

TAIMEDE JA MULLAORGANISMIDE INTERAKTSIOONIDE MITMEKESISUS JA ROLL ÖKOSÜSTEEMIDE TOIMIMISES

Marina Semtšenko (Tartu Ülikool)

*Teaduspreemia loodusteaduste valdkonnas tööde tsükli
„Taimede ja mullaorganismide interaktsioonide mitmekesisus ja roll
ökosüsteemide toimimises“ eest*

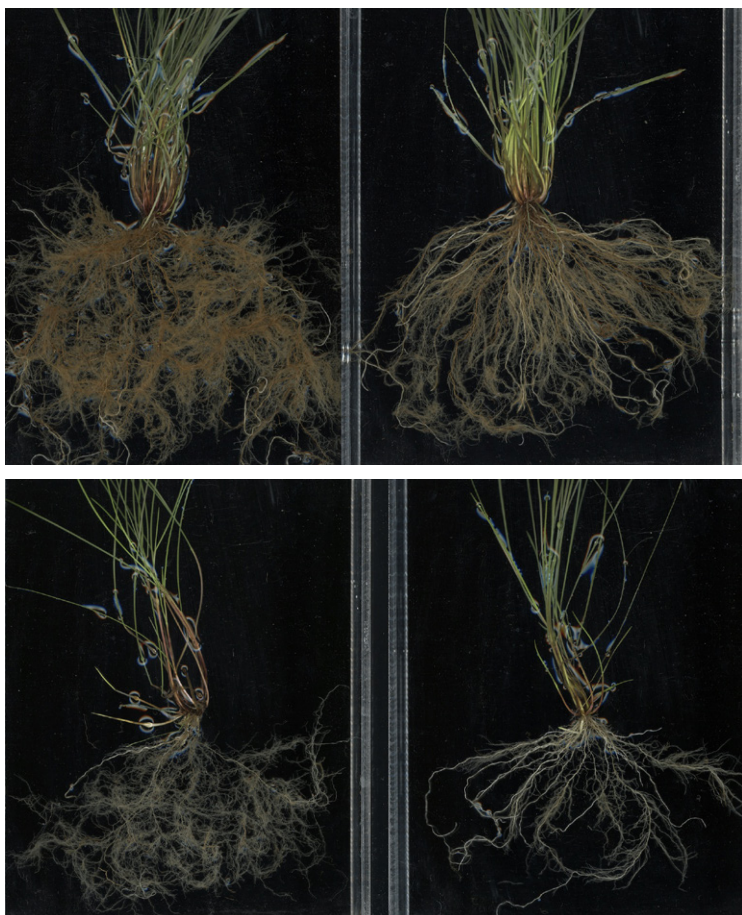
Taimed on maismaa ökosüsteemide energiavoo alustalad ning mullaorganismid on aineringluse ja taimede kasvu kesksed reguleerijad. Taimede elustrateegia määrab ära, kui kiiresti ja kui efektiivselt aineringe toimib ning kuidas ökosüsteem tervikuna globaalmuutustele reageerib. Seega on taimede elustrateegiate ja mullaprotsesside tundmine keskse tähtsusega loodusteaduslike teadmiste integreerimisel ja meie võimekuse kasvatamisel ennustamiseks, kuidas ökosüsteemid tulevikus muutuvad. See temaatika on eriti aktuaalne käimas-olevate globaalmuutuste valguses.

Taimede põhilised elustrateegiad

Kuigi taimi saab kirjeldada lõpmatu hulga eri parameetrite abil, paistab nende maapealset elu vaadeldes silma kaks olulist seaduspära. Esiteks on taimed nagu loomadki väga varieeruvad oma suuruse poolest. See erinevus on kõigile selgelt nähtav – kohtame looduses nii mitmekümnemeetriseid puid kui pisikesi rohundeid. Miks see nii on? Kuigi esmapilgul tundub suur olemine olevat edu võti, on looduses palju olukordi, kus suur kehamass ei pruugi olla hea strateegia. Näiteks kehasuurus ja kõrgus annavad eelise konkurentsivõime valguse pärast, kui vett ja toitaineid on külluses, samas on veenappuse korral väikesena lihtsam ellu jääda. Teine oluline taimestrategie aspekt paistab silma, kui katsume taimede lehti. Mõnel taimel on lehed väga haprad ja õhukesed, teisel aga nahkjad ja jäigad. Teadlased on lehtede ülesehitust pikalt uurinud ja avastanud, et lehtede lämmastiku- ja veesisaldust kasutades saab üsna edukalt kirjeldada taime üldist kasvustrategie: kiire strateegiaga liigid kasvavad odavaid lehti, mille kõrge veesisaldus ja efektiivne lämmastikukasutus tagavad kiire süsiniku püüdumist (Wright jt, 2004; Reich, 2014). Siiski peavad sellised taimed maksma lõivu lehe

lühikese eluea arvelt. Samas panustavad aeglase strateegiaga taimed lehtede kaitseks igasuguste välismõjude (liigne valgus, põud, haigused ja taimesööjad) eest. Fotosüntees on selle võrra vähem efektiivne, aga see-eest on lehe eluiga pikem. Taimlehtede ülesehituse strateegiat võib kirjeldada majandusterminitega: taimed eelistavad kas kiiret või aeglast investeeringutasuvust. Lõplik tasuvus (fotosünteesis fikseeritud süsiniku hulk) on sama, aga kiire tasuvus tuleb koos riskidega ning on hea strateegia vaid seal, kus elutingimused on taimele soodsad.

Lisaks taimede maapealsele ülesehitusele on loomulikult olulised ka juurte tunnused (joonis 1). Kui teadmised taimede maapealsete tunnuste kohta on suhteliselt heal järjel, siis taimejuurte omaduste andmed on seni väga lünklikud. Juureomaduste teoreetiline käsitus, kaasa arvatud maapealsete ja -aluste omaduste omavaheline sidumine, on selgelt ebapiisav. Vähesed teadmised on seotud mullas aset leidvate protsesside keerukuse ja ka sellega, et taimejuurte



Joonis 1. Taimejuurte mitmekesisus. Isegi ühe taimeliigi piires näeme suurt varieeruvust juurte jämeduses, harunemises ja tiheduses. Pildil on näidatud punase aruheina juured.

eraldamine mullast on juba puhtfüüsiliselt väga töömahukas. Selle teadmiste lünga täitmiseks tuli rahvusvaheline teadlaste rühm kokku 2019. aastal Leipzigi, kus asub Saksamaa integreeritud biodiversiteedi uuringute keskus. Keskus oli ideaalne platvorm maailma eri otstest ja eri komplementaarsete oskuste ja teadmistega teadlaste koostööks. Järgneva kolme aasta jooksul toimus järjepidev koostöö – olemasolevate andmebaaside ja üksikute teadlaste andmekogude sõelumine, süstematiseerimine ja ühtlustamine. Tulemuseks saime uue ja võimalikult täiusliku andmebaasi juure omadustest (Guerrero-Ramírez jt, 2021).

Saabus kauaoodatud hetk, kui saime nende andmete abil heita pilku juurte maailma ja kontrollida meie teoreetilisi eeldusi sellest, millised on juurte põhilised elustrateegiad ning kuidas nad sarnanevad sellega või erinevad sellest, mida me juba teame maapealse elu kohta. Juurte põhiliseks ülesandeks on toitainete ja vee võimalikult efektiivne hankimine mullast. Leidsime, et nii nagu lehtede, kehtib ka juurte puhul kiire ja aeglase investeeringutasuvuse printsiip (Bergmann jt, 2020). Odavalt kasvatatud juured, kus kudedes on vähe kuivainet, on kesk-konnamõjude eest nõrgalt kaitstud, aga see-eest võimaldavad kiiret toitainete hankimist väheste kulutustega. Samas jäävad tiheda koega juured alla toitainete hankimise kiiruse poolest, kuid on pikemaajalised.

Siiski seisavad taimed silmitsi oluliselt erinevate väljakutsete ja võimalustega maa peal ja maa all. Maa peal ammutavad taimed energiat päikesekiirgusest ja talletavad selle abil süsihappegaasi oma kudedes, redutseerides seda esialgu suhkruks, mida siis saab edasi kasutada kui ehituskive eri otstarveteks. Kui päikesekiirgust tuleb Maa peale kogu aeg juurde ennustataval moel, siis maa all on olukord palju dünaamilisem. Uued toitained, mis on taimejuurtele sobivas keemilises vormis, tekivad enamjaolt mulda mulla mikroorganismide elutegevuse tõttu. Mullaorganismide mitmekesisus on meeletu. Paljud neist on surnud taimejäänuste lagundajad. Just tänu neile vabanevad mulda lagunemisprotsesside tagajärjel uued toitained, mida taimejuured saavad omastada. Seega käib mullas pidev uute toitainete vabanemine mullaorganismide poolt ja nende ammutamine taimejuurte poolt. Sõltuvalt ökosüsteemi asukohast ja vastavalt kliima ning aluskivimi omadustele on need protsessid kas aeglased või kiired ning määravad ära, milline juurte elustrategia on kõige sobilikum.

Lisaks lagundajatele on taimede käekäigus tähtis osa ühel mullaseente rühmal. Need on mükoriissed seened (joonis 2). Arvatakse, et mükoriissed seened mängivad määravat rolli taimede maismaa asustamisel rohkem kui 400 miljonit aastat tagasi. Tegu on iidse koostöu vormiga, kus taim varustab seent süsinikuühendite kui peamise energiallikaga, samas kui seen kogub keskkonnast oma hüüfide (niiditaolised seenestruktuurid) abil toitaineid ja vett ning varustab nendega taime. Selline kaubavahetus on mõlemale poolele kasulik, kuna hüüfid on väga peenikesed ja seega on nende tootmine energeetiliselt odavam kui taimejuurte kasvatamine. Kuna aga seenel puudub võime ise süsinikuühendeid hankida, siis on taime poolt pakutav vastutasu talle kriitilise tähtsusega. Seega toimivad mükoriissed seened kui taimejuurte tõhusad pikendused.



Joonis 2. Mükoriissed seemed on aidanud taimedel maismaad vallutada, abistades taimi toitainete hankimisel. Seeneniidistik on väga peenike ja seetõttu saab seda üles ehitada väiksema kuluga kui taimejuuri. Seega on toitainete puudumisel otstarbekam delegeerida toitainete otsimist mullas seenele, mis saab taimelt vastutasuks fotosünteesis toodetud orgaanilist süsinikku. Vasakul: arbuskulaarmükoriisse seene struktuurid taimejuures (tumedad kogud) ja juurest väljuvad seeneniidid. Paremal: ektomükoriissed seeneniidid männijuure ümbruses. Pane tähele juurte ja seeneniitide jämeduse erinevusi.

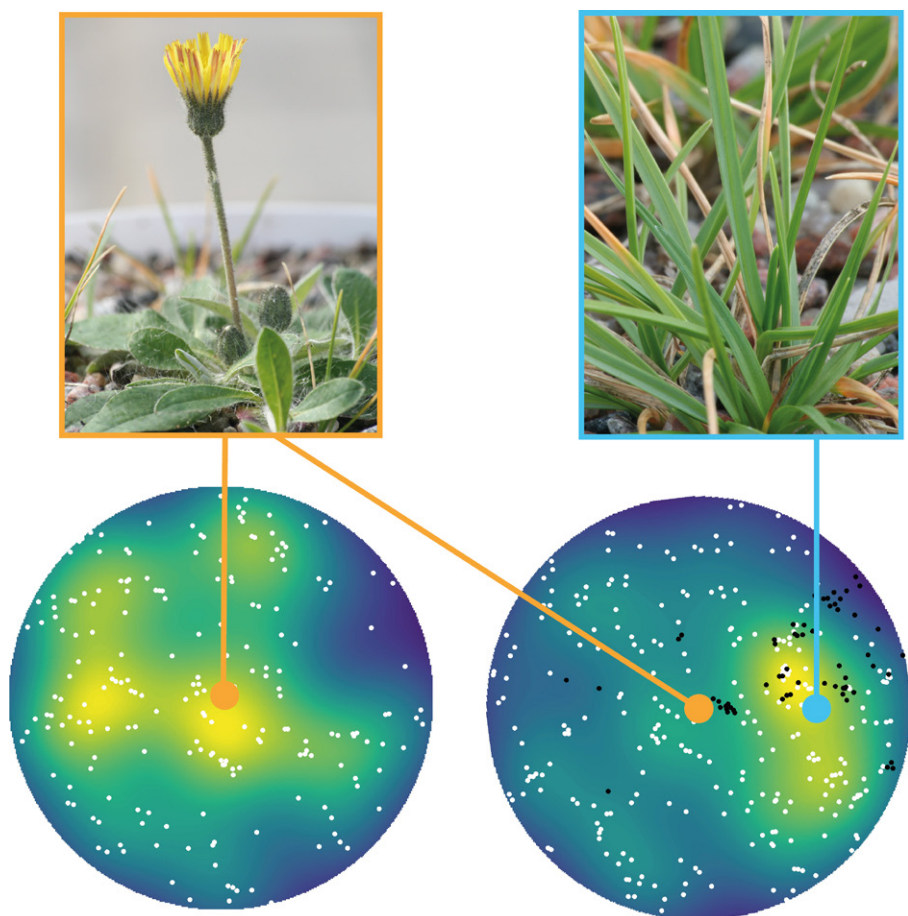
Kuigi ka tänapäeval on koostöö mükoriissete seentega taimeriigis väga laialt levinud, võib siiski täheldada, et maismaataimede evolutsioon on viinud muutusteni juurte morfoloogias (Ma jt, 2018). Hiljuti evolutsioonis tekkinud taimerühmad toodavad peenemaid juuri. Mis on sellise muutuse taga? Teadlased on püstitanud hüpoteesi, et koostöö mükoriissete seentega nõuab jämedat juurt ja selliste juurte tootmine on taimele kulukas. Kui vaatame juure sisse, siis näeme kahte selgelt erinevat kude. Keskkel on juhtkude, mis vastutab toitainete, vee ja muude ühendite transpordi eest juurte ja maapealsete taimeosade vahel. Selle ümber on mitu kihti rakke, mille peamiseks ülesandeks peetakse just mükoriissete seente majutamist. Just nendes rakkudes toimub aktiivne kaubavahetus ja see kude pakub seentele välismõjude eest kaitstud pelgupaika. Tänapäeval leiab nii looduslike protsesside kui inimtegevuse (nt väetamise, õhusaaste) tagajärjel maakeral järjest rohkem selliseid kasvukohti, kus toitaineid on mullas küllaldaselt ja mükoriissete seente abi pole enam vajalik. Sellistes tingimustes saavad eelise taimeliigid, kes kasvatavad peenikesi juuri ja ei paku enam koostööd seentele (Zobel jt, 2024).

Teooria testimisel oli keskse tähtsusega vaadata, kas juure transpordikudet ümbritsevad rakukihid tõepoolest määravad mükoriissete seente ohtruse eri taimeliikide juurtes. Kahjuks on nende parameetrite mõõtmine juurtes ülimalt ajamahukas ning leidsime ka, et juure kudede vahetevaheliste andmeid oli olemasolevates andmestikes äärmiselt vähe. Koostasime vajalike taimeliikide nimekirjad. Igauks otsis oma kodumaalt neid liike nii palju kui sai, järgnes mikroskopeerimine ja saime andmestiku paremaks. Meie kogutud andmesti-

kust nägime, et tõepoolest on lisaks kiire ja aeglase strateegiaga juurtele maa all selgelt eristatav seentega koostöö tegemise telg (Bergmann jt, 2020). Elava arutelu tulemusena panime nendele värselt kirjeldatud strateegiatele nimed: osta-sisse-strateegia (ingl *outsourcing*) kirjeldamaks liike, kes panustavad koostöösse mükoriisaseentega, ja tee-ise-strateegia (ingl *do-it-yourself* ehk DIY) kirjeldamaks liike, kes saavad hakkama ilma seeneta.

Järgmiseks suureks küsimuseks oli, kas kirjeldatud strateegiad taimede ressursside omastamises ja kasutuses maa peal ja maa all on omavahel seotud. Maapealsete ja -aluste tunnuste võrdlusi oli tehtud väiksemates kohalikes uurin-gutes ja tulemused olid üsna kirevad. Alustasime taas teooriast, et selgitada, kust me tegelikult eeldaks koordinatsiooni maa peal ja all. Teoreetiliselt on koordinatsioon vajalik, kuna taim ei saa kasvada suureks maa peal ja toota suurel hulgal lehti ilma adekvaatse juuresüsteemita, mis varustaks maapealseid osi hulga vee ja toitainetega. Tõepoolest leidsime uuest globaalsest andmesti-kust, et lehtede ja juurte lämmastiku ja fosfori kontsentratsioonid on üldjoontes positiivselt omavahel seotud. Sama kehtib ka lehtede ja juurte kudede tiheduse puhul (Weigelt jt, 2022). Samas pole teoreetilist põhjust oodata seoseid lehte-de paksuse ja juurte jämeduse vahel, kuna esimese funktsiooniks on valguse püüdmise strateegia ja teise funktsiooniks on hoopis koostöö mullaseentega. Siiski on taimed pidanud kohastuma väga erinevate keskkonnatingimustega, et asustada kogu maailma, ning need tingimused ei pruugi olla tugevalt seotud maa peal ja all ning ka evolutsioonilised „lahendused“ võivad olla mitmekesised. Maapealsete ja -aluste tunnuste seoste uurimine on alles algjärgus, erinevad statistilised käsitlused toovad esile järjest uusi aspekte ja arutelu selle üle, kuidas maapealsed ja -alused taimede tunnused koos varieeruvad, alles käib (Bueno jt, 2023; Weigelt jt, 2023). Näiteks kombineerisime sama autorite grupiga juurte tunnuste andmestiku teise andmebaasiga, mille abil saab kindlaks teha, mis kliimaatilistes oludes eri taimeliigid maailmas esinevad. Leidsime, et teoreeti-liselt oodatud lõivsuhted, kus iga juure üleshituse strateegia on edukas ühes, aga mitte teises keskkonnas, ei pea paika (Laughlin jt, 2021). Leidsime, et eriti kuivas kliimas on soodne omada hästi kaitstud juuri. Samas ei tähendanud see, et odavad ja nõrgalt kaitsud juured on ainuke soodne strateegia niiskes kliimas. Niiskes kliimas said sama hästi hakkama nii tugevalt kui ka nõrgalt kaitstud juurtega taimeliigid. Tundub, et soodsamates kliimatingimustes on taimedel vähem survet omada kindlat strateegiat ja edukaks püsijäämiseks on palju erinevaid lahendusi.

Lisaks kergesti mõõdetavatele juureomadustele on taime edukaks kasvuks mulla-keskkonnas olulised ka muud aspektid, mille mõõtmine on metodoloogiliselt keeruline ning takistab selle eriala edasist arengut. Näiteks lisaks juure ülesehitu-sele on oluline ka see, kui efektiivselt suudab taim juuri mullas paigutada, et tagada maksimaalne võimalik toitainete omastamine. Selle mõõtmine on ülimalt keeru-line, kuna mulla sisse me ei näe. Katsetasime mulla koos juurtega külmutamist ja külmunud mulla lõikamist eri sügavustel. Seejärel sulatasime mulla, skanee-risime lõigatud pinda ja kaardistasime juurte ruumilisi koordinaate (joonis 3). Saime maa-alused kaardid, mille põhjal oli võimalik arvutada, kus ja mil



Joonis 3. Taimejuurte maa-alused kaardid. Punktidega on märgitud juurte asukohad mullas ja eri värvid tähistavad eri taimeliikidele kuuluvaid juuri. Paremalt kasvab harilik karutubakas üksi rõnga keskel ning tema valgega märgitud juured jaotuvad ruumis suhteliselt ühtlaselt, aga mõnevõrra koondunult juurdumispunkti lähedusse. Vasakul on karutubakas taas istutatud ala keskele, aga seekord kasvab ta kõrval harilik lubikas, mille juurte asukohad on tähistatud mustade täppidega. Antud juhul koondab karutubakas juuri just naabri ümbrusesse. (Kohandatud Semchenko, 2020 illustratsioonist.)

määral juured ruumis kuhjuvad ning kuidas juured reageerivad naabertaimede kohalolule (Semchenko, 2020; Lepik jt, 2021). Teiseks ülioluliseks aspektiks on juureeritised. Nimelt eritavad taimejuured olulise osa fotosünteesis toodetud orgaanilist süsinikku mulda, mis kujundab juurte ümbruses elutsevat mikroobi-kooslust. Vaatamata juureeritiste olulisusele teame nende rollist mullaprotsesside juhtimises veel väga vähe. Meie uurimistöö näitab selgelt, et juureeritised reguleerivad olulisel määral surnud taimekudede lagunemist ja toitainete ringlust

mullas (Semchenko jt, 2021; Heredia-Acuña jt, 2023). Mõju toitainete ringlusele võib olla nii positiivne (juureeritised panustavad kiiremasse ringlusesse) kui negatiivne (kõdu lagunemine aeglustub). Miks nii, on alles selgitamisel. Ka siin mängib olulist rolli taime elustrateegia ja keskkonnatingimused, mis loovad kas sünergiat või vastasseisu taime ja mulla mikrobioomi huvide vahel.

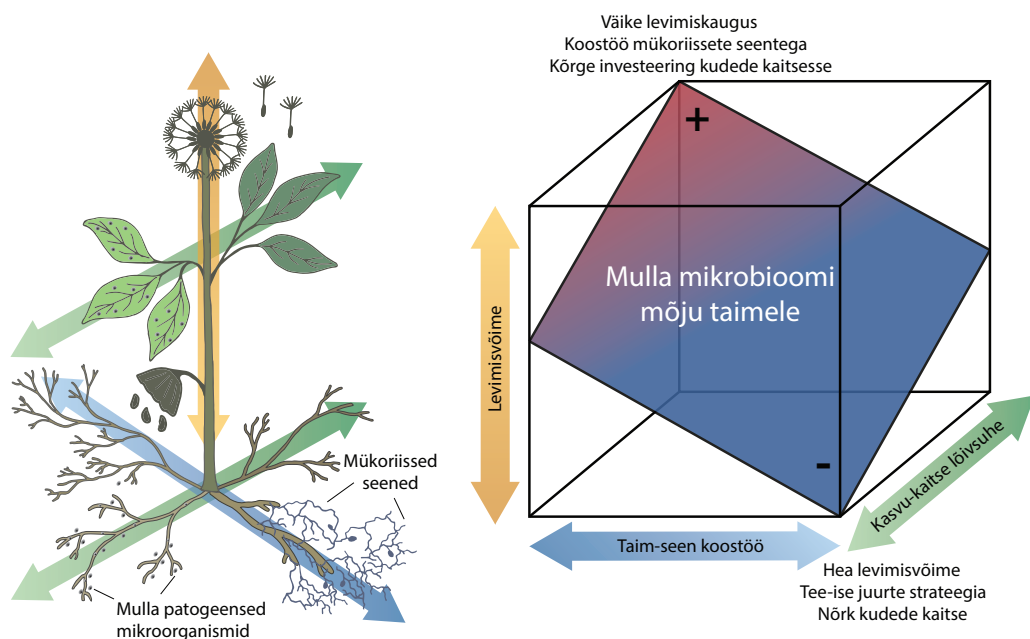
Taimede ja mulla vaheline tagasiside

Kuidas täpsemalt taimed ja mullamikroobid teineteist vastastikku mõjutavad? Kas saame ka siin leida seaduspärasid, mis aitaks meil loodusprotsesse paremini mõista ja vajadusel suunata? Üldiselt näeme, et taimede elustrateegiad mängivad olulist rolli selles, kuidas taimestik mõjutab mullakeskkonda. Taimede põhjustatud muutused mulla keemias ja mikrobioomis mõjutavad omakorda järgmiste taimepõlvkondade käekäiku ning kogu ökosüsteemi toimimist. Sellised taimede ja mulla vahelised tagasisidestatud protsessid on osutunud ülioluliseks, selgitamiseks ökosüsteemide aineringlust ja taimestiku dünaamikat ning on muutunud omaette teadusharuks (van der Putten jt, 2013).

Taime-mulla tagasiside mõju ökosüsteemile määrab suuresti ära taimede ja mulla vaheliste interaktsioonide spetsiifilisus. Tihtipeale näeme, et sama taimeliik ei suuda pikalt samal kohal kasvada ehk taim mõjutab mullas toimuvat enda suhtes negatiivselt. Need muutused mullas suruvad samas alla spetsiifiliselt vaid antud taimeliigi kasvu. Teiste liikide kasv sel mullal ei pruugi olla tugevalt mõjutatud. Ilmselt avastasid põlluharijad selle nähtuse veel enne teaduse arengut ning ka tänapäeval on saagikuse hoidmiseks oluline põllukultuuride vaheldus – samal põllul ei kasvatata järjepanu sama vilja, vaid eri aastatel külvatakse eri kultuure. Hiljutised uuringud näitavad, et ka looduses seisavad taimed silmitsi sama probleemiga, ning teadlased pakkusid, et selle nähtuse põhjuseks on taimeliigile spetsiifiliste looduslike vaenlaste kuhjumine ruumis. Nii on seda lihtne tuvastada näiteks maapealsete putukatega, kes toituvad kindlatest taimeliikidest. Võib oletada, et ka mullaorganismide seas on selliseid kindla taime-eelistusega haigustekitajaid. Need võiksid olla peamisteks taimede mitmekesisuse alalhoidjateks ökosüsteemides, põhjustades sõltuvust nn negatiivsest sagedusest ja tihedusest – nii kui üks liik muutub taimestikus domineerivaks, surub tema edasist levikut spetsiifiliste haigustekitajate rünnak. Teooria töötati algselt välja maapealsete organismide uuringute põhjal, samas kui taimeliigi spetsiifilisuse olemasolu mullaorganismide seas ja selle roll taime-mulla tagasiside kujundamisel on alles avastamisjärgus.

Kuna aeg oli küps vahekokkuvõtte tegemiseks, kutsusin kokku rahvusvahelise tööühma, ehitamaks üles selgem teoreetiline raamistik taime-mulla tagasisidet põhjustavate mehhanismide kohta ja ka selgitamaks, milline on mullaorganismide tegelik taimeliigi spetsiifilisus olemasolevate andmete põhjal (Semchenko jt, 2022). Vastandina varasemale ettekujutusele leidsime, et nii haigusi põhjustavad kui mükoriissed seened mullas on suhteliselt madala peremeesspetsiifilisusega – seened nakatavad paljusid erinevaid taimeliike. Siiski ei tähenda see, et nende

seente mõju taime kasvule on igal pool sama. Spetsiifiline tagasiside mulla ja taime vahel võib siiski kujuneda taimede endi elustrateegiatega mitmekesisuse tulemusena. Kuna kiire kasvustrateegiaga taimeliikidel on nõrgalt kaitstud juured ja lehed, siis on haigustekitajate seente mõju nendele taimedele ka tugevam (ja seega on tagasiside taimekasvule negatiivsem) kui aeglase investeeringutasuvusega taimede puhul. Jämedate juurtega liikidele on oluline koostöö mükoriissete seentega, mis tingib positiivsema tagasiside mulla mikrobioomiga, võrreldes peenejuureliste liikidega, kelle jaoks on mükoriissed seemned pigem parasiidid (joonis 4).



Joonis 4. Taimede põhilised elustrateegiad ja nende roll taimede ja mullaorganismide vaheliste suhete kujundamises. Taime elustrateegiad varieeruvad mööda kolme põhilist telge. Esiteks seisavad taimed silmitsi valikuga, kas kaitsta oma kudesid, mis nõuab suurt investeeringut, kuid pikendab kudede eluiga, või panustada kiirsesse kasvu, tootes odavaid kudesid, mis on aga patogeenide ja muude välismõjude eest nõrgalt kaitstud. Teiseks saavad taimed toota kas palju peenikesi juuri, millega mullast toitaineid otsida (tee-ise-strateegia), või osta see töö sisse, investeerides koostöösse mükoriissete seentega. Kolmandaks sõltub nende valikute tasuvus suuresti levimisvõimest. Kui seemned kukuvad emataime lähedusse, tasub investeerida kudede kaitseks ja koostöösse seentega, mis peaks tagama positiivsed suhted mulla mikrobioomiga. Kui aga taim on võimeline oma seemneid kaugemale levitama, siis võib seda kombineerida tee-ise-strateegiaga ja panustada vähem kaitseks. (Kohandatud Semchenko jt, 2022 artiklist.) Sellisel juhul kujuneb suhe mulla mikrobioomiga pigem negatiivseks patogeenide suure mõju tõttu.

Lisaks peab teoreetiliselt olema oluline ka taime levimisstrateegia, mis pole veel siin artiklis tähelepanu pälvinud (joonis 4). Taimedel on põhimõtteline valik paljunemises ja oma järglaste levitamises – kas teha palju väikesed seemned või vähe suuri seemneid. Seda valikut on juba pikalt vaadeldud nii taimede kui loomade puhul ning käsitletud kui lõivsuhet järglaste arvu ja kvaliteedi vahel. Mõnes keskkonnas on otstarbekam toota palju järglasi, mis tuleb iga järglase kvaliteedi arvelt. Samas teises keskkonnas on jällegi soodsam toota vähe järglasi, aga varustada nad hulga toitainetega (ehk toota suuri seemneid) paremaks varases elus ellujäämiseks. Lisaks aga on seemne suurusel tagajärjed ka levimisvõimele. Suured seemned kukuvad paratamatult emataime vahetusse lähedusse, samas kui väikesed seemned saavad lihtsasti tuulega levida emataimest kaugemale. Mis on sellel pistmist mullamikroobidega? Kuna mullamikroobid ei jaotu ruumis ühtlaselt ja emataime elustrateegia kujundab olulisel määral tema ümbruses olevat mikrobioomi, siis satub emataime läheduses idanev seeme emataime mikrobioomi mõjuvälja. See on kasulik, kui antud taimeliik sõltub tugevasti koostööst mükoriisete seentega – emataime kõrval on neid kindlasti saada, seega annab suur seeme ja puudulik levimine siin eelise. Kui aga emataim on kiire elustrateegiaga ja tema lähedusse kuhjub haigustekitajaid, siis tasub seemneid kaugemale levitada, et idandid pääseks emataime ebasoodsast mõjuväljast. Vähesed andmed, mida on siiani kogutud, toetavad seda teooriat – suureseemnelistel taimedel kipub mulla tagasiside olema positiivsema mõjuga taime kasvule kui väikeste seemnetega liikidel (Semchenko jt, 2022). Seega annab taime elustrateegiate tundmine võimaluse ennustada ka suhteid mulla mikrobioomiga.

Kliimamuutuste ajastul on oluline ennustada ka seda, kuidas taime-mulla tagasiside muutub uutes tingimustes ning mis on selle potentsiaalsed tagajärjed taimestiku produktiivsusele ja mitmekesisusele. Koos eriala parimate ekspertidega arendasime teooria, mis võtab arvesse taimede elustrateegiaid ja ökosüsteemide eelnevat kliimaatilist ajalugu taimede põuataluvuse ennustamisel (de Vries jt, 2023). Olulise aspektina toob see töö välja taimede ja mullaorganismide vahelise ko-evolutsioneerumise rolli ökosüsteemi põuataluvuse kindlustamisel. Kuigi andmeid veel napib, on põuased kohad, kus taimed ja mullamikroobid said pikka aega koos kasvada, sobilikuks keskkonnaks, kus aja jooksul kujunevad välja üksteisele kasulikud suhted taimede ja mulla mikrobioomi vahel. Need peaksid tagama ökosüsteemi stabiilsuse. Samas võib parasniiskes kliimas kujunenud taimestik olla ootamatust põuast tugevasti mõjutatud ja muuta taimede ja mullamikroobide vahelised suhted negatiivsemaks. Seega võib ennustada, et kliimamuutustega seotud järsk pöördade sagenemine võib parasniiskes kliimas kaasa tuua suuri muutusi.

Kuigi enamik töid keskendub puhtalt mikroorganismidele kui taime ja mulla tagasiside vahendajatele, on mullaprotsesside toimimisele oluline ka keemiline keskkond. Taimed eritavad mulda mitmekesise koostisega orgaanilisi ühendeid, mis mulda kuhjades mõjutavad taimi erineval moel. Keemilised interaktsioonid on olulised nii otseses taimedevahelises konkurentsisis kui ka taimede ja mullas elutsevate haigustekitajate ning taimedele kasulike mikroobide vahelistes interaktsioonides. Koostöös kaasautoritega töötasime välja uue teoreetilise raamistiku,

mille eesmärk on siduda olemasolevad teadmised taimede elustrateegiatest mulla keemiliste protsessidega (Delory jt, 2024). Nimelt pakub see raamistik välja, et taimede kasvustrateegia, levimisvõime ja toitainete hankimise strateegia määravad, kui kiiresti ja kui ulatuslikult taim enda mullakeskkonda keemiliselt muudab ning kui tundlik on see taim teiste eritatud keemiliste ühendite suhtes.

Taime-mulla tagasiside printiipi võib rakendada ka ajaliselt ja ruumiliselt suure-skaalaliste protsesside mõtestamiseks. Koostöös Tartu Ülikooli kolleegidega töötasime välja üldpõhimõtted, kuidas tagasisidestatud protsessid võiksid kujundada taimestikku makroevolutsioonilisel skaalal (Zobel jt, 2023). Selle kohaselt domineerib pikemalt ja suuremal alal püsinud ökosüsteemides taimede ja keskkonna vahel negatiivne tagasiside, mis kindlustab selliste ökosüsteemide kõrge elurikkuse. Samas nooremates ja häiringutele avatud ökosüsteemides kohtab tugeva positiivse tagasisidega liike, mis kujundavad keskkonda endale sobivaks. Selliste noorte ja häiringute poolt kujundatud ökosüsteemide näideteks, kus üks taimeliik tugevalt domineerib ja enda keskkonda kujundab, on pilliroo-väljad või männimets. Selle vastandiks on liigirikas troopiline vihmamets, mis sai miljoneid aastaid häirimatult kujuneda. Evolutsiooni jooksul toimub ringlus liigirohkete ja liigivaeste ning negatiivse ja positiivse tagasisidega ökosüsteemide vahel. Sellise ringluse üheks peamiseks põhjuseks on taimede ja nende looduslike vaenlaste võidujooks. Toimub pidev teineteisega kohastumine – tekib uusi liike, mille toksiline keemiline koostis või muud kohastumused teevad need olemasolevatele haigustekitajatele või taimesööjatele ebasobivaks. Kuid aja jooksul tekib evolutsioonis uusi looduslikke vaenlasi, kes suudavad siiski sellest taimest toituda või teda nakatada. Seega nihutavad tagasisidestatud protsessid algselt liigivaest süsteemi suurema bioloogilise mitmekesisuse suunas.

Lisaks võivad tagasisidestatud protsessid viia eri strateegiate evolutsioonini taimeriigis. Kui seni oli juttu taimede fikseeritud strateegiatest, kus igal liigil on kindel ja muutumatu viis oma keskkonnas ellu jääda, siis tegelikkuses on looduses ka selliseid olukordi, kus on väga kasulik olla paindliku strateegiaga. Üks paindlikkuse näitajaid taimede ja mullamikroobide suhete vallas on taime võime reguleerida kooselu mikroobidega. Näiteks võib mõni taimeliik panustada mükoriisete seentega koostöösse vaid sattudes toitainetevaasesse kasvukohta, kuid lülituda tee-ise-strateegiale, kui seentest pole enam kasu. Selline paindlikkus mikroobsetes suhetes võib olla keskne strateegia, mis võimaldab muutuvast maailmas edukaks saada (Zobel jt, 2024). Inimese poolt tugevasti mõjutatud maastikes, kus sobilik keskkond on killustatud või on hoopis tekkinud uus keskkond kliimamuutuste või saaste tagajärjel, saavad eelise sellised taimeliigid, kes suudavad reguleerida enda interaktsioone mikroobioomiga nii, et selle kulud ja tulud on optimeeritud. Stabiilses keskkonnas evolutsioneerunud liigid, kel selline võime puudub, osutuvad tugevate inim mõjudega maastikes aga kaotajateks.

Tulevikuväljavaated

Taimede elustrateegiate parem mõistmine rikastab meie baasteadmisi ning võimaldab paremini hinnata ökosüsteemide seisundit ja nende tundlikkust kliimamuutuste ja muude häiringute suhtes. Selle järgi saame teadlikult seada looduskaitse prioriteete ja tõhustada ökosüsteemide taastamist. Looduslike protsesside uurimine annab ka uusi rakenduslikke ideid sellest, kuidas saaksime suunata mulla mikrobioomi paremale järjele. Saame otsida ja leiutada uusi põllukultuure, mille elustrateegia tagab positiivsemaid suhteid mullamikroobidega ja tõhusat toitainete ringlust ning süsiniku talletamist mulda. Kindlasti on tähtis ka kliimamuutustega arvestamine, kus taime elustrateegiates orienteerumine on taas väga olulisel kohal. See ülesanne ei saa olema kerge, kuid sügav arusaam looduses kehtivatest lõivuhettest ja eri tunnuste kombinatsioonide võimalikkusest on kindlasti abiks parima võimaliku kompromissi leidmiseks toidu tootmises ja looduskeskkonna hoidmises.

VIITED

Bergmann, J., Weigelt, A., van der Plas, F., Laughlin, D. C., Kuyper, T. W., Guerrero-Ramirez, N. R., Valverde-Barrantes, O. J., Bruelheide, H., Freschet, G. T., Iversen, C. M., Kattge, J., McCormack, M. L., Meier, I. C., Rillig, M. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., van Ruijven, J., York, L. M., Mommer, L. 2020. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 6, eaba3756 <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba3756>

Bueno, C. G., Toussaint, A., Träger, S., Díaz, S., Moora, M., Munson, A. D., Pärtel, M., Zobel, M., Tamme, R., Carmona, C. P. 2023. Reply to: the importance of trait selection in ecology. *Nature*, 618(7967), E31–E34, <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06149-7>

Delory, B. M., Callaway, R. M., Semchenko, M. 2024. A trait-based framework linking the soil metabolome to plant-soil feedbacks. *New Phytologist*, 241, 1910–1921, <https://doi.org/10.1111/nph.19490>

Guerrero-Ramírez, N. R., Mommer, L., Freschet, G. T., Iversen, C. M., McCormack, M. L., Kattge, J., Poorter, H., van der Plas, F., Bergmann, J., Kuyper, T. W., York, L. M., Bruelheide, H., Laughlin, D. C., Meier, I. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., van Ruijven, J., Valverde-Barrantes, O. J., Aubin, I., Catford, J. A., Manning, P., Martin, A., Milla, R., Minden, V., Pausas, J. G., Smith, S. W., Soudzilovskaia, N. A., Ammer, C., Butterfield, B., Craine, J., Cornelissen, J. H. C., de Vries, F. T., Isaac, M. E., Kramer, K., König, C., Lamb, E. G., Onipchenko, V. G., Peñuelas, J., Reich, P. B., Rillig, M. C., Sack, L., Shipley, B., Tedersoo, L., Valladares, F., van Bodegom, P., Weigelt, P., Wright, J. P. Weigelt, A. 2021. Global root traits (GRooT) database. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 25–37, <https://doi.org/10.1111/geb.13179>

Heredia-Acuña, C., Semchenko, M., de Vries, F. T. 2023. Root litter decomposition is suppressed in species mixtures and in the presence of living roots. *Journal of Ecology*, 111, 2519–2531, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14207>

Laughlin, D. C., Mommer, L., Sabatini, F. M., Bruelheide, H., Kuyper, T. W., McCormack, T. W., Bergmann, J., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Iversen, C. M., Kattge, J., Meier, I. C., Poorter, H., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., Valverde-Barrantes, O. J., van der Plas, F., van Ruijven, J., York, L. M., Aubin, I., Burge, O. R., Byun, C., Custerovska, R., Dengler, J., Forey, E., Guerin, G. R., Hérault, B., Jackson, R. B., Karger, D. N., Lenoir, J., Lysenko, T., Meir, P., Niinemets, U., Ozinga, W. A., Peñuelas, J., Reich, P. B., Schmidt, M., Schrod, F., Velázquez, E., Weigelt, A. 2021. Root traits explain plant species distributions along climatic gradients yet challenge the nature of ecological trade-offs. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1123–1134, <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01471-7>

Lepik, A., Abakumova, M., Davison, J., Zobel, K., Semchenko, M. 2021. Spatial mapping of root systems reveals diverse strategies of soil exploration and resource contest in grassland plants. *Journal of Ecology*, 109, 652–663, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13535>

Ma, Z. Q., Guo, D. L., Xu, X. L., Lu, M. Z., Bardgett, R. D., Eissenstat, D. M., McCormack, M. L., Hedin, L. O. 2018. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555, 94–97, <https://doi.org/10.1038/nature25783>

van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., van de Voorde, T. F. J., Wardle, D. A. 2013. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101, 265–276, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>

Reich, P. B. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of ecology* 102: 275–301, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

Semchenko, M. 2020. Constraints on selfish behavior in plants. *Science*, 370, 1167–1168, <https://doi.org/10.1126/science.abf2785>

Semchenko, M., Barry, K. E., de Vries, F. T., Mommer, L., Moora, M., Maciá-Vicente, J. G. 2022. Deciphering the role of specialist and generalist plant-microbial interactions as drivers of plant-soil feedback. *New Phytologist*, 234, 1929–1944, <https://doi.org/10.1111/nph.18118>

Semchenko, M., Xue, P. A., Leigh, T. 2021. Functional diversity and identity of plant genotypes regulate rhizodeposition and soil microbial activity. *New Phytologist*, 232, 776–787, <https://doi.org/10.1111/nph.17604>

Zobel, M., Koorem, K., Moora, M., Semchenko, M., Davison, J. 2024. Symbiont plasticity as a driver of plant success. *New Phytologist*, 241, 2340–2352, <https://doi.org/10.1111/nph.19566>

Zobel, M., Moora, M., Pärtel, M., Semchenko, M., Tedersoo, L., Öpik, M., Davison, M. 2023. The multiscale feedback theory of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 38, 171–182, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.09.008>

de Vries, F., Lau, J., Hawkes, C., Semchenko, M. 2023. Plant-soil feedback under drought: does history shape the future? *Trends in Ecology & Evolution*, 38, 708–718, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.03.001>

Weigelt, A., Mommer, L., Andrzejczek, K., Iversen, C. M., Bergmann, J., Bruehlheide, H., Fan, Y., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Kattge, J., Kuyper, T. W., Laughlin, D. C., Meier, I. C., van der Plas, F., Poorter, H., Roumet, C., van Ruijven, J., Sabatini, F. M., Semchenko, M., Sweeney, C. J., Valverde-Barrantes, O. J., York, L. M., McCormack, M. L. 2021. An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. *New Phytologist*, 232, 42–59, <https://doi.org/10.1111/nph.17590>

Weigelt, A., Mommer, L., Andrzejczek, K., Iversen, C. M., Bergmann, J., Bruehlheide, H., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Kattge, J., Kuyper, T. W., Laughlin, D. C., Meier, I. C., van der Plas, F., Poorter, H., Roumet, C., van Ruijven, J., Sabatini, F. M., Semchenko, M., Sweeney, C. J., Valverde-Barrantes, O. J., York, L. M., McCormack, M. L. 2023. The importance of trait selection in ecology. *Nature*, 618, E29–E30, <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06148-8>

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., Villar, R. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827, <https://doi.org/10.1038/nature02403>



Foto: Arno Mikkor

Marina Semtšenko

Sündinud 8. mail 1982 Tallinnas

2000 Laagna Gümnaasium

2004 Tartu Ülikool, bioloogia (BSc, *cum laude*)

2005 Tartu Ülikool, taimeökoloogia ja ökofüsioloogia (MSc)

2008 Tartu Ülikool, taimeökoloogia ja ökofüsioloogia (PhD)

Aastatel 2005–2007 tegi doktoriõpingute ajal teadustööd Inglismaal Sussexi Ülikoolis. Aastatel 2007–2015 töötas teadurina Tartu Ülikooli ökoloogia- ja maateaduste instituudis ning seejärel 2015–2020 teaduri ja lektorina Manchesteri Ülikooli mulla- ja ökosüsteemiökoloogia laboris. 2020. aastal pälvis ta Marie Skłodowska-Curie individuaalgrandi, misjärel naasis Tartu Ülikooli ning asus tööle esialgu vanemteaduri ja seejärel kaasprofessorina. 2022. aastast on Marina Semtšenko evolutsioonilise taimeökoloogia professor. Oma praeguses teadustöös keskendub ta taimede kohastumisele eri keskkonnatingimustega, taimede ja mullamikroobide suhetele ning taimejuurtest eralduvate keemiliste ühendite rollile nende suhete kujundamisel.