

Tartu ülikool  
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond  
Ökoloogia ja maateaduste instituut  
Botaanika osakond

Greete Horn

**TAIMED MULLARESSURSSIDE OTSINGUL:  
TOITAINETE HETEROGEENSUS JA KONKURENTIDE LÄHEDUSE MÕJU**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Anu Lepik

Tartu 2014

## Sisukord

Sissejuhatus .....	3
1. Heterogeensus keskkonnas .....	4
1.1 Keskkonna heterogeensususe mõiste .....	4
1.2 Toitainete heterogeensus mullas.....	5
2. Taimed heterogeenses keskkonnas .....	8
2.1 Heterogeensususe mõju taimedele .....	8
2.2 Taimede plastilisus.....	10
2.3 Taimed toitainete otsinguil.....	12
2.4 Taimede käitumine .....	14
2.5 Taimede omavaheline suhtlus .....	16
3. Toitainete heterogeensususe ja naabertaimede koosmõju taime käitumisele .....	19
Kokkuvõte .....	22
Summary .....	24
Tänuõnad .....	25
Kasutatud kirjandus.....	26

## Sissejuhatus

Kõik organismid elavad nii ajaliselt kui ruumiliselt heterogeenses keskkonnas ning peavad seal ellujäämiseks leidma ja tarbima ressursse. Ressursside tarbimisele avaldab märkimisväärset mõju organismi poolt kasutatav toitumisstrateegia. Loomade puhul toimivad mudelid, mis eeldavad optimaalset käitumist toiduotsinguil, võttes arvesse tekkivaid kulusid, tulusid ning piiranguid. Taimede puhul pole aga suudetud leida konsensust juure käitumise optimaalsuse suhtes (McNickle & Cahill 2009). Mullas olevad mineraalained mõjutavad juurte kasvu ja paiknemist, kuid seda vaid osaliselt tänu juurte dünaamilisusele. Lisaks sellele mõjutavad juuri mulla elustik ja naabertaimed. Sestap võib järeldada, et taime juurte lateraalne ja vertikaalne kasv on vastuseks erinevate mullatingimuste koosmõjule (Cahill & McNickle 2011).

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on anda kirjanduse põhjal ülevaade, kuidas taim heterogeensest keskkonnast toitained kätte saab ning kuidas taim reageerib oma konkurentidele. Töö annab ülevaate keskkonna heterogeensusest, selle tekkepõhjustest ning heterogeensuse mõjust taimede mitmekesisusele, kuidas taim tunneb ära teisi lähedal kasvavaid taimi ning millest veel võiks taimede käitumine sõltuda. Eesmärgiks on uurida ka, kuidas taime toitainete omastamist mõjutab konkurentide lähedus. Töö on referatiivne ja uurimuse käigus analüüsin erinevaid antud valdkonnaga seotud artikleid.

# 1. Heterogeensus keskkonnas

## 1.1 Keskkonna heterogeensus mõiste

Keskkonna heterogeensus nimitatakse organismi looduslikult ümbritsevate keskkonnategurite ebaühtlast jaotumist (nt valgus, toitained, vesi, toksilised ained, patogeenid, herbivooride aktiivsus, füüsilised häiringud) ning seda on võimalik väljendada mõõdetava keskkonnaparametri abil, mille tase uuritava alal ruumiliselt varieerub (Wiens 2000). Heterogeensus viitab fundamentaalselt erinevatele aspektidele keskkonna varieeruvuses (ajaline vs ruumiline heterogeensus, skaala, prognoositavus). Keskkonna ebaühtlus ehk laigulisus, mis võib oluliselt mõjutada paljusid ökoloogiliselt olulisi protsesse, esineb nii maa peal kui maa all (Stuefer 1996).

Olemuselt jagatakse keskkonna heterogeensus ajaliseks ja ruumiliseks heterogeensus. Ajaline ja ruumiline heterogeensus on omavahel seotud ning mõjutavad üksteist (Stuefer 1996; Hutchings *et al.* 2000; Wiens 2000; Melbourne *et al.* 2007). Näiteks muutused ajas (häiringud) tekitavad tihti erinevusi ruumilise heterogeensus mustris ehk ruumilist laigulisust. Tavaliselt on ajalist ja ruumilist heterogeensus vaadeldud eraldiseisvatena, kuna organismid reageerivad nendest tulenevatele muutustele erinevalt (Wiens 2000). Keskkonna heterogeensus sõltub keskkonnas olevatest ajalistest ja ruumilistest piirangutest (mulla omadustest, mikrokliimast) ning organismide reaktsioonidest vastavates tingimustes (Hutchings *et al.* 2000).

Lisaks ajalis-ruumilisele jaotusele võib heterogeensus jagada eluta looduse ehk abiootiliseks heterogeensus ja elustiku mitmekesisuseks ehk biotiliseks heterogeensus. Viimane hõlmab endas organismide esinemist ja arvukust (Melbourne *et al.* 2007). Abiootilise heterogeensus puhul uuritakse peamiselt mulla toitainete ning vee sisaldust ja kättesaadavust taimedele, samuti valgust ja temperatuuri (Pausas & Austin 2001). Mullaressursside kasutamisel võivad liikidevahelised erinevused tekitada mitmekesisust, mis omakorda suurendab biotilisel tasemel heterogeensus. Mõnel juhul võib taime kasv sõltuda rohkem biotilisest heterogeensus kui abiootilisest (Wilson 2000).

Tekkelt jaotatakse keskkonna heterogeensus samuti abiootiliseks ning biootiliseks. Erinevatest abiootilistest faktoritest tulenev heterogeensus on põhjustatud eluta keskkonna poolt. Sinna alla kuuluvad – sademed, keskmine päevane temperatuur, samuti maapinna topograafia ja substraadi osakeste suurus (Wilson 2000). Abiootilise ja biootilise tekkega heterogeensus võib aga sageli olla omavahel seotud. Näiteks on abiootiline tegur ka mullakihi paksus. Paksem mullakiht aga soodustab puittaimede invasiooni rohumaadele, mis omakorda enda elutegevuse käigus tõstavad mulla biootilist heterogeensust (Pärtel & Helm 2007).

Biootilise tekkega heterogeensus on põhjustatud otseselt organismide elutegevusest (Hutchings *et al.* 2000). Taimed võivad kaudselt kasvusubstraadi protsesside kaudu mõjutada muutusi piirkonna hüdroloogias, muutes kohaliku mulla veerežiimi, mis määrab vee viibeaega antud tingimustes. Lisaks mulla niiskustaseme reguleerimisele annavad taimed oma osa abiootilisele heterogeensusele ka lehekõduga või varjutamise kaudu. Seega tekitavad organismid ise abiootilist heterogeensust. Keemiline murenemine, mis on oluline protsess mulla tekkel, on samuti mõjutatud juurte ja nendega seotud mikrofloora poolt. Peamised taimede poolt toodetud murenemist soodustavad ained sisaldavad CO<sub>2</sub>, orgaanilisi happeid ja ligande (Kelly *et al.* 1998). Samas võivad tekkelt biootilise heterogeensuse põhjustajateks olla erinevad mullas elavad organismid (seened, bakterid, selgrootud), kui ka taimejuurte omavaheline assotsieerumine (Ettema & Wardle 2002).

## **1.2 Toitainete heterogeensus mullas**

Muld kui elukeskkond ei ole ühtlaselt segunenud. Muld on ruumiliselt mitmekesine nii horisontaalselt kui läbi mullaprofiili (Ettema & Wardle 2002; de Kroon & Visser 2003). Heterogeensuse tekkele mullas annavad tõuke vastastikmõjud erinevate mulla teket mõjutavate protsesside vahel (nt kliima, aluskivim, topograafia, taimkate, bioloogiline aktiivsus, aeg, mille jooksul vastastikmõjud toimuvad). Protsessid ei esine ühtlaselt igal pool ja seega on muld kompleksne dünaamiline süsteem, mis on nii keemiliselt, füüsikaliselt kui bioloogiliselt heterogeenne. Selle kolmedimensionaalse mosaiigi omadused on väga muutlikud ning kõik heterogeensuse komponendid võivad väga laialt varieeruda (de Kroon &

Visser 2003).

Paljud tähtsad mullaomadused varieeruvad juba mikroskoopilises skaalas. Mulla keemiline heterogeensus seisneb peamiselt mulla pH erinevustes ja toitainete paiknemises. Kõikide maismaaökosüsteemide ühiseks jooneks on mulla toitainete jaotumise ruumiline heterogeensus, kus toitainerikkad alad vahelduvad toitainetevaeste aladega (Garcia-Palacios *et al.* 2012). Mulla füüsikaline heterogeensus on määratud peamiselt mulla sügavuse ja lasuvustiheduse poolt. Toitained ja vesi paiknevad mullas laiguti, sõltudes pooride suurusel, pooride jaotumisest ning orgaanilise ainese paiknemisest. Mulla heterogeensetest omadustest sõltub mullas toimuv ainete transport ja hüdraulilised funktsioonid (de Kroon & Visser 2003).

Mineraalained esinevad mullas erinevates olekutes. Taimedele kättesaamatuteks on mulla orgaanilise aine koostises olevad toiteelemendid kui ka mulla mineraalosa poolt tugevasti fikseeritud ühendid (näiteks  $K^+$  ja  $NH_4^+$  mõnedes savimineraalides). Mulla mineraalained võivad esineda ka raskestilahustuvate anorgaaniliste sooladena, mis on samuti taimedele raskesti omastatavad (näiteks mõningad sulfaadid, fosfaadid). Osa mineraalidest on adsorbeerunud mullakolloididele, olles seega taimedele kättesaadavad ehk omastatavad (liikuvad) ühendid. Vaid väike hulk (alla 0,2 %) mineraalainetest on mulla vees lahustunud ning hästi liikuvad ja seega ka taimedele kergesti omastatavad, kuid samas ka lihtsasti mullast väljauhutavad, ühendid (Evert & Eichhorn 2013).

Mulla bioloogilise heterogeensuse tekitavad seal elavad organismid: patogeenid, mikroobid, herbivoorid ning ka taimed. Taimede ja mulla mikroorganismide poolt mulda sattuvad orgaanilised ja mitteorgaanilised ained muudavad mulla veelgi heterogeensemaks (Ettema & Wardle 2002). Lisaks moodustavad taimede mahalangenud lehed ning teised osad taime ümber ressurside saarekesi, kus kasvab mikroobide aktiivsus, mis tõstab mulla mineralisatsiooni ja denitrifikatsiooni taset (Hodge 2006). Mulla elustiku ruumiline paiknemine ning seda määravad faktorid mõjutavad omakorda mulla lagunemist, toitainetega varustatust ja juurte herbivoorsust. Mikroobide poolt omastatav vesi ja toitained muudavad ressurside jaotust ning selle kaudu lõpuks ka taimekoosluste ruumilist struktuuri (Ettema & Wardle 2002).

Seega, mulla tahke faas ongi peamiseks mulla toitainete heterogeensuse tekitajaks ning mulla omadusi kujundavateks teguriteks on varieeruv mulla lasuvustihedus ja mullaelustik (Ettema & Wardle 2002; de Kroon & Visser 2003). Mulla heterogeensus avaldab mõju taimede paiknemisele (nt puit- ja rohttaimede erinevad kasvukoha eelistused) ning aitab kaasa liikide levikule ja mitmekesisusele (Garcia-Palacios *et al.* 2012; Pinno & Wilson 2013).

## 2. Taimed heterogeenses keskkonnas

### 2.1 Heterogeensuse mõju taimedele

Heterogeenne keskkond mõjutab kõikide elusorganismide jaoks toitainete kättesaadavust, kasvu, järelkasvu ja ellujäämise võimalusi ning seeläbi organismide paiknemist ja elumust (Wilson 2000). Et edukamalt pidevalt muutuvates tingimustes hakkama saada on kõrgematele organismidele omane võime keskkonnaga kohaneda ehk olla plastiline. Vaatamata oma paiksusele, tajuvad taimed lisaks ajalisele heterogeensusele ka ruumilise heterogeensuse muutumist, tänu millele suudavad liigid koos eksisteerida ja kooslused püsida (Ettema & Wardle 2002).

Heterogeensuse ajaline skaala võib olla väga varieeruv, kestes mõnest minutist sajanditeni, ruumiline heterogeensuse skaala aga millimeetritest hektariteni. Looduslikes tingimustes esineb heterogeensus kõikjal nii ajaliselt kui ruumiliselt eri skaaladel ehk tasanditel. Heterogeensuse mustrid või protsessid ühel tasandil ei pruugi aga esineda või ei mängi olulist funktsionaalset rolli teisel tasandil (Stuefer 1996). Näiteks ei ole looduses toitained (nitraat, ammoonium, fosfaat) mulda ühtlaselt paigutunud. Selleks, et taimed vajalikus koguses toitaineid suudaks omastada on vajalik piisavalt kiire reageerimine (Hodge 2006).

Puutudes kokku toitainerikka kasvusubstraadiga, hakkavad taimed selles suunas juuri kasvatama (Hodge 2004; de Kroon & Mommer 2006; Li *et al.* 2012) või suurendama toitainete omastamist viljakast mullalaigust (Yang & Midmore 2005). Taime teatud juurte läheduses toitainete kättesaadavuse suurenemisel, võib see taime juure kasvu stimuleerida, kuid kogu rameti või klooni kasvus ei pruugi nii väiketasemeline heterogeensus olulist rolli omada (Hodge 2004; 2006; Garcia-Palacios *et al.* 2012). Sama moodi ei mõju suuremal skaalal esinev heterogeensus ühele taimele, kui kogu taim kasvab heterogeenses keskkonnas ühe laigu sees ning tajub oma ümbritsevat keskkonda homogeenena (Stuefer 1996).

Erinevad taimeliigid võivad samas heterogeenses keskkonnas käituda erinevalt. Põhjuseks on taimeliikide elukohavaliku spetsiifilisus, kus liikidele on omane kindel ressursside nõudlus (Wiens 2000; Hubbell 2001; Begon *et al.* 2006; Lundholm 2009). Nišiteooria kohaselt on suurema keskkonna heterogeensusega piirkonnas rohkem keskkonnanišše rohkematele



taimeliikidele. Piirkondades, kus on suurem mikroelupaikade valik või mitmekesisemad ressursside tingimused, peaks olema rohkem liike, kuna võimalike niššide hulk on suurem. Seega peaks heterogeensus võimaldama suurel skaalal erinevatel liikidel paremini koos eksisteerida, soodustades regionaalse liigifondi suurenemist ja seeläbi ka liigirikkust (Pausas & Austin 2001; Begon *et al.* 2006). Viimaste teooriate kohaselt on just ruumilise kui ka ajalise nišši olemasolu eelduseks liikide mitmekesisuse säilitamiseks (Lundholm 2009). Mulla heterogeensus võib mõjutada suurel skaalal positiivselt ka rohumaadel ning metsades kasvavate taimede koosseisu ning biomassi (Garcia-Palacios *et al.* 2012).

Lisaks heterogeensususe positiivsele mõjule, on erinevaid teooriaid, mis viitavad keskkonna heterogeensususe mõju puudumisele või negatiivsele seosele mitmekesisuse suhtes. Neutraalse kooseksisteerimise mudelite kohaselt ei pruugi liikide kooseksisteerimise ja mitmekesisuse säilimise võimaldamiseks olla vajalik niššide eristamine. Neutraalne teooria eeldab, et ala liigirikkus on määratud regioonis oleva liikide arvu poolt ja et stohhastilised sisseränded ning suremus võivad säilitada esialgse liigirikkuse (Hubbell 2001). Liikidel võivad olla teatud ressursside variatsiooni olemasolul oma eelistused (Wiens 2000), kuid need ei pruugi olla piisavad kooseksisteerimiseks. Seda juhul, kui mikroelupaigad paiknevad hajusalt ning liikide levik on seetõttu piiratud või kui indiviidid satuvad mikroelupaikadesse, kus nad suudavad püsida, kuid kus nende üldine kohasus on madal (Hubbell 2001).

Juhul kui ala on fragmenteeritud, siis võib tekkinud heterogeensususe mõju taimedele olla negatiivne (Lundholm 2009). Ruumilise heterogeensususe suurenedes väheneb homogeensete laikude pindala ning mingist hetkest alates muutuvad laigud niivõrd väikeseks ja isoleerituks, et need ei suuda pakkuda kasvuks vajalikku keskkonda. Nii kahaneb võimalus uutel taimedel ja populatsioonidel laiku asustada ning seeläbi väheneb ka sealne liigirikkus (Fahrig 2003). Seega, väikesel skaalal võib keskkonna heterogeensus selgitada vaid osaliselt liikide mitmekesisust ning olla teisejärguline pärast otseseid ressursse määravaid tegureid (Pausas & Austin 2001).

Taimede kasvukeskkonnaks oleva mulla heterogeensus võib väljenduda ka mullas olevate takistuste varieerumisena. Mulla struktuuri tugevuse kasvades aeglustub oluliselt juurte pikkuskasv ning juurte paiknemine ja kasvamine sõltub ka mulla tihedusest. Liiga tihed muld võib põhjustada juurte kasvu punktadena ning see võib takistada vee ja toitainete

kättesaadavust (de Kroon & Visser 2003). Mulla ressursside heterogeensus (eriti lämmastik) mõjutab taimes olevaid hormone ning soodustab juurte kasvu, pikenemist ja harunemist (Mou *et al.* 2013). Kombinatsioon erinevatest muutustest viib taimede jaoks kasuliku asümmeetrilise arhitektuuriga (ruumiline konfiguratsioon) juuresüsteemi tekkeni (Hodge 2009; Nan *et al.* 2013).

Juured moodustavad üle poole maismaaökosüsteemides olevate taimede biomassist, osalevad mullas toimuvate süsiniku, lämmastiku, fosfori ja vee transpordis ning osalevad mulla mineraalide/kivimite murenemises. Nii juured ise kui ka juureeritised kindlustavad väga mitmekesise ja komplekse võrgustiku sümbioosis ja vabalt elavate mullaorganismide vahel, kelle tegevusest sõltuvad paljud ökosüsteemi funktsioonid ja tagaside protsessid taimedega. Juured mängivad olulist rolli nii biotilise koosluse kui ökosüsteemi tasandil toimuvate vastuste osas mulla heterogeensusele (Garcia-Palacios *et al.* 2012).

## **2.2 Taimede plastilisus**

Iga indiviidi areng on mõjutatud keskkonnas toimuvatest muutustes. Kohanemist keskkonnatingimustega nimetatakse plastilisuseks. Fenotüübiliseks plastilisuseks võib nimetada kõiki ühest genotüübist tekkivaid fenotüüpe, mille areng on tingitud erinevatest keskkonnatingimustest (Bradshaw 1965). Organismid väljendavad oma fenotüübilist plastilisust vastuseks keskkonnas olevatele biotilistele ja abiootilistele häiringutele. Taimede puhul on kõikidele plastilisuse vormidele omane signaalide tuvastamine ja nendele vastamine, sõltumata sellest, kas tegu on abiootilist päritolu signaalidega (nt päevapikkus), biotiliste signaalidega taimelt endalt (nt põua korral vabaneb lehtedest abtsiishape) või teistelt organismidelt (nt R:FR suhte vähenemine naabertaimede varjutamisel) (Givnish 2002). Plastilisus näib olevat indiviidi spetsiifiline tunnus, omades konkreetset seost eelkõige otseselt keskkonnast tulenevatele mõjutustele (Bradshaw 1965). Plastilisus väljendub muutustes käitumises, füsioloogias, morfoloogias, elukäigus, demograafias ning võib väljenduda üksiku indiviidi elu jooksul või avalduda põlvkondade möödudes (Miner *et al.* 2005).

Fenotüübiline plastilisus jagatakse üldjoontes morfoloogiliseks ja füsioloogiliseks plastilisuseks (Bradshaw 1965). Morfoloogilised ja füsioloogilised vastused mulla heterogeensusele avalduvad peamiselt üksiku juure või kogu juurestiku tasandil (Hodge 2004, 2006). Lühiajalised vastused keskkonna varieerumisel ilmnevad aga kiirete füsioloogiliste muutuste kaudu, näiteks kui tegemist on ajaliselt heterogeense toitainete laiguga (Mou *et al.* 2013). Toitainete omastamisel taimes tekkiv füsioloogiline plastilisus väljendub erineva toitainete omastamise kineetikas või juurte viimisest vastavusse keskkonnas olevate toitainete režiimiga. Seega, taimed suudavad muuta toitainete omastamise võimet sõltuvalt mulla heterogeensusest (McNickle *et al.* 2009). Uuringud on näidanud, et juured, mis on kohastunud fosfori rikka mullaga, suudavad omastada suuremal hulgal P juurepikkuse või massiühiku kohta kui juured mis on kasvanud P vaeses keskkonnas (Mou *et al.* 2013).

Aeglasemalt tekkivad ning kauem kestvad muutused toimuvad taime kudedes ja organites morfoloogilise plastilisuse kaudu (Mou *et al.* 2013). Kui kasvusubstraadis esineb lokaalne toitaineterikas ala, siis tüüpiliselt väljendub morfoloogiline plastilisus taime juurte pikenemises, uute lateraalsete juurte kasvus ning maa-aluse biomassi suurenemises (Li *et al.* 2012). Liikidel võib juurte morfoloogiline plastilisus esineda erineval tasemel ning olla lisaks mõjutatud erinevate füüsiliste faktorite poolt (nt valguse või mullas oleva füüsilise takistuse) (Mou *et al.* 2013). Nii füsioloogiline kui morfoloogiline plastilisus toitainete suhtes on omavahel seotud, kuna tavaliselt esimesele järgneb ka teine (Bradshaw 1965). Taim reageerib toitainete heterogeensusele keskkonnas esmalt juurte füsioloogilise plastilisusega ning kui heterogeensus jääb ajas stabiilsemaks võtab võimust morfoloogiline plastilisus (Mou *et al.* 2013).

Plastilisus lubab taimel keskkonna ressursside kättesaadavuse ja konkurentsiga adapteeruda. Väikesel ruumilisel skaalal, kus heterogeensus mõjub üksikule juurele või kogu juurestikule, soodustab kohastumine taimedel mitmesuguseid morfoloogilisi ja füsioloogilisi muutusi (Bradshaw 1965; Hodge 2004, 2006; Gao *et al.* 2012; Garcia-Palacios *et al.* 2012). Juure plastiline vastus mulla heterogeensusele mängib suurt funktsionaalset rolli juure toitumiskäitumises, juure kasvu suuna muutustes ja juureeritistes oluliste ökoloogiliste protsesside nagu mulla stabiilsuse, süsiniku sidumise, lämmastiku fikseerimise ja orgaanilise ainese lagunemise suhtes (Garcia-Palacios *et al.* 2012).

Plastilisus on aga taime jaoks kulukas omadus. Plastilise genotüübiga isendite kohasus võib väheneda, kuna plastilisuse jaoks vajalikud sensorid ja regulatsioonimehhanismid võivad mõnedes tingimustes olla ebavajalikud ning nõuavad taimelt üleliigseid kulutusi nende ülalpidamiseks. Isegi siis, kui plastiline genotüüp suudaks saavutada täpselt samasugused omadused nagu spetsialiseerunud genotüübid kõikides keskkondades, siis plastilise genotüübi kohasus oleks ikkagi madalam, kuna tal on võime olla plastiline (Valladares 2007; van Kleunen & Fischer 2007).

### 2.3 Taimed toitainete otsingul

Taimede normaalseks kasvamiseks ja arenguks on vajalikud 17 anorgaanilist mineraalainet. Nendest süsinik, vesinik ja hapnik saadakse õhust ja veest. Ülejäänud absorbeeritakse juurte kaudu ioonidena. Kõik kõrgemad taimed vajavad samu toitaineid, kuid kõik taimed ei pruugi toitainete heterogeensuse muutumisele koheselt reageerida (Evert & Eichhorn 2013). Näiteks maisi (*Zea mays*) kasvu mõjutavad eelkõige fosfor ja lämmastik (Li *et al.* 2012) seevastu klonaalne puu, hariliku robiinia (*Robinia pseudoacacia*) kloonid vajavad küll samu toitaineid, kuid näivad neid aktiivselt mitte otsivat (Zhang *et al.* 2006).

Mullast ammutatavad mineraalelemendid on klassifitseeritud taimedes esinevate koguste alusel kaheks rühmaks: makro- (nt N, P, K, Ca, Mg, S) ja mikroelemendid (nt Fe, Cl, Mn, Zn, Cu, B, Ni). Element on taimele vajalik, kui: 1) selle defitsiit muudab taime elutsükli jätkumise võimatuks; 2) selle elemendi lisamisel on võimalik taimele fataalset olukorda ennetada või vältida; 3) see on otseselt seotud taime füsioloogiliste või biokeemiliste funktsioonidega. Elemendid on seega taimede elutsükli läbimiseks vajalikud ning neid ei suuda miski asendada. Vajalik element toimib taimeraku sees nii, et see ei takista ega soodusta teiste elementide neeldumist (Gregory 2006; Evert & Eichhorn 2013). Mõned anorgaanilised toitaineid nt alumiinium, koobalt, naatrium, seleen ja räni on vajalikud ainult teatud spetsiifilistele organismidele ning seega on nad siiski kasulikud, kuid mitte kõigile esmaselt vajalikud (Evert & Eichhorn 2013).

Toitained jõuavad taimeni kas passiivse või aktiivse transpordiga. Passiivse neeldumise teel sisenevad toitaineid taime juurtesse difusiooni abil, liikudes kõrgema kontsentratsiooniga

keskkonnast madalama kontsentratsiooniga keskkonda. Sellisel juhul lisaenergiat ei kasutata. Passiivne neeldumine jaguneb omakorda kaheks 1) lihtne difusioon, toimub läbi membraani lipiidse kaksikkihi või integraalvalkude kanalite; 2) abistatud difusioon, mis toimub membraanis olevate perifeersetel kandjavalgude kaasabil. Aktiivne toitainete sisenemine taime toimub vastu kontsentratsioonigradienti ehk molekul transporditakse madalama kontsentratsiooniga alalt kõrgema kontsentratsiooniga alale. Energia selleks saadakse ATP-lt ning selline transpordi viis on põhiline mulla ja juure vahelises süsteemis. Ka aktiivne transport jaguneb kaheks: 1) primaarne aktiivne transport ( $H^+$  ja  $Ca^{2+}$  pump, ühe aine transport); 2) sekundaarne aktiivne transport toimub kaastransportija vahendusel. Kolme põhilise mineraalaine (N, P, K) omastamine sõltub tavaliselt difusioonist ja massivoolu koostööst ning neid protsesse on võimatu eraldi vaadelda (Gregory 2006; Evert & Eichhorn 2013).

Puutudes kokku toitainerikka kasvusubstraadiga, hakkavad taimed selles suunas juuri kasvatama (Hodge 2004; de Kroon & Mommer 2006; Li *et al.* 2012) või suurendama toitainete omastamist viljakast mullalaigust (Yang & Midmore 2005). Heterogeenses keskkonnas arvestavad ka klonaaled taimed rametite kasvatamisel toitainete paiknemisega. Klonaaled taimed näitavad välja selektiivsust uute rametite juurdekasvul muutes maapealset biomassi ning kogu risoomi pikkust (Gao *et al.* 2012). Taimed lühendavad vahemaad tütartaimedega ning kasvatavad toitainete rikkasse piirkonda rohkem rameteid, mis aitab taimel rohkem toitaineid omastada (Yang & Midmore 2005; McNickle *et al.* 2009).

Lisaks sellele, füsioloogiliselt ühenduses olevad klonaaled taime osad suudavad rametite vahel transportida vett, toitaineid ja fotosünteesi produkte ning seega vähendada kloonide vahelist konkurentsi ressursside pärast ja olla paremini kohastunud heterogeenses keskkonnas ellujäämiseks (Gao *et al.* 2012). Kui klonaaled tšiiilimaasika (*Fragaria chiloensis*) kloonide vaheline füüsiline ühendatus katkestati, muutus juurte paigutus. Leiti, et kloonidena kasvavate taimede vaheline füüsiline ühendatus indutseeris nende juuri üksteisest eemale suunama ning seeläbi märkimisväärselt tõstma kloonide esindatust, lisaks oli tugevalt eelistatud konkurentsi vähendamine ühe isendi kloonide vahel (Holzapfel & Alpert 2003). Seega võiks arvata, et heterogeensel substraadil võiks olla võimalik taimejuure kasvu stimuleerida. Samas on leitud, et suurenenud toitainete omastamine ja taime kogubiomassi

kasv on seotud lokaliseerunud toitainerikka mullalaigu olemasoluga, kuid peamiselt mõjutab see vaid taimi nende arengustaadiumi alguses (Li *et al.* 2012).

## 2.4 Taimede käitumine

Taimede jaoks on üheks tähtsamaks ülesandeks saada kätte piisavalt kasvamiseks vajalikke ressursse, see mõjutab nii ühe taime kasvu ning seeläbi ka taime kohasust ja koosluse struktuuri (Nan *et al.* 2013). Nagu varasemalt juba mainitud, siis juurte sattumisel toitainerikkasse piirkonda nende kasv kiireneb. Kuid kui taime mõned juured satuvad toitainetevaesesse substraati, siis nende kasvutempo hoopis aeglustub (Yang & Midmore 2005). Sellised muutused juurte ehituses on adaptiivsed, kuna nad võimaldavad taimel ressursse efektiivsemalt omandada (Yang & Midmore 2005). Mõnikord on aga potentsiaalne toitaine laik (nt surnud mikroorganism või surnud juur) liiga väike, et mõjutada juure käitumist. Minimaalse mõju omava toitainerikka laigu suurus teada ei ole, kuid arvatakse, et see sõltub ka toitaine tähtsusest. Toitainerikka laigu suurusel on alati tähtsam selle kontsentratsioon. Kui laik on suur, kuid madala kontsentratsiooniga, siis ei pruugi see olla piisavalt viljakas, et tekitada muutusi juure käitumises. Kui laik on kõrge kontsentratsiooniga kuid väga väike, ei pruugi juurestik seda tajuda (Hodge 2006).

Taimede juurte levikut, struktuuri ja füsioloogiat mõjutab lisaks toitainetele ka teiste taimede juurte lähedus (Gersani *et al.* 2001). Ruumiline eraldatus naabertaimedest annab võimaluse ressursse üksi kasutada, kuid looduses esineb täielikku eraldatust vähe ning taimed peavad tihti kasutama ühist kasvuruumi. Naabertaimed konkureerivad omavahel toitainete ning kasvukoha pärast, vähendavad toitainete olemasolu ja suurendavad seeläbi veelgi mulla heterogeensust. Kui kõik teised keskkonnafaktorid on võrdsed, siis taimed eelistavad esmalt oma juuri paigutada aladele, kus on kõige rohkem toitaineid ning puuduvad teised juured. Seejärel paigutavad taimed oma juured alale, mis on okupeeritud teise taime poolt ja viimaks mulda, kus on juba ees taime enda juured (O'Brien & Brown 2008).

Evolutsiooniliselt stabiilse strateegia teooria kohaselt investeerib juurte vahelises konkurentsisis iga taim oma juurtesse ja teistesse taime osadesse vastavalt võimalustele nii, et suurendada kogu taime edukust. Taimed, mis kasvavad maa-aluse konkurentsiga keskkonnas,

kasvatavad reproduktiivsuse arvelt rohkem juuri (Gersani *et al.* 2001). Nähtust, mis sellega kaasneb, nimetatakse ühisomanditragöödiaks (*tragedy of the commons*). Kasu, mis taim oma juurte kasvu suurendades saab, on kokkuvõttes väiksem kui kahju, mida saavad naabruses kasvavad taimed (Gersani *et al.* 2001).

Rohkemade juurte produtseerimine toob taimetele selektiivse eelise, kuna teoorias on taimel rohkemade juurte abil võimalik omastada suurem hulk toitaineid ja vett. Konkurentidele jääb väiksem võimalus samu toitaineid omastada. Kui aga konkurendid kasutavad sama strateegiat, siis ei taga juurte rohkus suuremat toitaineid ja vee kättesaadavust ühelegi taimetele. Omavahel konkureerivad taimed peavad maksma kulusid: liigsest juurte produktsioonist tulenevalt jääb taimedele vähem ressursse, mida vastasel juhul oleks saanud kasutada reproduktiivsuse tõstmiseks (Gersani *et al.* 2001). Taimede vahelise konkurentsi tulemusel produtseerivad mõlemad isendid rohkem juuri ja on väiksema seemnete saagikusega kui mõlemad isendid konkurentideta kasvades.

Taimed võivad reageerida naabertaimede lähedusele kolme moodi:

a) Neutraalne käitumine naabrite suhtes. Juurte kasv on pidev ning taimed tolereerivad konkurentide olemasolu või nad lihtsalt ei tunnetata naabrite olemasolu. Sellisel juhul põimuvad kahe taime juuresüsteemid omavahel ning ressursside omastamine muutub ebaefektiivseks, mistõttu taimed peavad kasvatama rohkem ja pikemaid juuri. Selle tagajärjel aga jääb taime maapealne kasv väiksemaks (Novoplansky 2009; Cahill & McNickle 2011).

b) Naabertaimede vältimine. Taim vähendab oma naabri lähedal asuvate juurte osakaalu ja kasvab naabrist eemale. Selline juurte paiknemise strateegia võib tuleneda lähisugulastega konkureerimisest, kus konkurentsi vältimine peaks suurendama liigi ellujäämist (Hodge 2009; Novoplansky 2009; Cahill & McNickle 2011). Naabertaimede juurtega konkurentsi vältimine on aga enam levinud erinevat liiki taimede vahel (Gersain *et al.* 1998, Hodge 2009).

c) Agressiivne käitumine naabertaimede suhtes (Cahill & McNickle 2011). Agressiivne kasvustrateegia võib olla soositud olukorras, kus domineerib konkureerimine mittedomineerivate sugulastega (Semchenko *et al.* 2007; Lepik *et al.* 2012). Taimed kasvatavad oma juured ühisel alal ning üritavad võimalikult palju ressursse endale haarata. Selle tulemusel võib taimede biomass olla suurem võrreldes sellega, kui taimed oleksid kasvanud üksi ja eraldi

pottides (Gersain *et al.* 1998 ; O'Brien *et al.* 2005). Kuid kui taimed paigutavad rohkem ressursse vegetatiivsetesse osadesse, siis jääb neid jällegi vähem järglaste tootmiseks (Lepik *et al.* 2012).

Nagu ka eelnevalt mainitud, sõltub naabertaimedega kõrvuti kasvades isendi reageering kasvutingimustele konkreetsest taimeliigist. Erinevad käitumismustrid tulenevad sellest, kas taim kasvab kõrvuti iseenda, samast liigist või hoopis võõra liigi esindajaga. Samuti võib mõju avaldada ka liikide erinev ökoloogia ja kasvukoha eelistus. Näiteks tuleb kanada merisinepil (*Cakile edentula*) peamiselt konkureerida maa-aluste ressursside pärast, kuid kahvatu lemmaltsa (*Impatiens pallida*) tüüpiline kasvukoht on aga puude varjus, kus naabertaimedega tuleb konkureerida peamiselt valguse pärast (Murphy & Dudley 2009).

## 2.5 Taimede omavaheline suhtlus

Taimede omavahelise suhtluse eelduseks on, et taimed üldse suudavad omavahel kommunikeeruda. Algselt keskendus enamik uurimustest taimede ja nende juurte kommunikatsioonile läbi õiguste ressursside üle (Callaway 2002). On arvatud, et taimede juurte üksteisest eraldumise põhjuseks võib olla lokaalne toitainete vähesus. Kuid see teooria aga ei suuda seletada, kuidas juurte eraldatus võib olla seotud füüsiliselt ühendatud taimede puhul (Holzapfel & Alpert 2003). Kõrvuti, konkurentsias kasvavate taimedega läbi viidud katsete tulemustes on aga selgunud, et taimed kasutavad ka teisi võimalusi (nt naabertaimede päritolu tundmine, juureeritised) omavaheliseks suhtluseks (Falik *et al.* 2003; O'Brien & Brown 2008). Looduslik valik soosib konkurentsi erinevate isendite ning eelkõige erinevat liiki isendite vahel ja vähendab konkurentsi esinemist taimel iseendaga. Enese eelistamiseks naabertaimedest on oluline, et taimed suudaksid määrata naabruses kasvava taime päritolu (Falik *et al.* 2003).

Juuri on peetud algselt vaid toitainete ja vee omastajateks, kuid lisaks sellele eritavad juured ümbritsevasse mulda suurel hulgal erinevaid ühendeid (Badri & Vivianco 2009). Taimede juured on pidevalt mõjutatavad ning mõjutavad ise oma vahetus läheduses olevat keskkonda. Juurte poolt eritavad kemikaalid on risosfääris toimuvate interaktsioonide vahendajaks (Badri & Vivianco 2009). Arvatakse, et juured suudavad oma vahetus läheduses reguleerida mulla-



mikroobide kooslust, soodustada kasulikke sümbioose, muuta mulla keemilisi ja füüsikalisi omadusi ning mõjutada konkurentsivõimete taimede kasvu (Bais *et al.* 2004). Juureeksudaatide kvalitatiivsed ja kvantitatiivsed omadused sõltuvad taime liigist, indiviidi vanusest ja välistest mõjuritest, nagu biotilised ja abiotilised stressitekitajad. Juureeritised võivad mängida suurt rolli ka erinevate taimede omavahelises suhtlemises. Liigisiseste ja liikidevaheliste interaktsioonide uurimise käigus on märgatud allelopaatiat (Bais *et al.* 2004).

Naabertaimedega koos kasvades sõltub isendi kasv naabertaimede päritolust, kas tegu on sama või teise liigi esindajaga. Naabertaimede päritolu tunnetatakse aga eelkõige juurtevahelise kommunikatsiooni kaudu ning naabertaimede ära tundmiseks on vajalik naabertaimede juurte olemasolu (Murphy & Dudley 2009). Kuigi füsioloogilistest mehhanismidest juurtevahelises suhtluses on vähe teada, suudavad taimed tunda ja määratleda ära nende naabruses olevate taimede juuri ning eristada enda juuri teiste taimede juurtest. Naaberjuurte päritolu võib seega olla juurte arengus määravaks. Näiteks teiste taimedega koos kasvades oli hernel (*Pisum sativum*) maa-alune biomass tavalisest suurem ning seega võib arvata, et *Pisum sativum* suudab eristada enda ja teiste taimeisendite juuri ning vaid isendi enda juurte olemasolul areneb taimel vähem ning lühemad uued juured (Falik *et al.* 2003). Sarnane juurte produktsiooni kasv esines ka sojaõal (*Glycine max*) koos teiste taimedega kasvades (Gersani *et al.* 2001). Pole aga kindlalt teada, milliste mehhanismide kaudu mitteklonaalsete taimede juurtevaheline suhtlus toimub, kuid ilmselt on see seotud juure kontakti abil tekitatud mitte-toksiliste signaalidega ja juurte poolt risosfääri eritatud ainetega. Naabrite äratundmine signaali kaudu eeldab, et taim, mis eritab signaali, ise ignoreerib seda, kuid samas stimuleerib teisi samast liigist indiviide (Callaway 2002).

Allelopaatia (kreeka keelest: *allos*, „teine“; *pathos*, „kannatus“) on kasvu inhibeerimine naabertaimede poolt, kui see põhineb keemiliste ainete eritamisel, mitte lihtsal konkurentsivõimel (Schulze *et al.* 2005). Ollakse arvamisel, et allelopaatia on kemikaalide võrgustik, mille kaudu toimub taimede vaheline kommunikatsioon ja samamoodi suhtlus taimede ja teiste organismide vahel. See kommunikatsioon võib kaasa aidata taimede enesekaitsele. See toimib taimeliikide vahel väga olulise ökoloogilise mehhanismina, mille puhul üks taimeliik eritab allelokemikaale, mis mõjuvad negatiivselt teistele tema läheduses kasvavatele taimedele (An *et al.* 2003, O'Brien & Brown 2008; Badri & Vivianco 2009).

Allelokemikaalid paiknevad taimes kõikides taimekudedes, kaasaarvatud juurtes (An *et al.* 2003; O'Brien & Brown 2008). Mürgised taimeühendid on tavaliselt sekundaarse metabolismi produktid (Schulze *et al.* 2005). Kui keskkonnatingimused taime ümber muutuvad stressirohkeks, siis tõuseb ka ühendite hulk taimes drastiliselt. Stressirikas keskkonnas võivad allelokemikaalid inhibeerida teiste taimede kasvu ja sellega soodustada produtseerija ellujäämise võimalusi (An *et al.* 2003). Naabrite häirimiseks on mitu võimalust, näiteks jumikas (*Centaurea maculosa*) eritab naabertaimede kudedele surmavalt mõjuvat katehiini, kuid mehhiko kreosoodipõõsa (*Larrea tridentata*) eritatud fütotoksiin vähendab hoopis naabertaimede juurte pikkuskasvu (O'Brien & Brown 2008). Allelopaatia võib mängida märkimisväärset rolli ka põllumajanduses. Paljud taimed eritavad kemikaale, mis inhibeerivad erinevat liiki umbrohu kasvu. Seega on arvatud, et allelokemikaalidega taimi on võimalik kasutada looduslike herbitsiididena (Bhowmik *et al.* 2003).

Lisaks naabertaimede juurte kasvu inhibeerimisele, peavad taimed idanemise alguses kasutama allelokemikaale, et takistada teiste seemnete idanemist, suurendades seeläbi enese edukust. Seetõttu võib allelopaatilisi ühendeid võtta kui taime füsiokeemilist vastust stressile, mis võib tekkida liigse päikesekiirguse puhul, toitainete ja vee puudusel, ekstreemsetel temperatuuridel, patogeenide ning kiskjate rünnakul (An *et al.* 2003). Aineid toodetakse ka pärast vigastust või infektsiooniga nakatumist (Schulze *et al.* 2005). Väga suure stressi korral võib allelopaatia mõjuda negatiivselt ka taimedele endile, mille tõttu võivad ka populatsioonid väheneda. Küll aga võib see väga ebasoodsates tingimustes kaasa aidata kogu populatsiooni ellujäämisele vähendades liigisisest konkurentsi (An *et al.* 2003).

### 3. Toitainete heterogeensuse ja naabertaimede koosmõju taime käitumisele

Taimede mitmekesisus võib mõjutada taimeliikide juurte käitumise varieeruvust sõltuvalt naabertaimede lähedusest (Wilson 2000). Mitme isendi juured võivad heterogeenses keskkonnas suunduda sama toitainelaigu poole, läbides selleks pika maa. Seega võib arvata, et heterogeensus tekitab maa all suuremat konkurentsi kui maa peal (Hutchings *et al.* 2000). On teada, et taimed reageerivad plastiliselt nii mullas olevale toitainete heterogeensusele, kui ka naaberjuurtele. Naaberjuurte päritolu võib olla samuti taimede jaoks oluline toitainete omastamisel, juurestiku arhitektuuri ning biomassi jaotumise kujunemisel. Kuid endiselt on ebaselge, kas taimed suudavad nendel faktoritel ka vahet teha, saadud informatsiooni sünteesida ning vastavalt sellele käituda (Cahill *et al.* 2010; Mommer *et al.* 2012).

Erinevates katsetes on uuritud toitainete heterogeensuse ja naabertaimede läheduse mõju taimede kasvule (Cahill *et al.* 2010; Nord *et al.* 2011; Mommer *et al.* 2012; Nan *et al.* 2013). Teemale on lähenetud kahest erinevast vaatepunktist. Esimene neist tõstab esile eelkõige sõltumist naabertaimedest ja nende päritolust. Maa-aluse konkurentsi korral toodavad taimed liigselt juuri ning selle tõttu väheneb reproduktiivne biomass. Selline olukord saab toimida vaid juhul, kui taimejuured on võimelised eristama enda ja teiste taimede juuri (Nord *et al.* 2011; Lepik *et al.* 2012). Juurtevaheline kommunikatsioon võib ka suurendada taimede omavahelist koostööd. Geneetiliselt sarnaste taimede eelistamine on olnud näha erinevates katsetes (Holzapfel & Alpert 2003; Murphy & Dudley 2009), kuid kuna katseid on tehtud sama ja erinevate liikide esindajatega, siis ka saadud tulemused ning järeldused on varieeruvad.

Cahill *et al.* (2010) manipuleeris katses nii toitainete heterogeensuse kui konkurentide lähedusega. Tulemused näitasid, et üksinda kasvades liigi *Abutilon theophrasti* esindajad kasutasid mullas olevaid toitaineid eelduste kohaselt ning juurte paigutus mullas oli ühtlane. Kui aga taim jagas kasvupinda liigikaaslasest naabriga, siis juurte ruumiline paigutus muutus vähendades maksimaalselt liigisisest konkurentsi. Naabertaimede olemasolul oli juurte ruumiline paigutus mõjutatud ka toitainete paiknemisest. Kõige selgemalt ilmnes sõltuvus toitainete heterogeensusest juhul, kui kahe taime vahele tekitati toitainerikas laik, mille

tagajärjel suundusid konkurentide juured üksteise suunas. Katse tulemustes oli näha, et toitainete omastamise strateegia on domineerivam, kui liigisiseste naabertaimedega konkureerimine. Kõik katsed ei ole andnud konkurentsi ja toitainete heterogeensuse seosele sama tulemust (Mommer *et al.* 2012), kuna Cahill *et al.* (2010) katses kasutati vaid ühe liigi esindajaid ning otseselt uuriti juurte käitumise sõltumist vaid liigisiseses konkurentsis.

Konkureerivateks naabriteks võivad olla ka erinevatest taimeliikidest esindajad. Näiteks on läbiviidud katse kahe lammil kasvava taimeliigiga, oblikate perekonnast *Rumex palustris* ja valge kastehein (*Agrostis stolonifera*). Mõlemad liigid tajusid üksinda kasvades keskkonnas olevat toitainete heterogeensust ning paigutasid vastavalt sellele rohkem juuri toitainerikkamasse piirkonda. Kui aga *Agrostis stolonifera* kasvas heterogeenses keskkonnas koos konkureeriva *Rumex palustris* taimega, siis paigutasid *Agrostis stolonifera* taimed märgatavalt rohkem oma juurtest toitainetevaesesse piirkonda, mitte viljakamasse mullaosasse, kus võimalus konkurendiga kohtuda oli oluliselt suurem. Sellest võiks arvata, et *Agrostis stolonifera* ilmselt ei ole väga tugev konkurent ning eelistab leppida vähem viljakate mullapiirkondadega, kus konkurentidega kohtumine ei ole nii tõenäoline. Seega näitab *Agrostis stolonifera* üles konkurentsi vältivat käitumist, kuid *Rumex palustris* agressiivset käitumist toitainete otsinguil. Seega oli heterogeenses keskkonnas kahe liigi vahelises konkurentsis *Rumex palustris* domineerivaks liigiks (Mommer *et al.* 2012).

Kuna mõlemas katsetes kasutatud esindajad olid erinevatest liikidest ja viimases katses (Mommer *et al.* 2012) oli ka otseselt näha juurte käitumise liikide vahelist erinevust, siis on võimalik seniste uurimustulemuste põhjal selgitada ka mitmekesiste ja heterogeensete taimekoosluste toimimist (Mommer *et al.* 2012). Katsed on näidanud, et mitmekesine taimekooslus toimib kõige paremini heterogeenses keskkonnas ning seal kasvava taimekoosluse biomass on suurem võrreldes kasvamisega homogeenes keskkonnas (O'Brien *et al.* 2005). Mommer *et al.* (2012) tulemused võivad sellele lisada uue nüansi. Lisaks taime juurte paigutusega toitainerikkasse piirkonda, paigutavad konkurentsis olevad alluvad liigid oma juured toitainetevaesesse piirkonda. Tänu sellele võibki kasvada heterogeenses keskkonnas koosluse biomass. Antud väite tõestamiseks on aga vajalikud edaspidised uuringud suurema hulga liikide ja veel varieeruvamate keskkonna tingimustega (Mommer *et al.* 2012).

Eelnevad katsed olid seega seotud taimede võimega ära tunda naabertaimede päritolu. Vastukaaluks on juba varem välja pakutud alternatiivne hüpotees, kui öeldakse, et juur reageerib naabertaimetele vaid ressursside ammendumise tõttu (Nord *et al.* 2011). Sarnaselt eelmistele katsetele, uuris ka Nord *et al.* (2011) toitainete heterogeensuse ja naabertaimede läheduse mõju taime juurtele. Vaatluse all olid nii biomassi paiknemine kui muutused juurestiku arhitektuuris. Tulemustes selgus, et kõige enam mõjutas juurtesse suunatud biomassi paigutust fosfori kontsentratsioon. Juurestiku arhitektuur oli aga mõjutatud nii naabertaimede kui P kättesaadavuse poolt. Naabertaimedega koos kasvades muutub taimejuurte vertikaalne ja horisontaalne jaotus ning vähem juuri suunatakse juba hõivatud aladele. Katse tulemused näitasid, et juurte käitumist naabertaimedega koos kasvades vahendab pigem ressursside kasutamine naabrite poolt, kui naaberjuurte päritolu ära tundmine. Naaber võib mõjutada juurestiku arhitektuuri ilma, et see mõjutaks biomassi paigutamist juurtesse (Nord *et al.* 2011).

Toitainete omastamise strateegia võib taimedel seega sõltuda küll naabertaimede lähedusest, kuid ei pruugi oluline olla naabrite päritolu. Selgus, et taimed omastavad toitaineid ning reageerivad naabertaimedega juurestiku arhitektuuri muutuste, vähem aga otseselt biomassi paigutamise kaudu juurtesse. Taimejuurte kasv võib olla kas aditiivne või mitteaditiivne reageering keskkonnast tulevale informatsioonile. See võib olla osaliselt sõltuda naabertaimeliigist ja nende poolt konkurentsisis osalemiseks kasutatavatest omadustest. Nan *et al.* (2013) katse tulemused andsid uusi fakte tõestamiseks, et taimed suudavad juurte levimisel lähtuda keskkonnast tulenevat informatsiooni integreerides seda mitteaditiivsel viisil.

Cahill *et al.* (2010) katses mõõdeti vaid horisontaalset juurte levimist, mis aga ei ole piisav, võrreldes juurestiku biomassi või arhitektuuri uurimisega, et määrata juurte toitumiskäitumist (Nan *et al.* 2013). Küll aga on katse plussiks liigisisese konkurentsi uurimine, kuna seda on siiani peetud vähem tähtsaks ja seega on pälvinud palju vähem tähelepanu, kui liikide vaheline konkurents. Ökoloogiliselt sarnased liigikaaslased ei saa aga elupaigavaliku kaudu vältida ega leevendada naabritega konkureerimist (Nan *et al.* 2013). Viimases katses uuriti täpsemalt juurestiku arhitektuuri muutusi ning toitaineid otsiva juure võimekust, seega võib-olla peaksid ka tulevikus tehtavad katsed lähtuma eelkõige arhitektuuri muutustest ja sisaldama suuremat liikide varieeruvust ja rohkemaid heterogeensuse komponente.

## Kokkuvõte

Käesoleva bakalaureusetöö üheks eesmärgiks oli anda teaduskirjandusel põhinev ülevaade taimejuurte käitumisest keskkonnas, kus toitained paiknevad heterogeenselt. Kirjeldati keskkonna heterogeensust, selle tekkeviise ja mastaape. Mulla toitainete heterogeensus varieerub looduslikus keskkonnas nii ajaliselt kui ruumiliselt ning seepärast anti töös ka ülevaade taimejuurte arengust heterogeensetes tingimustes.

Kuna taimed on paiksed organismid, peavad nad kohanema ümbritseva keskkonnaga ehk olema nii füsioloogiliselt kui ka morfoloogiliselt väga plastilised. Heterogeenses keskkonnas toitainete omastamise efektiivsuse tõstmiseks on taimejuurteil välja arenenud erakordne morfoloogiline plastilisus. Sattudes toitainerikastesse paikadesse, suudavad juured muuta oma kasvusuunda ning pikkust. Plastilisus on juure kasvus oluline, et taim suudaks mullast omastada laiguti paiknevaid toitaineid ning tagada oma ellujäämine, kasv ja järelkasv.

Lisaks toitainetest sõltuvale juurte käitumisele, andis töö ülevaate juurte käitumisest sõltuvalt naabertaimede lähedusest. Arvatakse, et taimed suudavad eristada enda ja teiste taimede juuri. Selline kohastumus aitab taimedel vähendada konkurentsi enda ning ka liigikaaslaste juurtega. Konkurentsitingimustes oleva juure kasv ja paiknemine võivad olla seotud naaberjuurte äratundmisega vastavalt kas tegu on sama indiviidiga, teise samast liigist isendiga või täiesti teist liiki isendi juurtega. Vastused erinevatele naabritele varieeruvad kasvu inhibitsioonist kuni juure kasvu suurenemiseni.

Toitainete heterogeensusest ja naabertaimede lähedusest sõltub ka taimede toitumiskäitumine. Taimejuurte toitumiskäitumine on taime eluks väga oluline, kuna see mõjutab nii üksiku taime elumust kui ka kogu koosluse struktuuri. Toitumiskäitumine on mõjutatud nii mulla toitainete heterogeensusest kui ka konkureerivate naabertaimede juurtest. Taimed käituvad heterogeenses keskkonnas liigiti erinevalt, olles kas pigem konkurendi suhtes domineerivad ning agressiivse toiduotsimiskäitumisega või konkurentsi vältivad.

Senistes uuringutes toitainete omastamise sõltumisest mullas olevate toitainete heterogeensusest ja naabertaimede lähedusest on kasutatud liiga erinevaid meetodeid ning ebäühtlast liikide valimit, et teha antud valdkonnas kindlaid ja paikapidavaid üldistusi. Taimetoitumiskäitumisega seotud küsimused võivad tulevikus saada vastuse edasiste uuringute põhjal, mis peavad endas ühendama nii suuremat hulka liike kui ka veel varieeruvamaid keskkonna tingimusi.

## Summary

### **Plant foraging soil resources: nutrient heterogeneity and effects of competitor presence**

The first aim of this bachelor thesis was to give a literature based overview of plant foraging in heterogeneous environments. The concept of environmental heterogeneity was described, as well as, its scale and effects on plants. Environmental factors vary over space and time, bearing that in mind, plant roots are very effective at responding to this variation. As plants are static organisms, roots express morphological and physiological plasticity in response to patchiness of soil nutrients. Soil resource heterogeneity stimulates local root growth (elongation, branching). These movements allow plants to be more efficient in capturing resources.

The second purpose of the thesis was to provide an overview of how plants respond to other plants' presence. Roots are able to detect and to discriminate between self and non-self roots. This ability could reduce allocation to competition with self and allow greater resource availability. Plants are capable of detecting whether the neighboring roots are from the same individual, another individual of the same species, or a different species. Answers to different neighbors vary from root growth inhibition to an increase in root growth.

The foraging behavior of plants depends on nutrient heterogeneity and the proximity of neighboring plants. Plant root foraging behavior is very important to plant life, as it affects both the individual plant survival as well as the structure of the entire community. Foraging behavior is affected by nutrient heterogeneity and by the roots of competing neighboring plants. Plants behave differently in heterogeneous environments. Plants can both dominate and display aggressive behavior or avoid competition with the neighbouring roots.

In conclusion, plants are able to respond to nutrient heterogeneity and competitor presence. General rules of root behaviour are still hard to predict. Further studies must be carried out, which should combine a greater number of species and more variable environmental conditions, to find out more specific issues about plant nutrient foraging strategies related to nutrient heterogeneity and effects of competitor presence.



## **Tänuõnad**

Soovin tänada oma töö juhendajat Anu Lepikut nõuannete, paranduste ja igakülgse abi eest töö valmimisel.

## Kasutatud kirjandus

- 1) An, M., Liu, D. L., Johnson, I. R. & Lovett, J. V. 2003. Mathematical modelling of allelopathy: II. The dynamics of allelochemicals from living plants in the environment. – *Ecological Modelling* 161: 53–66.
- 2) Badri, D. V. & Vivianco, J. M. 2009. Regulation and function of root exudates. – *Plant, cell and environment* 32: 666–681.
- 3) Bais, H. P., Park, S.-W., Weir, T. L., Callaway, R. M. & Vivanco, J. M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. – *Trends in plant science* 9: 26–32.
- 4) Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems* (4th ed.), Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- 5) Bhowmik, P. C. & Inderjit 2003. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. – *Crop Protection* 22: 661–671.
- 6) Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. – *Advances in Genetics* 13: 15–155.
- 7) Cahill, J. F. Jr., 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.
- 8) 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.
- 9) Callaway, R. M. 2002. The detection of neighbors by plants. – *Trends in Ecology & Evolution* 17(3): 104–105.
- 10) de Kroon, H. & Mommer, L. 2006. Root foraging theory put to the test. – *Trends in Ecology & Evolution* 21: 113–116.
- 11) de Kroon, H. & Visser, E. J. W. 2003. Plants, roots and the soil. – In: de Kroon, H. & Visser, E. J. W. *Root Ecology*. Springer, Verlag/Berlin/Heidelberg, pp. 1–15.
- 12) Ettema, C. H. & Wardle, D. A. 2002. Spatial soil ecology. – *Trends in Ecology & Evolution* 17: 177–182.
- 13) Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. 2013. Plant nutrition and soils. – In: Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. *Raven Biology of plants*. W. H. Freeman and Company Publishers, New York, pp. 726–747.
- 14) Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. – *Annual Review of*

Ecology, Evolution, and Systematics 34: 487–51.

- 15) Falik, O., Reides, P., Gersani, M. & Novoplansky, A. 2003. Self/non-self discrimination in roots. – *Journal of Ecology* 91: 525–531.
- 16) Gao, Y., Xing, F., Jin, Y., Nie, D. & Wang, Y. 2012. Foraging responses of clonal plants to multi-patch environmental heterogeneity: spatial preference and temporal reversibility. – *Plant Soil* 359: 137–147.
- 17) Garcia-Palacios, P., Maestre, F. T., Bardgett, R.D. & de Kroon, H. 2012. Plant responses to soil heterogeneity and global environmental change. – *Journal of Ecology* 100: 1303–1314.
- 18) Gersani, M., Brown, J. S., O'Brien, E. E, Maina, G. M. & Abramsky, Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. – *Journal of Ecology* 89: 660–669.
- 19) Givnish, T. J. 2002. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. – *Evolutionary Ecology* 16: 213–242.
- 20) Gregory, P. 2006. *Plant roots: Growth, activity and interactions with soils*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- 21) Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. – *New Phytologist* 162: 9–24.
- 22) Hodge, A. 2006. Plastic plants and patchy soils. – *Journal of Experimental Botany* 57: 401–411.
- 23) Hodge, A. 2009. Root decisions. – *Plant, Cell and Environment* 32: 628–640.
- 24) Holzapfel, C. & Alpert, P. 2003. Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. – *Oecologia* 134: 72–77.
- 25) Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- 26) Hutchings, M. J., John, E. A. & Stewart, A. J. A. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. – In: Hutchings, M. J., John, E. A., Stewart, A. J. A. (eds.) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 1–8.
- 27) Kelly, E. F., Chadwick, O. A. & Hilinski, T. E. 1998. The effect of plants on mineral weathering. – *Biogeochemistry* 42: 21–53.
- 28) 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.

- 29) Li, H-B., Zhang, F.-S. & Shenc, J.-B. 2012. Contribution of root proliferation in nutrient-rich soil patches to nutrient uptake and growth of maize. – *Pedosphere* 22: 776–784.
- 30) Lundholm, J. T. 2009. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. – *Journal of Vegetation Science* 20: 377–391.
- 31) McNickle, G. G. & Cahill, J. F. Jr. 2009. Plant root growth and the marginal value theorem. – *PNAS* 106: 4747–4751.
- 32) McNickle, G. G., St. Clair, C. C. & Cahill, Jr J. F. 2009. Focusing the metaphor: plant root foraging behaviour. – *Trends in Ecology & Evolution* 24: 419–426.
- 33) Melbourne, B. A., Cornell, H. V., Davies, K. F., Dugaw, C. J., Elmendorf, S., Freestone, A. L., Hall, R. J., Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore, K. & Yokomizo, H. 2007. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? – *Ecology Letters* 10: 77–94.
- 34) Mommer, L., van Ruijven, J., Jansen, C., van de Steeg, H. M. & de Kroon, H. 2012. Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition: implications for root foraging theory? – *Functional Ecology* 26: 66–73.
- 35) Mou, P., Jones, R. H., Tan, Z., Bao, Z. & Chen, H. 2013. Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous. – *Plant Soil* 364: 373–384.
- 36) Murphy, G. P. & Dudley, S. A. 2009. Kin recognition: competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). – *American Journal of Botany* 96(11): 1990–1996.
- 37) Nan, H., Liu Q., Chen, J., Cheng, X., Yin, H., Yin, C. & Zhao, C. 2013. Effects of nutrient heterogeneity and competition on root architecture of spruce seedlings: implications for an essential feature of root foraging. – *Plos one* 8: 1–10
- 38) Nord, E. A., Zhang, C. & Lynch, J. P. 2011. Root responses to neighbouring plants in common bean are mediated by nutrient concentration rather than self/non-self recognition. – *Functional Plant Biology* 38: 941–952.
- 39) Novoplansky, A. 2009. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. – *Plant, Cell and Environment* 32: 726–741.
- 40) O'Brien, E. E. & Brown, J. S. 2008. Games roots play: effects of soil volume and nutrients. – *Journal of Ecology* 96: 438–446.
- 41) O'Brien, E. E., Gersani, M. & Brown, J. S. 2005. Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition. – *New Phytologist* 168: 401–

412.

- 42) Pausas, J. G. & Austin, M. P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. – *Journal of Vegetation Science* 12: 153–166.
- 43) Pinno, B. D. & Wilson, S. D. 2013. Fine root response to soil resource heterogeneity differs between grassland and forest. – *Journal of Plant Ecology* 214: 821–829.
- 44) Pärtel, M. & Helm, A. 2007. Invasion of woody species into temperate grasslands: Relationship with abiotic and biotic soil resource heterogeneity. – *Journal of Vegetation Science* 18: 63–70.
- 45) Semchenko, M., Hutchings, M. J. & John, E. A. 2007. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. – *Journal of Ecology* 95: 252–260.
- 46) Schulze, E.-D., Beck, E. & Müller-Hohenstein, K. 2005. *Plant ecology*. Springer, Heidelberg.
- 47) Stuefer, J. F. 1996. Potential and limitations of current concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity. – *Vegetatio* 127: 55–70.
- 48) Zhang, X-Q., Liu, J., Welham, C. V. J., Liu, C-C., Li, D-N., Chen, L. & Wang, R-Q. 2006. The effects of clonal integration on morphological plasticity and placement of daughter ramets in black locust (*Robinia pseudoacacia*). – *Flora* 201: 547–554.
- 49) Valladares, F., Gianoli, E., Gómez, J.M., 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. – *New Phytologist* 176: 749–763.
- 50) van Kleunen, M. & Fischer, M. 2007. Progress in the detection of costs of phenotypic plasticity in plants. – *New Phytologist* 176(4):727–30.
- 51) Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. – In: Hutchings, M. J., John, E. A., Stewart, A. J. A. (eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 9–32.
- 52) Wilson, S. D. 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. – In: Hutchings, M. J., John, E. A., Stewart, A. J. A. (eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 53–70.
- 53) Yang, Z. & Midmore, D. J. 2005. Modelling plant resource allocation and growth partitioning in response to environmental heterogeneity. – *Ecological Modelling* 181: 59–77.

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

Mina, Greete Horn,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Taimed mullaressursside otsingul: toitainete heterogeensus ja konkurentide läheduse mõju,

mille juhendaja on Anu Lepik.

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**