17432>
- Tamura, A., Oguma, H., Fujimoto, R., Kuribayashi, M., & Makita, N. (2022). Phenology of fine root and shoot using high frequency temporal resolution images in a temperate larch forest. *Rhizosphere*, 22, 100541. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100541>
- Teskey, R. O., & Hinckley, T. M. (1981). Influence of temperature and water potential on root growth of white oak. *Physiologia plantarum*, 52(3), 363–369. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1981.tb06055.x>
- Thaler, P., & Pagès, L. (1996). Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiologia Plantarum*, 97(2), 365–371. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1996.970222.x>
- Tiwari, M., Kumar, R., Subramanian, S., Doherty, C. J., & Jagadish, S. K. (2023). Auxin–cytokinin interplay shapes root functionality under low-temperature stress. *Trends in Plant Science*, 28(4), 447–459. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.12.004>
- Tryon, P. R., & Chapin III, F. S. (1983). Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(5), 827–833. <https://doi.org/10.1139/x83-112>

- Upton, M. A., & Burgess, P. J. (2013). Soil organic carbon and root distribution in a temperate arable agroforestry system. *Plant and soil*, 373, 43–58. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1733-x>
- Van Noordwijk, M., Brouwer, G., Meijboom, F., do Rosário G. Oliveira, M., & Bengough, A. G. (2000). *Trench profile techniques and core break methods*, Berlin, Germany: Springer, 211–233. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04188-8_7
- Vapaavuori, E. M., Rikala, R., & Ryyppö, A. J. T. P. (1992). Effects of root temperature on growth and photosynthesis in conifer seedlings during shoot elongation. *Tree physiology*, 10(3), 217-230. <https://doi.org/10.1093/treephys/10.3.217>
- Vargas, R., & Allen, M. F. (2008). Dynamics of fine root, fungal rhizomorphs, and soil respiration in a mixed temperate forest: integrating sensors and observations. *Vadose Zone Journal*, 7(3), 1055-1064. <https://doi.org/10.2136/vzj2007.0138>
- Vogt, K. A., Publicover, D. A., Bloomfield, J., Perez, J. M., Vogt, D. J., & Silver, W. L. (1993). Belowground responses as indicators of environmental change. *Environmental and Experimental Botany*, 33(1), 189–205. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(93\)90065-N](https://doi.org/10.1016/0098-8472(93)90065-N)
- Walter, A., Spies, H., Terjung, S., Küsters, R., Kirchgessner, N., & Schurr, U. (2002). Spatio-temporal dynamics of expansion growth in roots: automatic quantification of diurnal course and temperature response by digital image sequence processing. *Journal of experimental botany*, 53(369), 689–698. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.369.689>
- Walter, A., & Schurr, U. (2005). Dynamics of leaf and root growth: endogenous control versus environmental impact. *Annals of botany*, 95(6), 891–900. <https://doi.org/10.1093/aob/mci103>
- Wang, J. B., Zhang, X. J., & Wu, C. (2015). Advances in experimental methods for root system architecture and root development. *Journal of forestry research*, 26, 23–32. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0017-0>
- Wang, N., Wang, C., & Quan, X. (2020). Variations in fine root dynamics and turnover rates in five forest types in northeastern China. *Journal of Forestry Research*, 31(3), 871–884. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01065-x>

- Wang, S., Wang, Z., & Gu, J. (2017). Variation patterns of fine root biomass, production and turnover in Chinese forests. *Journal of Forestry Research*, 28(6), 1185–1194. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0386-7>
- Wang, Y., Kim, J. H., Mao, Z., Ramel, M., Pailler, F., Perez, J., ... & Stokes, A. (2018a). Tree root dynamics in montane and sub-alpine mixed forest patches. *Annals of Botany*, 122(5), 861–872. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy021>
- Wang, Y., Mao, Z., Bakker, M. R., Kim, J. H., Brancheriau, L., Buatois, B., ... & Stokes, A. (2018b). Linking conifer root growth and production to soil temperature and carbon supply in temperate forests. *Plant and Soil*, 426, 33–50. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3596-7>
- Webb, D. P. (1976). Root growth in *Acer saccharum* Marsh. seedlings: Effects of light intensity and photoperiod on root elongation rates. *Botanical Gazette*, 137(3), 211–217. <https://doi.org/10.1086/336860>
- Weemstra, M. (2017). *Belowground uptake strategies: how fine-root traits determine tree growth* (Doctoral dissertation, Wageningen University and Research).
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.1.4, <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Wilcox, H. (1962). Growth studies of the root of incense cedar, *Libocedrus decurrens*. II. Morphological features of the root system and growth behavior. *American Journal of Botany*, 49(3), 237–245. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1962.tb14933.x>
- Wilcox, H. E. (1968). Morphological studies of the root of red pine, *Pinus resinosa* I. Growth characteristics and patterns of branching. *American Journal of Botany*, 55(2), 247–254. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1968.tb06968.x>
- Wilkins, M. B. (1976). The role of the root cap in root geotropism. *Commentaries in Plant Science*, 1, 171.
- Yafetto, L., Davis, D. J., & Money, N. P. (2009). Biomechanics of invasive growth by *Armillaria* rhizomorphs. *Fungal Genetics and Biology*, 46(9), 688–694. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2009.04.005>

Lisa 1. Juurte nummerdused skanneritel





Lisa 2. Juurte sügisene kasvudünaamika

Juur	Pikkus (cm)	Diameeter (mm)	Kasvuaja pikkus (p)	Kasvuaeg (2024)	Keskmine kasvukiirus (mm/p)	Tõenäoline liik ja kommentaarid
R1	10,0	1,6	75	22.09–05.12	1,33	kuusk
R2	18,0	1,7	71	03.09–12.11	2,54	kuusk, imijuured, mullas
R3	9,8	1,4	75	18.09–01.12	1,31	kuusk
R4	3,1	1,8	47	04.10–19.11	0,65	kuusk
R5	5,9	0,9	71	06.09–15.11	0,83	kuusk, imijuured
R6	2,2	0,8	35	22.09–26.10	0,63	kuusk, põrkab vastu R1
R7	0,6	1,1	58	11.10–07.12	0,10	kuusk, väga lühike
R8	1,2	0,8	110	25.08–12.10	0,11	kuusk, imijuured, EcM, risti R11-ga
R9	9,0	0,9	107	28.08–12.10	0,84	kuusk, imijuured, söödud

Juur	Pikkus (cm)	Diameeter (mm)	Kasvuaja pikkus (p)	Kasvuaeg (2024)	Keskmine kasvukiirus (mm/p)	Tõenäoline liik ja kommentaarid
R10	1,2	1,0	44	29.08–11.10	0,28	kuusk, söödud
R11	3,2	0,6	51	29.08–18.10	0,63	kuusk, imijuured, EcM risti R8-ga
R12	1,4	1,3	51	19.09–08.11	0,28	kuusk
R13	3,4	1,2	33	05.09–07.10	1,02	kuusk, imijuured
R14	4,2	1,9	34	08.10–10.11	1,23	kuusk, mullas
R15	3,8	1,7	66	16.09–20.11	0,57	kuusk
R16	4,3	0,9	98	27.08–02.12	0,44	kuusk, imijuured, söödud
R17	1,2	1,4	31	16.10–15.11	0,38	kuusk,
R18	2,8	0,6	81	13.08–01.11	0,34	kuusk, imijuured
R19	3,9	0,6	20	01.09–20.09	1,93	mänd, imijuured, mullas
R20	2,4	0,5	39	09.09–17.10	0,61	mänd, imijuured
R21	2,1	0,6	57	24.08–19.10	0,37	mänd, imijuured
R22	1,3	1,2	46	23.09–07.11	0,29	kuusk

Välja toodud juure number, juure kogupikkus (cm), keskmine diameeter (mm), kasvuaja pikkus päevades, kasvuaeg kuupäeva vahemikuna (kõik aastal 2024), keskmine päevane kasvukiirus (mm/päevas) ning tõenäoline liik ja muud kommentaarid. Muude kommentaaride all olev "EcM" tähistab ektomükoriisseid seenehüüfe juure ümber; "imijuured" märgivad, et antud juure basaalses osas esinesid imijuured; "mullas" – antud juur kadus skanneri pildilt osaliselt või terviklikult mulla taha märgatavaks ajaperioodiks, mis raskendab mõõtmiseid; "söödud" – juure imijuuri või lähedal olevaid hüüfe sõid mullas elavad organismid, mis võis takistada juurekasvu nägemist. Kuusk = harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H.Karst.), mänd = harilik mänd (*Pinus sylvestris* L.). N = 22.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Marian Klaus,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Juurte ja hüüfide kasvudünaamika kõdusoometsas”, mille juhendajad on prof. Ivika Ostonen-Märtin ja Dr. Marili Sell, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
2. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
4. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Marian Klaus

23.05.2025