

Tartu Ülikool  
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Taimeökoloogia õppetool

Laila Kaasik

## **NAABRITE ÄRATUNDMINE TAIM-TAIM INTERAKTSIOONIDES**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: prof. Kristjan Zobel

Tartu 2014

## Sisukord

Sisukord.....	2
Sissejuhatus.....	3
1.Naabri äratundmise mehhanismid.....	3
1.1.Naabri tuvastamine valgussignaali kaudu.....	4
1.2.Volatiilsed orgaanilised ühendid.....	5
1.3.Mullatoitained.....	5
1.4.Juureeksudaadid.....	6
2.Taim-taim interaktsioonid.....	10
2.1.Mina ja mitte-mina eristamine (self/non-self recognition).....	11
2.2.Sugulaste äratundmine (kin recognition).....	16
2.3.Liigispetsiifiline äratundmine.....	19
Kokkuvõte.....	21
Summary.....	22
Tänuavaldused.....	23
Kasutatud kirjandus.....	24

## Sissejuhatus

Taimed vahetavad neid ümbritseva keskkonnaga informatsiooni mitmel viisil. Üks osa ümbruse mõjust taimetele kannab informatsiooni läheduses kasvavate teiste taimede kohta – millised on naabertaimede liigid (Huber-Sannwald *et al.* 1996), sugulusastmed (Dudley *et al.* 2013) ja terviseseisundid. Taimed tunnevad ära ka iseennast, näiteks taime üks juur reageerib kasvu käigus toimuvale kohtumisele sama taime teise juurega teisiti kui kohtumisele naabertaimete juurega (Mahall & Callaway 1991). Taimed mõjutavad üksteist, varjutades vastastikku valgust, kasutades ära mullas leiduvaid toitaineid ning eritades õhku või mulda spetsiifilisi keemilisi aineid, mis mõjutavad teisi taimi otseselt või mikroelustiku muutuste vahendusel (Pierik *et al.* 2013).

Vastavalt keskkonnast saadud infole taimed kas konkureerivad naabertaimedega, näiteks intensiivistavad juurte kasvu ja kasvatavad juuri eelistatult naabertaimete suunas, hoiduvad naabertaimedega konkureerimast (kasvatavad juured naabertaimest eemale) või hoopis teevad vastastikku kasulikku koostööd.

Käesolevas töös on antud ülevaade taimedevahelise infovahetuse erinevatest viisidest ja nende infovahetuse viiside (oletatavatest) mehhanismidest. Samuti käsitletakse taimedevahelise infovahetuse tagajärgi konkreetsete taimede kasvu ja arengu jaoks ning kogu koosluse ja ökosüsteemi jaoks, milles need taimed kasvavad.

## 1. Naabri äratundmise mehhanismid

Ümbritsevale keskkonnale õigel viisil reageerimiseks peavad taimed saama infot oma keskkonna kohta ning usaldusväärset viisil ära tundma naabreid ja konkurente (Pierik *et al.* 2013). Selles peatükis toon näiteid taimedel esinevatest erinevatest mehhanismidest, millega taimed kooslusekaaslaste olemasolu ja identiteeti tuvastavad.

### 1.1. Naabri tuvastamine valgussignaali kaudu

Taimed vajavad fotosünteesiliselt aktiivset kiirgust (edaspidi lihtsuse huvides lihtsalt „valgus”) energiaallikana fotosünteesis, aga valgus on ka hädavajalik keskkonnasignaali ellujäämiseks ja paljunemiseks. Taimed kontrollivad pidevalt valguse olemasolu, kestust, intensiivsust, kvaliteeti ja suunda, kohandamaks sellega oma kasvu ja arengut (Monte *et al.* 2003). Taime lehele langeva valguse kvaliteeti mõjutab teiste taimede olemasolu, kuna klorofüll neelab valikuliselt rohkem punast ja sinist valgust ning kaugpunane valgus lehtedelt peegeldatakse ja lastakse läbi. Selle tulemusel punase/kaugpunase (R/FR) valguse suhe väheneb märgatavalt tihedamas taimestikis (Pierik *et al.* 2013). Ehk taimed neelavad punast, kuid peegeldavad ja lasevad läbi kaugpunast valgust. Suurem kaugpunase valguse osakaal võrreldes punase valgusega signaleerib taimele, et teda varjutatakse ning et on vajadus sellele reageerida.

Punase/kaugpunase valguse suhet detekteeritakse fütokroomi perekonda kuuluvate fotoretseptoritega. Fütokroomid on lahustuvad dimeersed kromoproteiinid kahe struktuurse domeeniga. Harilikul mürloogal (*Arabidopsis thaliana*) esineb viis fütokroomi perekonda kuuluvat fotoretseptorit, nendeks on phyA kuni phyE (Pierik *et al.* 2013). Need erinevate, kuid osaliselt kattuvad funktsioonidega fütokroomid osalevad paljude taimede oluliste valgusega seotud signaaliradades, mis on vajalikud näiteks seemnete idanemise, õitsemise, klorofüllisünteesi ja varju vältimise koordineerimiseks (Monte *et al.* 2003). Punane valgus aktiveerib ning kaugpunane valgus inaktiveerib fütokroomi, selle tulemusena R/FR muudab aktiivse (Pfr) ja inaktiivse (Pr) fütokroomi vahelist tasakaalu. Aktiveeritud fütokroomi valgud rändavad tsütosoolist rakutuuma. Tuumas Pfr füüsiliselt interakteerub PIF valgudega mis viib PIF valgude lagunemisele. PIF valgud on transkriptsioonifaktorid, mis indutseerivad kasvu soodustavate geenide ekspressiooni (Pierik *et al.* 2013).

Lisaks fütokroomide poolt vahendatud detekteerimismehhanismile on

taimedel ka sinise valguse ja UV-A fotoretseptorid: krüptokroomid ja fototropiinid. Krüptokroomid on küll tundlikud teistsugustele lainepikkustele kui fütokroomid, aga nende signaalirajad kattuvad osaliselt ja nende kahe valguperekonna interaktsioone on kirjeldatud (Pierik *et al.* 2013).

## **1.2. Volatiilsed orgaanilised ühendid**

Taimed toodavad suures koguses ja palju erinevaid volatiilseid ehk lenduvaid orgaanilisi ühendeid (VOC). Volatiilsed ühendid võivad koosneda nii väikestest molekulidest (nt metanool ja etüleen) kui ka suurematest, nagu näiteks isopreeni jääkidest koosnevad terpenoidid. Volatiilid võivad levida ka maa all mullas, kuid enamus sellealastest uurimistöödest keskendub taime maapealsete osade poolt eritatutele. Taimedel on lenduvatele orgaanilistele ühenditel mitmeid funktsioone, näiteks kasutatakse neid kaitseks herbivooria vastu, meelitades ligi kiskjaid või taimehormoonina signaliseerimiseks taime eri osade vahel. Seoses nende funktsioonidega on näidatud taimede võimet naabreid „pealt kuulata”. Taimed saavad volatiilseid signaale ümbritsevatelt taimedelt ja seeläbi suudavad kiiremini valmistuda herbivooride rünnakuks (Pierik *et al.* 2013).

Kolmehambalisel pujul (*Artemisia tridentata*) on näidatud võimet vahet teha endal ja võõral taimel (self/nonselv recognition), reageerides erinevalt enda klooni ja võõra taime poolt eritatud volatiilsetele signaalidele (Karban & Shiojiri 2010). Katses näidati, et kuigi taimed reageerisid herbivooriat imiteerivale signaalile ka siis, kui see oli eritatud võõra taime poolt, oli vastus enese kloonilt saadud signaalile märgatavalt tugevam.

## **1.3. Mullatoitained**

Taimed konkureerivad maa all mullaressurssidele nagu vesi ja toitained. Konkurents toitainete pärast on kindlasti üheks viisiks, kuidas taimed üksteist mõjutavad, kuigi järjest enam koguneb tõendeid, et maa-aluses konkurents

osalevad ka mittetoitainelised signaalid (Pierik *et al.* 2013; Biedrzycki & Bais 2010).

Maa-alune konkurents tavaliselt kahandab toitainete kättesaadavust isendi kohta. Toitainete kättesaadavuse vähenedes investeerivad taimed rohkem juurtesse (Poorter & Sack 2012). Viimasel ajal on tehtud suuri edusamme tuvastamiseks taimede tunnetus- ja reguleerimismehhanisme seoses mitmete oluliste toitainetega. Iseäranis hästi on seletatud nitraatide signaliseerimismehhanismi. Hiljuti avastati, et lämmastiku transport ja signaliseerimine on tihedalt seotud: leiti et nitraadi transporter NRT1.1/CHL1 on ka nitraadi retseptor. Seega on see esimene teadaolev niinimetatud transeptor ehk ühendatud funktsioonidega transporter ja retseptor. NRT1.1 suudab lisaks nitraadile transportida ka auksiini ja signaale mitmesugustele molekulaarsetele märklaudadele, nende hulgas ANR1. NRT1.1 vahendatud auksiini transport ja ANR1 ekspressiooni regulatsioon moodustavad heterogeenseses muldades juurte plastilisusele fundamentaalselt olulise signaaliraja (Pierik *et al.* 2013; Ho & Tsay 2010). On ka spekulatsioonid, et ammooniumiooni transporter AMT1.1 võib olla samal ajal ka ammooniumiooni retseptor. Fosfaatide puhul on täpsest tajumismehhanismist vähem teada, kuid on teada, et see on seotud fosfaadi ja raua homeostaasiga (Pierik *et al.* 2013).

#### **1.4. Juureksudaadid**

Järjest rohkem koguneb tõendeid, et juurte vastuseid naabritele ei saa seletada ainult toitainetele reageerimisega, vaid taimed kasutavad ka mittetoitainelisi vihjeid naabritelt oma juurte paigutuse regulatsiooniks. Keemiline signaalidevahetus ühe taime erinevate juurte vahel ja infovahetus teiste organismidega, sealhulgas naabertaime juurtega, toimub tihti juureksudaatide vahendusel. Samad keemilised signaalid võivad esile kutsuda erinevaid vastuseid erinevatelt vastuvõtvatelt organismidelt, juureksudaatide keemilised komponendid võivad üht vastuvõtjat eemale peletada samal ajal teist ligi meelitades (Bais *et al.* 2006). Cahill ja McNickle jaotavad toitainetega

mitteseotud juurevastused kolme klassi: segregatsioon ehk juurte paigutamine naabrist eemale, neutraalne vastus ehk ilma kindla suunata juurte kasv ja agregatsioon ehk juurte paigutamine naabri juurte lähedusse (Pierik *et al.* 2013; Cahill & McNickle 2011).

Juureeksudaate eritavad peamiselt juurekarvad, kuid vähemal määral ka teised juureosad (Badri & Vivanco, 2009). Juured toodavad ja eritavad pidevalt risosfääri erinevaid aineid: eritatakse ioone, vaba hapniku, vett, ensüüme, vaiku ja rida erinevaid süsinikku sisaldavaid primaarseid ja sekundaarseid metaboliite. Juureeksudatsioon koosneb nii gradiendist sõltuvast kindla funktsioonita jääkainete väljutamisest kui ka teatavate funktsioonidega ühendite sekretsioonist (Bais *et al.* 2006). Juureeksudaatides võivad olla tuhanded erinevad ained, mida võib esimeses lähenduses liigitada lahustuvateks suhkruteks, aminohapeteks, orgaanilisteks hapeteks, rasvhapeteks, steroolideks, valkudeks ja muudeks aineteks. Taimed tihti ei erita ainult üht ainet, vaid potentsiaalsete signaalmolekulide segusid, mis on kõrgelt liigispetsiifilised või ökotüübi spetsiifilised (Pierik *et al.* 2013).

Juureeksudaate võib jagada kaheks ka ainete molekulmassi järgi: madalmolekulaarsed ühendid nagu aminohapped, suhkrud, orgaanilised happed, fenoolid ja paljud teised sekundaarsed metaboliidid ja suure molekulmassiga eksudaadid nagu vaigud ja valgud. Suure molekulmassiga ühendid moodustavad massi järgi eksudaatidest suurema osa, kuid madalmolekulaarsed ühendid on palju mitmekesisemad (Bais *et al.* 2006).

Juureeksudaadid võivad vahendada nii positiivseid, negatiivseid kui ka neutraalseid interaktsioone. Negatiivsetest interaktsioonidest võivad juureeksudaadid mõjutada naabertaimi otseselt fütotoksiinidena ehk allelopaatiaga. Taimede toodetud fütotoksiinid varieeruvad oma keemilise struktuuri, toimemehhanismi ja mõju poolest. Nad võivad toimida nii mõjutades metaboliitide tootmist, fotosünteesi, hingamist, membraanitransporti, idanemist, juurekasvu, võsu kasvu ja raku surevust tundlikes taimedes. Juureeksudaadid on vajalikud ka parasiittaimede ja nende

peremeestaimede vahelise ühenduse tekkeks. Selline suhe on negatiivne peremehele ja positiivne parasiidile. On teada üle 4000 fakultatiivse ja obligatoorse parasiitaimeliigi. Keemilist suhtlust, mis kontrollib parasiidi idanemist ja füüsiliste ühenduste arengut, on täheldatud paljude obligatoorsete parasiitide korral.

Juureeksudaadid osalevad lisaks ühele osapoollele kahju tekitamise ka positiivsetes interaktsioonides. Osad juureeksudaadid tekitavad kaitsereaktsiooni naabertaimedes. Kaitse olemus võib olla lihtsalt patogeenile või infektsioonile vastuvõtlikkuse vähendamine või võib juureeksudaatide kaudu saadud signaal algatada ka volatiilide tootmist kaitseks herbivooria vastu, meelitades ligi kiskjaid. Lisaks võivad juureeksudaadid ka kaudselt mõjutada mullaprotsesse nii naabertaimedele positiivses kui ka negatiivses suunas (Bais *et al.* 2006).

Üks varasem töö, milles toodi näiteid naabri mõjutamisest juureeksudaatidega, on B.E. Mahalli ja R.M. Callaway 1991. aastal tehtud uurimus, milles nad näitasid, et kõrbepõõsas *Larrea tridentata* (mehhiko kreosoodipõõsas) inhibeerib juurekasvu nii samast liigist kui ka erinevast liigist naabritel (Mahall & Callaway 1991). *Larrea* teeb seda ilmselt läbi mitespetsiifiliste difuussete fütotoksiinide ja seda efekti oli võimalik inhibeerida aktiivsõe lisamisega, mis viitab juureeksudaatidele. Samas töös näidati ka, et *Artemisia tridentata* (kolmehambaline puju) juured lõpetavad kasvamise füüsilisel kokkupuutel liigikaaslase juurtega, aga mitte kokkupuutel enda juurtega, mis aga ei olnud ilmselt vahendatud juureeksudaatide poolt või oli tegu väga vähe diffundeervate ainetega (Mahall & Callaway 1991; 1992). Juuresüsteemide eraldamist tänu eksudaatidele on täheldatud ka harilikul maajalal (*Glechoma hederacea*), kes ka piisava ja ruumiliselt ühtlase toitainetega varustatuse tingimustes (ülepäevane kastmine toitainete lahusega) väldib juuresüsteemide kattumist nii oma liigi kui metsmaasika (*Fragaria vesca*) juurtega. Metsmaasika juurte kasv seevastu intensiivistus kokkupuutel maajala juurtega, kuid mitte oma liigi juurtega (Semchenko *et al.*



2007b). Juurte agregatsiooni on täheldatud lõhnaval maarjaheinal (*Anthoxanthum odoratum*) liikidevahelisel interaktsioonil kahe teise rohumäätaimega, täheldatud juurte agregatsioon oli sõltumatu mulla toitainetesisaldusest (Pierik *et al.* 2013).

Kassinaeriliste sugukonda kuuluva pärn-abuutiloniga (*Abutilon theophrasti*) tehtud katsetest selgus, et nad integreerivad informatsiooni naabrite ja toitainete kohta. Nad vältisid teise taime juuri juhul, kui mullas oli ühtlaselt toitaineid, heterogeenses mullas aga juured ei segregeerunud ja toitaineterikkas mullalapis juured kattusid (Cahill *et al.* 2010). Selline käitumismuster näitab, et vastused toitainetele võivad olla dominantsed võrreldes vastustega juureeksudaatidele.

Juureeksudaadid on seotud ka toitainete kättesaadavuse ja mullabakterite kooslusega. Toitainete vähese kättesaadavuse tingimustes võivad juureeksudaadid parandada mineraalainete omastatavust juurestikulähedase mulla pH muutmise kaudu. Näiteks võivad juurtest eralduvad happed soodustada fosfaatide vabanemist mullaosakekestest. Fosfaatide kättesaadavuse paranemisest võivad paraneda ka naabertaimede toitumistingimused, näiteks fosfaatide lahustuvuse suurendamine põldoa (*Vicia faba*) poolt fosforivaeses mullas suurendas temaga kooskasvatatava maisi (*Zea mays*) juurekasvu ja terade saaki (Pierik *et al.* 2013).

Üpris palju on teada selle kohta, milliseid aineid ja millistes kombinatsioonides juured toodavad ja eritavad. Tunduvalt vähem on uuritud retseptoreid ja signaaliülekanemehhanisme, mis võimaldavad taimedel juureeksudaatide kaudu naabertaimi ära tunda (Badri & Vivanco 2009).

Juureeksudaatide eritamine kujutab endast taimetele märgatavat süsinikukulu. Juureeksudaatidena eritatav fotosünteesiproduktide hulk sõltub mullatüübist, toitainete kättesaadavusest, samuti taime vanusest ning tema füsioloogilisest seisundist. Kuigi suure enamuse juureeksudaatide funktsioonid on teadmata, on teada ka ühendeid, mille oluline rolli bioloogilistes protsessides on teada (Bais *et al.* 2006).

Juureksudaadid võivad lisaks toitainete kättesaadavuse mõjutamisele mõjutada ka mulla bakteri- ja seenekooslusi, sisaldades mullabakteritele ja -seentele vajalikke toitaineid või vastupidi, nende jaoks mürgiseid aineid. Mulla mikroflooral on omakorda tagasimõju juurte kasvule ja toitainete kättesaadavusele. Juureksudaadid, toitainete kättesaadavus ja mulla mikroorganismid moodustavad vastastikku seotud süsteemi, mis mõjutab taimede kasvu ja teineteisele reageerimist (Bais *et al.* 2006).

## 2. Taim-taim interaktsioonid

Pärast naabri olemasolu ja identiteedi tuvastamist on taimel võimalik reageerida sellele mitmel erineval viisil. Konkurents arvatakse olevat taimedevaheline tähtsaim interaktsioon. Taimedel on võimalik üksteisega konkureerida mitmel eri moel ja nii maa all kui maa peal. Konkurents võib aga viia ühisvaratragöödiani ning teatud juhtudel on kasulikum mitte raisata ressursse konkureerimisele näiteks iseendaga, oma klooniga või sugulasega.

Konkurents on kahepoolset kahjulik vastasmõju, selle tulemuseks on vastastikune kohasuse vähendamine limiteerivate ressursside nappuse tõttu. Taimed konkureerivad maa peal peamiselt valguse pärast, mullas aga toimub konkurents taimejuurte vahel vee ja toitainete pärast. Naabrite juurte kohalolu tajudes taimed tihti suurendavad juurekasvu, tõstes oma maa-alust konkurentsivõimet.

Taimedel esineb mitmesuguseid plastilisi viise konkurentsivõime toimetulekuks. Nendeks võivad olla nii kaitse- kui ka ründemehhanismid. Konkurentsivõitlus võib toimuda otse läbi ühiste ressursside omastamise nagu toidained, vesi ja valgus või läbi mürgiste ainete eritamise keskkonda ehk allelopaatia. Allelopaatia puhul on klassikalised näited must pähklipuu (*Juglans nigra*), kes toodab jugaloone ja harilik sorgo (*Sorghum bicolor*), kes toodab sorgoleoone. Mõlemad liigid suruvad alla paljude teiste taimeliikide kasvu ja idanemist ja seeläbi hoiavad osa maa-alast enda ümber teistest taimedest puhtana

kasutades allelokemikaale mis inhibeerivad mitokondriaalseid funktsioone ja elektrontranspordi ahelat fotosüsteem II-s mõjutades nii hingamisahelat kui ka fotosünteesi rada (Pierik *et al.* 2013).

Levinum konkurentsi mõõde taimede seas on kohasus – ehk konkurents on toimunud siis, kui on negatiivne mõju fokaaltaime sooritusele või kohasusele tulenevalt teise taime kohalolekust ja kui fokaaltaim vähendab teiste taimede sooritust või kohasust. Nende kohasuse muutuste suurus sõltub taime konkurentsivõimest. Konkurentsivõime koosneb kahest komponendist: konkurentsivastus (*competitive response*) ehk võime taluda konkurentide juuresolekut ja konkurentsiefekt (*competitive effect*) ehk fokaaltaime võime vähendada konkurenti kohasust (Dudley *et al.* 2013).

Kuna konkurents on kahjulik mõlemale konkureerivale taimele, siis on taimedel teatud juhtudel kasulik kasutada infot naabruskonna taimeosade füsioloogilisest ja geneetilisest identiteedist, et konkurentsist hoiduda. Konkurentsist hoidumine võiks olla eriti kasulik sugulaste puhul, kus kaasava kohasuse (*inclusive fitness*) läbi tõuseks indiviidi enda alleelide kohasus. Veelgi mõttetum on sama taime eri osadel konkureerida omavahel - see teeks sama välja, kui sama inimese (*Homo sapiens*) kaks kätt kakleksid omavahel selle pärast, kumb saab toitu suhu panna, seetõttu on taimedel kasulik ära tunda iseennast ja enda juuri. Sellised äratundmised ja interaktsioonid taimedel on vaadeldavad erinevatel tasemetel. Uuritud on taimede võimet tuvastada naabrite identiteeti ja muuta oma käitumist olenevalt sellest, kas ta jagab potti või ressursse füsioloogiliselt ühendatud teise rametiga, geneetilise klooniga, sugulasega, liigikaaslase või teisest liigist taimega. Vastused naabrite sarnasusele ja sugulase ei ole selgelt jaotatavad ja esineb sujuvat üleminekut endast võõrani (Biedrzycki *et al.* 2010).

## **2.1. Mina ja mitte-mina eristamine (self/non-self recognition)**

Pea kõigil hulkraksetel organismidel on võime teha vahet endal ja võõral

organismil. Näiteks eksisteerivad taimedel enda äratundmise süsteemid, millega välditakse isetolmlemist ja seeläbi inbriidingut (Gruntman & Novoplansky 2004). Lisaks geneetilist degradatsiooni vältivatele mehhanismidele on naaberisendite geneetilise identsuse äratundmine oluline ka mitmete biotiliste interaktsioonidega toimetulekuks, näiteks naabri geneetilise distantsi hindamine on tähtis konkurentsivõitluses. Konkurents tavaliselt eeldab limiteerivate ressursside allokatsiooni mitte-reproduktiivsetesse organitesse, looduslik valik aga peaks soosima mehhanisme, mis soodustavad konkureerimist võõraste naabritega ja limiteerima ressursse raiskavat konkureerimist iseendaga. Seetõttu on taimele kasulik ära tunda ja vältida konkureerimist iseenda juurtega või klooniga (Falik *et al.* 2003).

Taimed on võimelised eristama taimejuuri muust mullakeskkonnast, tegema vahet enda ja võõra taime juurtel ja sellele reageerima juurekasvu muutustega. Mitmetes töodes on leitud, et selleks, et taim identifitseeriks juuri endana, peab taimede vahel olema füüsiline ühendus: kui kahe rameti vaheline füüsiline ühendus läbi lõigata, siis aja jooksul taimed võõranduvad ja hakkavad suhtuma üksteisesse kui mitte-endasse. (Falik *et al.* 2003; Falik *et al.* 2006). Aeg, mille jooksul taim hakkab peale rametite lahti lõikamist teist taime mitte-endaks pidama, on liigiti erinev.

Ühed varasemad näited endal ja mitte-endal vahetegemisest on Mahall & Callaway (1991) katsed korvõieliste sugukonda kuuluva kõrbepõõsaga (*Ambrosia dumosa*) ja mehhiko kreosoodipõõsaga (*Larrea tridentata*). *A. dumosa* juur pidurdas oma kasvu teise sama liiki taime juurega kokkupuutel, kuid mitte teise sama taime (enda) juurega kokku puutudes, mis näitab et tal peab olemas olema võime teha vahet juurte identiteedil. Kuna *Ambrosia* juur pidurdas oma kasvu alles teise juurega kokkupuutel ning mitte enne seda, võib oletada, et äratundmiseks on sel liigil vajalik füüsiline juurekontakt või on tegu signaalainetega, mis ei difundeeru juurest kuigi kaugemale (Mahall & Callaway 1991).

Teistlaadi tulemusi juurekasvu kohta on leitud katsetes mitmete liikidega, kasutades ühenduses olevaid rameteid või mitme juurega taimi ja paigutades neid erinevatel viisidel pottidesse. Leiti, et tšiili maasikas (*Fragaria chiloensis*) eraldab juuri tänu füüsilisele ühendusele läbi stooloni, mis tugevalt parandas klonaalset sooritust ja suurendas biomassi võrreldes ilma ühenduseta taimedega. Taimed kasvatasid juuri eelistatult enda ühenduses kloonist eemale ja vältisid juurekasvu naabri poole. Sellist nähtust aga ei esine siis, kui kunstlikult eraldada taimede juurdumistsoonid. Teisel liigi *F. chiloensis* kloonil, kellel on väiksem süsinikuühendite transport läbi stooloni, ei esinenud eelnevalt kirjeldatud efekti. Need tulemused näitavad, et vähemalt osad liigi *F. chiloensis* kloonid on võimelised koostööd teha ja vältima juurkonkurentsi füsioloogiliselt ühendatud naabriga (Holzapfel & Alpert 2002).

Katsetes hariliku hernega (*Pisum sativum*), kasutades poolitatud juurtega taimi, leiti, et kui juured olid paigutatud nii, et potis oleks koos üks juur ühelt ja teine juur teiselt taimelt kasvatasid taimed tunduvalt rohkem juuri võrreldes pottidega kus olid ainult ühe füsioloogilise indiviidi juured. Hernega tehti ka kaksiktaimed, taimed jagati kolme rühma: 1) INTACT- taimed füüsilise ühendusega läbi stooloni, 2) TWINS-taimed, millel katse alguses katkestati ühendus, 3) ALIEN-taimed ehk kaks võõra taime rametit olid asetatud kõrvuti, sama vahemaaga nagu esimese ja teise variandi geneetiliselt identsed rametid. Kahe viimase variandi puhul kasutati taimede füüsiliseks eraldamiseks parafilmi, et vältida taimede kokkukasvamist. Katsest selgus, et kõige rohkem esines juurekasvu hernestel ALIEN variandis, ehk neil, kes kasvasid koos võõraga. Juurekasv oli kõige väiksem INTACT ehk füüsilise ühendusega taimede puhul. Kaksiktaimedel (TWINS), kellel oli ühendus katkestatud, oli juurekasv suurem kui ilma katkestamata. Suunalisuse katses omavahel füüsilist ühendust omavad taimed vältisid ka enda juuri, kasvades rohkem võõra naabri poole. Taimedel, kel oli ühendus läbi lõigatud, seda efekti ei esinenud (Falik *et al.* 2003).

Piisonirohi (*Buchloe dactyloides*) näitas sarnaseid tulemusi, kasvatades kõige

rohkem ja pikemaid juuri juhul kui ta jagas ressursse füsioloogiliselt ja geneetiliselt võõra (ALIEN) liigikaaslasega. Enamuses parameetrites ei olnud aga statistiliselt olulist vahet INTACT ja TWINS variandil, ehk vahetult katse alguses ühenduse läbilõikamine ei mõjutanud naabri identiteeti taime jaoks. Küll aga leiti oluline erinevus juhul kui ühendus oli varasemalt enne katse algust katkestatud ja taimi oli kasvatatud eraldi pottides: need taimed võõrandusid ja juurekasv oli neil vahepealne. Lisaks ajalisele võõrandumisele leiti ka, et sama füsioloogilise indiviidi kaugematest otstest lõigatud kloonid suhtusid üksteisse kui võõramasse võrreldes läheduses kasvanud kloonidega (Gruntman & Novoplansky 2004).

Katsetes valge ristikuga (*Trifolium repens*) leiti eelnevatele näidetele sarnaseid tulemusi -- kui taim jagas potti teise füüsilises ühenduses oleva tütarrametiga oli juurekasv märgatavalt väiksem kui juhul, mil potis olid koos füsioloogiliselt ühenduses mitteolevad taimed, või kui kahe rameti vaheline ühendus oli vahetult enne katse algust katkestatud. Selle katse tulemused toetasid väidet, et enda äratundmine on ökoloogiliselt talle kasulik, kuna lisaks väiksemale juurekasvule esines ühenduses rametite kooskasvamisel suurem õite arv (Falik *et al.* 2006).

Eelnevatest näidetest järeldub, et naaberjuurte endana tuvastamiseks on vaja füsioloogilist ühendust juurte vahel, mis võib mõnel juhul ka kesta teatud aja pärast füüsilise ühenduse katkestamist. Täpne mehhanism, mida taimed kasutavad oma potikaaslase minana või mitte-minana tuvastamiseks, ei ole teada. Eelnevalt kirjeldatud tulemustest inspireerituna on tööde autorid spekuleerinud, et võimalikuks mehhanismiks võiks olla elektrilised või hormoonide nagu auksiini või tsütokiniini võnkumised, ennast võidakse ära tunda nende võnkumiste „resonantsvõimendumisel”, mida ei saa toimuda juhul kui võnkumised ei ole sama rütmiga (Falik *et al.* 2003). Selline võnkumistega seotud mehhanism seletaks, miks on vaja füsioloogilist ühendust, mis koordineeriks võnkumist ja kuidas selline võnkumise sarnasus aja jooksul pärast ühenduse katkestamist kaob.

Potijagamisega seotud mina vs mitte-mina äratundmisele ja sellega kaasnevale juurekasvu suurenemise nähtusele on tulnud ka kriitikat ja on näidatud, et oluline võib olla hoopis taimel kasutada olev mullaruumala (Semchenko *et al.* 2007a; Hess & de Kroon 2007). Mina/mitte-mina katsetes hoiti mullaruumala *per* ramet samasugusena, aga koguruumala oli kahe erineva poti vahel juuri jagava taime jaoks suurem. Seega ei pruugi tegu olla ühisvaratragöödia ja selle vältimisega läbi enese äratundmise, vaid suurema mulla koguruumala kättesaadavuse tõttu suurenenud juurekasvuga.

On ka näiteid taimede võimest vahet teha enda kloonil ja võõral liigikaaslasel ilma füüsilise ühendusega ja toime tulla paremini kasvades koos klooniga. Katsetes kolmehambalise pujuga (*Artemisia tridentata*) leiti, et *A. tridentata* reageerib paremini enda klooni poolt eritatud volatiilidele. Taimi lõigati, et simuleerida herbivooriat, looduslikeks herbivoorideks on nende taimede puhul tavaliselt tirtsulised (*Caelifera*). Kahjustada saades eritavad taimed õhku volatiile, mille tajumine võimaldab naabritel ennetada võimalikust herbivooriast tulenevaid kahjustusi, investeerides rohkem herbivooride vastasesse kaitsesse. Taimedel, kel polnud lähedusse paigutatud lõigatud naabrit, esines herbivooriat tunduvalt rohkem, kui neil, kel lõigatud naaber olemas oli. Oluline oli see, kas tegu oli oma klooni poolt eritatud volatiilidega või mitte, aga füsioloogilise ühendusega rühma tulemused selles katses ei eristunud lahti lõigatud klooni tulemustest (Karban & Shiojiri 2009).

On ka tõendeid self/non-self äratundmisest läbi juureeksudaatide. Noored hariliku müürlooga (*Arabidopsis thaliana*) seemikud, kes pandi kasvama vesilahusesse, reageerisid erinevalt olenevalt sellest, kas neile lisati juurde sugulase või võõra taime eksudaate või kasvasid ainult enda eksudaatide sees. Seemikud, kellele ei olnud lisatud võõra või sugulase eksudaate, kasvasid pikema peajuure kui need, kellele võõra või sugulase eksudaate oli lisatud. Katses lisati kasvulahusele naatiumortovanadaati ( $\text{Na}_3\text{VO}_4$ ), mis on ABC transporterite inhibiitor ja inhibeerib seeläbi mitmete teadaolevate juureeksudaatide eritamist taimest (Loyola-Vargas *et al.* 2007). Juurekasvu

erinevus kadus naatiumortovanadaadi lisamisega selles katses sugulase ja võõra töötluste vahel, aga naatiumortovanadaadi lisamine ei mõjutanud enda ja teiste variantide juurekasvu erinevust peajuure pikkuse osas. See tähelepanek toetab hüpoteesi, et enda ja sugulase äratundmine toimub läbi erinevate mehhanismide (Biedrzycki *et al.* 2010).

## **2.2. Sugulaste äratundmine (kin recognition)**

Võimet sugulasi ära tunda on pikka aega täheldatud paljudel erinevatel organismidel, viimasel ajal on leitud järjest rohkem näiteid ka katsetest taimedega. Vähemalt osadel taimedel on võime sugulasi ära tunda ja sellele reageerida muutustega funktsionaalsetes tunnustes. Loomade puhul selgitatakse sugulaste äratundmise ja hõimuvalikuga sugulastevahelist altruistlikku käitumist. Kuna samasuuruste taimede puhul on konkurents ressursside pärast arvatavasti peamine interaktsioon, siis on sugulase äratundmisvõimet uuritud konkurentsituuste kaudu, jälgides nende tunnuste erinevusi kasvamisel koos sugulasega ja koos võõraga (Dudley *et al.* 2013).

Sugulase äratundmine võib olla evolutsiooniliselt kasulik, kuna see aitab taimel reguleerida oma käitumist ja konkureerimisstrateegiat olenevalt naabri sugulusastmest. Sugulast ära tundes on võimalus vältida konkurentsi ja ühisvara tragöödiat ja seeläbi suurendada enda kohasust nii otseselt kui ka oma sugulaste kaudu läbi kaasava kohasuse. Sellist nähtust nimetatakse hõimuvalikuks (Hamilton 1964). Teoorias ei ole tegelikult sugulase äratundmine alati hädavajalik hõimuvalikuks: piisavalt vähese ruumilise levimise korral läbi isetolmlemise ja vegetatiivse paljunemise on suure tõenäosusega taime lähimad naabrid tema kloonid ja sugulased, mis annab võimaluse hõimuvalikuks (Dudley *et al.* 2013; Hamilton 1964).

Ühe esimestest tõenditest sugulase äratundmisest taimedel avaldasid Dudley & File (2007). Katsetes kanada merisinepiga (*Cakile edentula*) jagati taimed



kasvama gruppidesse koos sugulastega või mittesugulastega. Mõlemal juhul olid esindatud kaks alamtüüplust: kõik taimed olid kas eraldi pottides või jagasid potti grupikaaslastega. Selles töös leiti, et *C. edentula* sugulasgrupid eraldasid peenjuurtesse vähem ressursse kui grupid, mis koosnesid suguluses mitte olevatest taimedest. Tulemus viitab sellele, et taimed tundsid ära oma sugulasi. Selline äratundmine toimus juurte kaudu – kui taimi kasvatati eraldi pottides, siis kirjeldatud efekti ei esinenud. Tulemus on kooskõlas ka hõimuvaliku teooriaga kuna sugulased konkureerisid omavahel vähem kui mittesugulased, investeerides vähem juurekonkurentsi (Dudley & File 2007). See töö sai küll kriitikat andmete puudulikkuse ja statistilise analüüsi puuduste kohta (Klemens 2008), kuid järgmises artiklis autorid selgitasid ja kinnitasid oma uurimistulemusi (Dudley & File 2008). Sarnaseid tulemusi saadi liigiga *C. edentula* ka hiljem: selgitati, et sel liigil määrab ressursside allokatsiooni juurtesse suguluseaste, mitte konkurentsivõitlus (Bhatt *et al.* 2011).

Ka katsed lemmaltsaga (*Impatiens*) näitasid, et koos sugulastega kasvades lemmalts panustab vähem konkureerimisse kui koos võõraste sama liigi taimedega kasvades. Selles töös avaldus efekt just taime maapealsete osade konkurentsis, kuid ka see nähtus esines jällegi ainult juurte koos kasvamisel (Murphy & Dudley 2009).

Fakti, et taimed juurte kaudu omavahelist sugulust tuvastavad, toetavad ka katsed hariliku müürloogaga (*Arabidopsis thaliana*). Katses noorte taimedega kasutati kolme erinevat juureksudaate sisaldavat lahust: lahus sisaldas kas võõra taime, sugulase või ainult taime enda eksudaate. Niimoodi, ainult lahustatud eksudaate kasutades elimineeriti võimalikud kõrvalmõjud teise taime juurte ja poti suuruse erinevuse tõttu. Katses leiti, et võõra taime eksudaatidega kokku puutuvad taimed kasvatasid rohkem külguuri kui need, kes puutusid kokku sugulase või ainult enda eksudaatidega. Võõraste eksudaatide puhul kasvas taime peajuur pikemaks kui teistes töötlustes. Juureeritiste inhibiitorina toimiva naatiumortovanadaadi ( $\text{Na}_3\text{VO}_4$ ) (Loyola-Vargas *et al.* 2007) lisamisel vesilahusesse kadus lateraalsete juurte suurem

kasv - see tähelepanek toetas hüpoteesi, et äratundmine toimib juureeksudaatide vahendusel. Selles katses ei saanud tegu olla juurte otsese või kaudse mõjuga toitainete kaudu või läbi juurekontakti kuna ühelgi hetkel ei viibinud taimed koos samas lahuses, täielikult aga ei välistatud võimalikku volatiilide osalemist äratundmises (Biedrzycki *et al.* 2010).

Hariliku müürloogaga tehtud katsetes on jõutud ka teistsuguste järeldusteni ja väidetud, et oluline taime toimetulekus on konkurentsivõime, mitte sugulus. Nendes katsetes kasvatati harilikku müürlooka kas kuue sugulase või mittersugulase keskel agaril, taime biomass ja kõdrakeste arv ei olenenud siin sugulussuhtest vaid konkreetse minikoosluse konkurentsivõimest (Masclaux *et al.* 2010).

Lisaks katsetele ühe liigiga on üritatud uurida, kui levinud on sugulaste äratundmine looduslikes kooslustes. On leitud, et vähemalt parasvöötme rohumaadel on sugulase äratundmine siiski haruldane ning sõltuv taimede kasvutihedusest. Katsetes kaheksa liigiga leiti statistiliselt olulisi erinevusi lähisugulasest (õvedest) ja mittersugulasest naabritega taimede morfoloogias ainult kahe liigi puhul. Ainukesena näitas sugulase äratundmist ja kooperatiivset käitumist valge ristik (*Trifolium repens*), morfoloogilisi erinevusi esines ka harilikul käokannil (*Lychnis flos-cuculi*) (Lepik *et al.* 2012). On leitud ka, et taimede toimetulek kooslustes erinevate naabritega sõltub sellest, kes on nende naabrid looduslikes kooslustes. Taimed, kes kasvasid looduses tihti tihedalt koos liigikaaslastega ja konkureerisid teisest liigist naabritega, kasvasid harva paremini koos sugulastega ning tulid halvemini toime teisest liigist naabritega ning neil oli madalam konkurentsivõime. Need taimed, kes kasvasid tavaliselt looduses koos võõrast liigist naabritega, tulid nende keskel kasvades paremini toime (Semchenko *et al.* 2013). Selline nähtus, et tihti liigikaaslastega koos kasvavad taimed konkureerivad vähem, on kooskõlas ka hõimuvalikuga, kuna tihedalt kooskasvatatel taimedel on lähimad naabrid tavaliselt kloonid või sugulased läbi vegetatiivse paljunemise, isetolmlemise ja vähese levimise. Siin ei ole hõimuvaliku toimimiseks vajalik isegi suguluse äratundmine.

### 2.3. Liigispetsiifiline äratundmine

Juba Mahall & Callaway (1991) näitasid katsetes liikidega *Ambrosia dumosa* ja *Larrea tridentata*, et taimedel on võime käituda erinevalt liigikaaslaste läheduses ja teisest liigist naabri läheduses ning eri liigist taimede interaktsioonid ei toimu ainult läbi ühiste ressursside. Lisaks teiste liikide allelopaatilise mõjutamise ja sellele passiivse reageerimise on osadel taimedel olemas võime tuvastada naabertaimeliigilist identiteeti.

Katsetes kõrrelistega (*Poaceae*) *Pseudoroegneria spicata* ja *Agropyron desertorum* (kitsapähikuline kammhein) leiti, et *P. spicata* on võimeline tundma ära, kas naabriks oli liigikaaslane või teisest liigist taim ja reageerima sellele äratundmisele erinevustega morfoloogias ja allokatsioonis. *A. desertorum*, kes ei näidanud sellist äratundmist ja plastilisi vastuseid olenevalt konkurendi identsusest aga vastas väga innukalt väetamisele ja oli alguses kiire kasvuga. Lõpptulemustes aga ei näidanud *A. desertorum* paremat ressursi omastamise võimet kui *P. spicata*, kelle morfoloogiline ja allokatsiooniline plastilisus ilmselt kompenseeris algset aeglasemat ressursiomastamisvõimet ja kasvu. Mehhanismiks, mille kaudu *P. spicata* naabri identiteeti tuvastas, pakkusid artikli autorid juurekontakti (Huber-Sannwald *et al.* 1996)

Juurte kaudu toimub ka parasiittaimedel peremeestaimede ülesleidmine, see toimub läbi juureeksudaatide. Rohkem uuritud parasiittaimed on nõiarohu (*Striga*) ja soomuka (*Orobancha*) perekonnad, just nimelt *Striga* perekonna taimede interaktsioonidest sorgo (*Sorghum*) perekonda kuuluvate peremeestega pärineb enamuse teadmisi juureeksudaatide rollist parasiittaimedel. *Striga* seemned on väga väikesed ja suudavad pärast idanemist ilma peremeheta elada vaid paar päeva, seetõttu idanevad *Striga* seemned vaid idanemist indutseerivate peremeestaimede poolt eritatud eksudaatide kõrgel kontsentratsioonil mullas. Eksudaat, mille järgi *Striga* tunnetab sorgo olemasolu, on vesilahuses väga lühikese elueaga ja seetõttu on see signaal kindel ja *Striga* efektiivsus peremehe äratundmisel kõrge (Bais *et*

al. 2006).

Üks huvitav uus näide taimel esinevast talle ökoloogiliselt kasulikust liigilise kuuluvuse tuvastamisest on ühel endeemsel Lõuna-Ameerika parasvöötme vihmametsa taimel. Mapupuuliste (*Lardizabalaceae*) sugukonda kuuluv liik *Boquila trifoliolata* ei ole parasiitaim vaid ronitaim, kuid ta saab palju paremini hakkama teise taime peal ronides kui ilma, seda just läbi teda toetava taime liigilise identiteedi määramise. Loomariigist vähesemal määral esineb ka taimeriigis mimikrit ehk teise liigi või keskkonnaelemendi tunnuste jäljendamist. Tavaliselt esineb jäljendamine mingi kindla pideva olemasoleva tunnusena, mis ei sõltu keskkonnast ja naabritest. Teadaolevalt on mimikrit praktiseerivad taimed võimelised enamasti jäljendama vaid üht kindlat liiki. *B. trifoliolata* aga on võimeline jäljendama erinevate puude lehti, olenevalt kelle peal ta ronib. Katseliselt on leitud, et *B. trifoliolata* lehed on võimelised jäljendama vähemalt kaheksa puuliigi lehti suuruses, kujus, värvis, orientatsioonis ja leherootsu pikkuses. Selline lehe välimuse plastilisus on kasulik herbivooride poolt tekitatavate kahjustuste vältimiseks. Katses leiti et lehtedega puutüvel kasvades oli kahjustusi märgatavalt vähem kui ilma lehtedeta tüvedel. Kõige rohkem esines kahjustusi katsetingimuses, milles *B. trifoliolata* oli toestamata (Gianoli et al. 2014).

## Kokkuvõte

Taimed saavad keskkonnast informatsiooni läheduses kasvavate teiste taimede kohta. Nad saavad valgustatusest, õhust ja mullast erinevaid keemilisi ja füüsikalisi signaale naabertaimede identiteedi ja seisundi kohta. Taimede erinevad osad on võimelised teineteist sama taimena ära tundma ja vastavalt reageerima. Taimed varjutavad teineteise eest valgust ja muudavad selle spektraalset koostist, ning kasutavad ära mullaressursse nagu vesi ja toitained. Taimed võivad omavahel suhelda ka eritades maapealsete osade kaudu õhku või juurte kaudu mulda keemilisi aineid, mis mõjutavad naabertaimede kasvu ja arengut

Vastavalt keskkonnast saadud infole taimed intensiivistavad konkurentsi naabertaimedega või (suguluses olevate taimede puhul) hoiduvad naabertaimedega konkureerimast. Mõnikord ka mittesugulased või lausa eri liikidest taimed konkureerimise asemel hoopis teevad vastastikku kasulikku koostööd – näiteks signaaliseerivad vaenlase kohalolust või kaitsevad teineteist vaenlase eest, kes neid ära süüa tahab.

Käesolevas töös on rahvusvahelises teaduskirjanduses ilmunud artiklite põhjal antud ülevaade taimedevahelise infovahetuse erinevatest viisidest ja nende infovahetuse viiside oletatavatest mehhanismidest. Samuti käsitletakse taimedevahelise suhtluse tagajärgi konkreetsete taimede kasvu ja arengu jaoks ning kogu koosluse ja ökosüsteemi jaoks, milles need taimed kasvavad.

## Summary

Plants gain information about other nearby plants from environment. They get different chemical and physical signals about the identity and condition of neighbouring plants from light, air and soil. Different parts of plants are able to recognize each other as the same plant and react accordingly. Plants shade light from each other and change its spectral composition, they also compete over soil resources such as water and nutrients. Plants can also communicate with each other by releasing volatiles with above-ground parts or chemical substances by roots, thus influencing the growth and development of nearby plants.

According to information gained from the environment, plants intensify their competitiveness with neighbouring plants or (in case of related plants) avoid competing with them. Occasionally, plants that are not related or maybe even from different species cooperate instead of competing – for example they might signal about the presence of enemy or protect each other from the enemy who wants to eat them.

This thesis presents an overview based on articles published in international scientific literature about different ways of exchanging information between plants and suggested mechanisms of those ways of exchanging information. Also, an overview will be given on the results of communication between plants on the growth and development of specific plants and for the community and ecosystem they grow in.

## **Tänuavaldused**

Tänan oma juhendajat prof. Kristjan Zobelit inspireerimise ja julgustamise eest.

Lisaks tahan tänada Siim Nettanit, Alo Ailti, Helle Kaasikut ja Argo Vahast.

## Kasutatud kirjandus

- Badri, D.V. & Vivanco, J.M. (2009) Regulation and function of root exudates. *Plant, Cell & Environment*, **32**, 666 – 681.
- Bais, H.P., Weir, T.L., Perry, L.G., Gilroy, S. & Vivanco, J.M. (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 233 – 266.
- Bhatt, M.V, Khandelwal, A. & Dudley, S.A. (2011) Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs. *New Phytologist*, **189**, 1135 – 1142.
- Biedrzycki, M.L. & Bais, H.P. (2010) Kin recognition in plants: a mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany*, **61**, 4123 – 4128.
- Biedrzycki, M.L., Jilany, T. A, Dudley, S. A & Bais, H.P. (2010) Root exudates mediate kin recognition in plants. *Communicative & Integrative Biology*, **3**, 28 – 35.
- Cahill, J.F. & McNickle, G.G. (2011) The behavioral ecology of nutrient foraging by plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**, 289 – 311.
- Cahill, J.F., McNickle, G.G., Haag, J.J., Lamb, E.G., Nyanumba, S.M. & St Clair, C.C. (2010) Plants integrate information about nutrients and neighbors. *Science*, **328**, 1657.
- Dudley, S.A. & File, A.L. (2007) Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, **3**, 435 – 438.
- Dudley, S.A. & File, A.L. (2008) Yes, kin recognition in plants! *Biology Letters*, **4**, 69 – 70.



- Dudley, S.A., Murphy, G.P. & File, A.L. (2013) Kin recognition and competition in plants. *Functional Ecology*, **27**, 898 – 906.
- Falik, O., Reides, P., Gersani, M. & Novoplansky, A. (2003) Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, **91**, 525 – 531.
- Falik, O., de Kroon, H. & Novoplansky, A. (2006) Physiologically-mediated self/non-self root discrimination in *Trifolium repens* has mixed effects on plant performance. *Plant Signaling & Behaviour*, **1**, 116 – 121.
- Gianoli, E. & Carrasco-Urra, F. (2014) Leaf mimicry in a climbing plant protects against herbivory. *Current Biology*, **24**, 984 – 987.
- Gruntman, M. & Novoplansky, A. (2004) Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 3863 – 3867.
- Hamilton, W.D. (1964) The genetical evolution of social behavior, parts 1 and 2. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1 – 52.
- Hess, L. & De Kroon, H. (2007) Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. *Journal of Ecology*, **95**, 241 – 251.
- Ho, C.-H. & Tsay, Y.-F. (2010) Nitrate, ammonium, and potassium sensing and signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, **13**, 604 – 610.
- Holzappel, C. & Alpert, P. (2002) Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia*, **134**, 72–77.
- Huber-Sannwald, E., Pyke, D. & Caldwell, M. (1996) Morphological plasticity following species-specific recognition and competition in two perennial grasses. *American Journal of Botany*, **83**, 919 – 931.
- Karban, R. & Shiojiri, K. (2009) Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecology Letters*, **12**, 502 – 506.

- Karban, R. & Shiojiri, K. (2010) Identity recognition and plant behavior. *Plant Signaling & Behavior*, **5**, 854 – 855.
- Klemens, J.A. (2008) Kin recognition in plants? *Biology Letters*, **4**, 67 – 68.
- Lepik, A., Abakumova, M., Zobel, K. & Semchenko, M. (2012) Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Functional Ecology*, **26**, 1214 – 1220.
- Loyola-Vargas, V.M., Broeckling, C.D., Badri, D. & Vivanco, J.M. (2007) Effect of transporters on the secretion of phytochemicals by the roots of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, **225**, 301 – 310.
- Mahall, B.E. & Callaway, R.M. (1991) Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **88**, 874 – 876.
- Mahall, B.E. & Callaway, R.M. (1992) Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave desert shrubs. *Ecology*, **73**, 2145 – 2151.
- Masclaux, F., Hammond, R.L., Meunier, J., Gouhier-Darimont, C., Keller, L. & Reymond, P. (2010) Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist*, **185**, 322 – 331.
- Monte, E., Alonso, J., Ecker, J. & Zhang, Y. (2003) Isolation and characterization of phyC mutants in *Arabidopsis* reveals complex crosstalk between phytochrome signaling pathways. *The Plant Cell*, **15**, 1962 – 1980.
- Murphy, G.P. & Dudley, S. A. (2009) Kin recognition: competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, **96**, 1990 – 1996.
- Pierik, R., Mommer, L. & Voesenek, L.A.C.J. (2013) Molecular mechanisms of plant competition: neighbour detection and response strategies. *Functional Ecology*, **27**, 841 – 853.

- Poorter, H. & Sack, L. (2012) Pitfalls and possibilities in the analysis of biomass allocation patterns in plants. *Frontiers in Plant Science*, **3**, 259.
- Semchenko, M., Abakumova, M., Lepik, A. & Zobel, K. (2013) Plants are least suppressed by their frequent neighbours: the relationship between competitive ability and spatial aggregation patterns. *Journal of Ecology*, **101**, 1313 – 1321.
- Semchenko, M., Hutchings, M.J. & John, E. A. (2007a) Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. *Journal of Ecology*, **95**, 252 – 260.
- Semchenko, M., John, E.A & Hutchings, M.J. (2007b) Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*, **176**, 644 – 654.

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

Mina,

Laila Kaasik,  
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Naabrite äratundmine taim-taim interaktsioonides” (*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on

professor Kristjan Zobel,  
(*juhendaja nimi*)

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus **27.05.2014**