

Kognitiivsed arhitektuurid ja taimede käitumine

*Sirgi Saar**

Erinevalt loomadest, kelle käitumist kirjeldatakse eelkõige liikumise kaudu, väljendub taimede käitumine nende fenotüübilises plastilisuses ja morfoloogilistes muutustes. Kognitiivseks arhitektuuriks nimetatakse hüpoteesi fikseeritud struktuuride kohta, mis tagavad aru (ingl *mind*), seda nii tehisklikes kui ka looduslikes süsteemides, ning kuidas need struktuurid toimivad koos arhitektuuris leiduvate teadmiste ja oskustega, loomaks intelligentset käitumist (Cognitive Architectures, 2017). Lisaks inimarule võib selle hüpoteesi kaudu üritada kirjeldada ka teiste olendite tajusid ja üritada seda rakendada isegi tavapäraselt mitteamurkateks peetud süsteemidel. Ühe sellise süsteemi näitena võib vaadelda klonaalset taimi ja nende võsude vahelist tööjaotust. On näidatud, et klonaalset taimed suudavad spetsialiseeruda, näiteks ühe taimeosa funktsioon on suuremalt jaolt toitainete omastamine, teisel aga vegetatiivne levimine (Roiloa, Rodríguez-Echeverría ja Freitas, 2014). Samuti suudavad taimed eristada toitainerikkamaid ja -vaesemaid piirkondi ning vastavalt juurduda oma võsunditega mullalaigus, milles on ammutamisväärseid ressursse (Campbell, Grime ja Mackey, 1991; Stuefer, Kroon ja During, 1996). Juurdumise ulatus sõltub ka sellest, millise toitainerikkusega laigus asusid sama taime eelnevate võsude juured (Louâpre *et al.*, 2012). Taimed suudavad teha eristusi enda ja keskkonna ning enda ja teiste taimede vahel, mida võib soovi korral pidada

*TÜ, ÖMI, kontakt: sirgi.saar@ut.ee

alama taseme eneseteadvuseks, kuid sellega ei pea kaasnema mingit teadvusel olemist inimeste mõistes.

Taimede õppimisvõime või intelligentsuse uurimise senised põhiprobleemid on, et a) pole sobivat teooriat, st millega motiveerida või karistada taime; b) kuidas seda mõõta, kui toimuvad muutused on üldiselt kas väga aeglased, biokeemilised või pelgalt elektrilised; c) puuduvad head definitsioonid ja olemasolevad on väga varieeruvad (Abramson ja Chicas-Mosier, 2016). Niisiis tuleks taimede käitumise uurimisel lähtuda teistsugustest alustest kui on lähtunud loomade käitumise uurimisel, ja kuigi midagi tingitud refleksi sarnast on üritatud saavutada (Gagliano *et al.*, 2016), tasuks ilmselt kasutada taimespetsiifilisi lähenemisi. Üks niisuguseid meetodeid on pookimine, mis võimaldab ühendada eri genotüüpidega ja isegi eri liikidest isendeid ning uurida muutusi nende fenotüübis (tabel 1).

Informatsiooni (tsentraalselt) integreerimine kogu taime ulatuses on üsnagi kaheldav, kuigi taimepoolne keskkonnaressursside kaardistamine (näiteks eri juurte kaudu ammutatavate mineraalainete hulga võrdlemine) peaks olema eksperimentaalselt kontrollitav (Affifi, 2013). Samuti on demonstreeritud nii lokaalset kui ka süsteemset reaktsiooni naabertaime identiteedile (Semchenko, Saar ja Lepik, 2014). Struktuurset intelligentsust on taimede puhul välja pakkunud juba Charles Darwin (Darwin, 1880) ja see hüpotees elab rõõmsalt praegugi juuretippude kollektiivse intelligentsuse (*swarm intelligence*) teooria nime all (Baluška *et al.*, 2004; Baluška, Lev-Yadun ja Mancuso, 2010; Ciszak *et al.*, 2012). Nimetatud hüpotees eeldab suhteliselt füüsilist lähenemist arhitektuurile, pidades jadamisi asetsevaid juuremeristeeme taime arvutuskeskuseks. Samal ajal on midagi analoogset – rakuautomaatidel põhinevat arvutusmehhanismi – demonstreeritud õhulõhede optimaalse avatudhoidmise jaoks (Peak *et al.*, 2004) ning see ei vaja ka tsentraalset kontrolli. Kui eeldada sarnast süsteemi, kus rakkude „olek“ sõltub nende naaberrakkude „olekust“ juuretippudel, on tegu arhitektuurilt millegi keerukamaga kui õhulõhedega lehepinnal. Lehepinda saab vaadelda lihtsustatult kahemõõtmelisena, samal ajal kui juurestik paigutub ruumis kolmemõõtmeliselt ja enamik

juuretippude vahelisest alast on täidetud mulla, mitte elus koega. Tänu sellele on juuretippude „naabreid“ keerulisem määratleda, kuna juurestiku arhitektuur (peamiselt harunemine) määrab ära nende vahelise kauguse ja ühendatuse. Samas algab juurestik (vähemalt mittekloonaalsetel taimedel) ühest kindlast punktist, nii et sinna mingi tsentraalsema otsustussüsteemi paigutamine võiks tunduda isegi loogiline. Tsentralisatsiooni on taimede puhul välistatud eelkõige selle tõttu, et midagigi aju/närvisüsteemi sarnast ei ole neil leitud. Küll aga võib tsentralisatsiooni pidada isendi tasemel õppimise eeltingimuseks (Affifi, 2013). Peale selle on taimede puhul tegemist märkimisväärse regeneratsioonivõimega organismidega, kuid näiteks ka alamatel loomadel on näidatud võimet regenerereerida oma pead, säilitades sealjuures mälestused (Shomrat ja Levin, 2013), nii et ka seda ehituslikku iseärasust ei saa absoluutselt välistavana võtta.

Juurekael võiks taime kognitiivse arhitektuuri seisukohalt mitmel põhjusel oluline olla: hüpokotüül on taimeorgan, mis pärast idandifaasi enam pikemaks ei kasva ja jääb suuremal osal juurtega taimedest terveks taime eluajaks püsima. Lisaks pole sellele konkreetsele taimeosale spetsialiseerunud herbivoore just palju – kõikvõimalikud lehe- ja oksasööjad haukavad ikkagi pigem kõrgemalt ja juuresööjad püsivad maa all. Taime seisukohalt on hüpokotüül erinevate keskkonnatingimuste ja neist lähtuvate reaktsioonide (positiivne *vs.* negatiivne gravitropism ja fototropism, fotosüntees *vs.* hingamine) piirialaks. Juurekaela olulisusele viitavad ka veidi kummastavad mutantide pookimise eksperimendid (tabel 1), kus juba väikesest tükist metsiktüüpi hüpokotüülist või epikotüülist, mis on poogitud mutantse juurestiku ja võsu vahele, piisab, et kutsuda esile metsiktüüpi väheharunenud võsufenotüüp. Harunemissignaali kohta on täpsemalt välja pakutud, et epikotüül ongi ainuke koht, kus mutandi Rms1 signaali toodetakse, ja kuna epikotüüli kude oli katses olemas nii aluse kui ka poogendi küljes, on see täiesti võimalik (Foo, Turnbull ja Beveridge, 2001). Signaal, mida Rms1 inhibeerib, eeldatakse olevat võsus akropetaalselt (tipu suunas) liikuv ja harunemist inhibeeriv. Drummond ja kaasautorid (2009) viitavad aga hüpokotüüli

tähtsusele, kuna seales katses on lisaks metsiktüüpi juurtele alati olemas ka vähemalt 2 mm osa hüpokotüüli (mis koos juurtega võiks toota piisavalt strigolaktooni, et inhibeerida mutantide võsu harunemist) ja seda toetab ka hüpokotüüli vahepoogendi mõju (Napoli, 1996). Klonaalse paljunemise tulemusel tekkinud taimeisendil hüpokotüüli ja epikotüüli küll otseselt ei ole, kuid juurekael kujuneb siiski ning juhtkudede paigutus muutub juurest varde liikudes suhteliselt sarnasel moel kui seemnest kasvanud taimedel.

Taimede mälu kohta on hiljuti välja pakutud epigeneetiline mudel (Latzel, Rendina González ja Rosenthal, 2016). Epigeneetilist mälu on demonstreeritud näiteks valge ristiku klonaalsel põlvkonnal, kus taime biomass olenes sellest, millist põuatöötlust koges tema vanem, ning see efekt kadus, kui kasutati epigeneetilisi märgistusi kustutavat kemikaali (Rendina González *et al.*, 2016). Minnes tagasi pookimise näite juurde, siis on näidatud, et alusest lähtuvad väikesed RNA-molekulid reguleerivad DNA metülatsiooni poogendi genoomis ja vastupidi (Lewsey *et al.*, 2015). Seega niisugune „mäluülekanne“ taime eri osade vahel on täiesti võimalik ning see mälu võib päranduda ka sugulisel teel (Wu *et al.*, 2013).

Võib-olla on just taimed need organismid, mis näitavad, kuidas bioloogilises materias arenes mälu, otsuste tegemine ja eesmärgipärane tegevus?

Tabel 1. Muutused võsu harunemise fenotüübis olenevalt poogendi asukohast erinevate liikide metsiktüüpide ja CCD (*Carotenoid Cleavage Deoxydase*) geeni retsessiivsete mutantide ühendamisel. wt = metsiktüüp, väheharunev

Pookimise paigutus, võsu fenotüüp	Pookimise tüüp	Liik, mutant, tulemus	Autor
$\frac{wt}{dad1} = wt$ $\frac{dad1}{wt} = "wt"$	hüpokotüül	Petuunia, ccd8 (dad1-1). Sama tulemus saadi, kui lisati hüpokotüülist võetud poogend epikotüüli.	(Napoli 1996)
$\frac{wt}{dad1} = wt$ $\frac{dad1}{wt} = "wt"$	hüpokotüüli vahepoogend	„wt“ – osaline fenotüübi taastumine.	
$\frac{wt}{O} = wt$ $\frac{O}{wt} = wt$	hüpokotüül	Tomat, ccd7 (SI-ORT1). wt vahepoogend ei muuda mutantsete juurte omadusi (AMF kolonisatsioon) wt-ks, kuid taastab võsumorfologia.	(Koltai <i>et al.</i> , 2010)
$\frac{wt}{O} = wt$ $\frac{O}{wt} = wt$	epikotüülist vahepoogend		
$\frac{rms}{wt} = wt$ $\frac{wt}{rms} = wt$	epikotüüli vahepoogend	Hernes, ccd8 (rms1).	(Foo <i>et al.</i> , 2001)
$\frac{rms + wt}{wt} = wt$ $\frac{wt + rms}{rms} = wt \& rms$	Y poogend, epikotüül; külgvõsu alusest, poogendi alt	Lisavõsu kasvab vastavalt oma genotüübile. Hüpokotüüli poogendid kipuvad ebaõnnestuma.	

$\frac{rms}{wt + rms} = wt$	λ poogend, epikotüül	Ühest aluse poolest piisab, et muuta poogend wt-ks.	
$\frac{rms}{wt + rms} = wt$	λ vahepoogendiga		
$\frac{FK}{wt} = FK *$ $\frac{wt}{FK} = FK$	epikotüül või vars	Tomat, LeFRK2 (fruktokinaasi mutant). * Pookekoha alt kasvav wt võsu säilitas wt fenotüübi.	(German <i>et al.</i> , 2003)
$\frac{wt}{FK} = FK$ $\frac{FK}{wt} = FK$	varre vahepoogend		
$\frac{ccd}{wt} = ccd/wt$ ccd	hüpokotüül	Petuunia, ccd7 (dad3) ja ccd8 (dad1). Kui hüpokotüüli koest vahepoogend asub 3. sõlme kohal, siis ilmneb selle all mutantne fenotüüp (tihe harunemine), selle kohal aga wt.	(Janssen <i>et al.</i> , 2010)
$\frac{max3}{wt} = wt$ $max3$	hüpokotüül	Müürlook, ccd7 (max3).	(Booker <i>et al.</i> , 2004)
$\frac{wt}{dad} = wt$ $\frac{dad}{wt} = wt$	hüpokotüül	Petuunia, ccd7 (dad3), ccd8 (dad1). Poogendist lähtuva lisajuure korral ilmneb mutandi ja wt vahepealne fenotüüp.	(Drummond <i>et al.</i> , 2009)
$\frac{dad}{wt + dad} = int$	hüpokotüül, poogendist lähtub lisajuur		

Kirjandus

- Abramson, C. I. & Chicas-Mosier, A. M. (2016) Learning in plants: Lessons from *Mimosa pudica*. *Frontiers in Psychology*, 7, 1–9.
- Affifi, R. (2013) Learning Plants : Semiosis Between the Parts and the Whole. *Biosemiotics*, 6, 547–559.
- Baluška, F., Lev-Yadun, S. & Mancuso, S. (2010) Swarm intelligence in plant roots. *Trends in ecology & evolution*, 25, 681–2.
- Baluška, F., Mancuso, S., Volkmann, D. & Barlow, P. (2004) Root apices as plant command centres : the unique “ brain-like ” status of the root apex transition zone. *Biologia*, 59, 1–13.
- Booker, J., Auldridge, M., Wills, S., McCarty, D., Klee, H. & Leyser, O. (2004) MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule. , 14, 1232–1238.
- Campbell, B., Grime, J. P. & Mackey, J. (1991) A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, 87, 532–538.
- Ciszak, M., Comparini, D., Mazzolai, B., Baluska, F., Arecchi, F. T., Vicsek, T. & Mancuso, S. (2012) Swarming behavior in plant roots. *PLoS one*, 7, e29759.
- Cognitive Architectures. (2017) <http://cogarch.ict.usc.edu/>, USC Institute for Creative Technologies
- Darwin, C. (1880) *The Power of Movement in Plants*. John Murray, London.
- Drummond, R. S. M., Martínez-Sánchez, N. M., Janssen, B. J., Templeton, K. R., Simons, J. L., Quinn, B. D., Karunairetnam, S. & Snowden, K. C. (2009) *Petunia hybrida* CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE7 is involved in the production of negative and positive branching signals in petunia. *Plant physiology*, 151, 1867–77.
- Foo, E., Turnbull, C. G. & Beveridge, C. A. (2001) Long-distance signaling and the control of branching in the *rms1* mutant of pea. *Plant physiology*, 126, 203–9.
- Gagliano, M., Vyazovskiy, V. V., Borbély, A. A., Grimonprez, M. & Depczynski, M. (2016) Learning by Association in Plants. *Scientific Reports*, 6, 38427.
- German, M. A., Dai, N., Matsevit, T., Hanael, R., Petreikov, M., Bernstein, N., Ioffe, M., Shahak, Y., Schaffer, A. A. & Granot, D. (2003) Suppression of fructokinase encoded by *LeFRK2* in tomato stem inhibits growth and causes wilting of young leaves. *Plant Journal*, 34, 837–846.
- Janssen, B. J., Drummond, R. S. M., Ledger, S. E. & Snowden, K. C. (2010) A positive approach to branching. *Plant signaling & behavior*, 5, 422–4.

- Koltai, H., Lekkala, S. P., Bhattacharya, C., Mayzlish-Gati, E., Resnick, N., Winger, S., Dor, E., Yoneyama, K., Yoneyama, K., Hershenhorn, J., Joel, D. M. & Kapulnik, Y. (2010) A tomato strigolactone-impaired mutant displays aberrant shoot morphology and plant interactions. *Journal of Experimental Botany*, 61, 1739–1749.
- Latzel, V., Rendina González, A. P. & Rosenthal, J. (2016) Epigenetic Memory as a Basis for Intelligent Behavior in Clonal Plants. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–7.
- Lewsey, M. G., Hardcastle, T. J., Melnyk, C. W., Molnar, A., Valli, A., Urich, M. A., Nery, J. R., Baulcombe, D. C., Ecker, J. R. & Jacobsen, S. E. (2015) Mobile small RNAs regulate genome-wide DNA methylation. *Pnas*, 10.
- Louâpre, P., Bittebière, A-K., Clément, B., Pierre, J-S. & Mony, C. (2012) How past and present influence the foraging of clonal plants? *PLoS one*, 7, e38288.
- Napoli, C. (1996) Highly Branched Phenotype of the *Petunia dad1-1* Mutant Is Reversed by Grafting. *Plant physiology*, 111, 27–37.
- Peak, D., West, J. D., Messinger, S. M. & Mott, K. A. (2004) Evidence for complex, collective dynamics and emergent, distributed computation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 918–22.
- Rendina González, A. P., Chrtek, J., Dobrev, P. I., Dumalasová, V., Fehrer, J., Mráz, P. & Latzel, V. (2016) Stress-induced memory alters growth of clonal offspring of white clover (*Trifolium repens*). *American Journal of Botany*, 103, 1567–1574.
- Roiloa, S. R., Rodríguez-Echeverría, S. & Freitas, H. (2014) Effect of physiological integration in self/non-self genotype recognition on the clonal invader *carpobrotus edulis*. *Journal of Plant Ecology*, 7, 413–418.
- Semchenko, M., Saar, S. & Lepik, A. (2014) Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytologist*, 204, 631–637.
- Shomrat, T. & Levin, M. (2013) An automated training paradigm reveals long-term memory in planarians and its persistence through head regeneration. *The Journal of Experimental Biology*, 216, 3799–3810.
- Stuefer, J. F., Kroon, H. De & During, H. J. (1996) Exploitation of environmental Heterogeneity by Spatial Division of Labor in a Clonal Plant. *Functional Ecology*, 10, 328–334.
- Wu, R., Wang, X., Lin, Y., Ma, Y., Liu, G., Yu, X., Zhong, S. & Liu, B. (2013) Inter-Species Grafting Caused Extensive and Heritable Alterations of DNA Methylation in Solanaceae Plants. *PLoS ONE*, 8.