V-32037

N·A·MAKSIMOV

TAIMEFÜSIOLOOGIA LÜHIKURSUS

II VIHK

RK „TEADUSLIK KIRJANDUS"

V-32037

N. A. MAKSIMOV
SARAATOVI RIIKLIKU ÜLIKOOLI PROFESSOR JA NSVL TEADUSTE AKADEEMIA KORRESPONDEERIV LIIGE

TAIMEFÜSIOLOOGIA LÜHIKURSUS

II VIHK

RK „TEADUSLIK KIRJANDUS"
TARTU, 1946

Tõlgitud teose järgi: Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений. Шестое дополненное издание. Государственное колхозной и совхозной литературы „Сельхозгиз“. Москва, 1938.

Teose algupärand on NSVL RKN juures asuva Kõrgemate Koolide Asjade Komitee poolt kõrgematele taimekasvatuse õppeasutistele õpperaamatuna lubatud.

Tõlkija: J. Port.



Tartu R. Ülikooli
Teaduslikule Raamatukogule.
22. nov. 1958. a.

Vastutav toimetaja J. Talts. Tehniline toimetaja R. Taru. Korrektor J. Jaanisto. Ladumisele antud 17. IX 1945. Trükkimisele antud 9. III 1946. Paberi kaust 61×86. 1/16. Trükipoognaid 19 5/8. Autoripoognaid 19,18. Arvestuspoognaid 21,5. MB 01536. Laotihedus trpg. 45 600. Tiraaž 1700. Trükikoja tellimus nr. 357. Trükikoda „Hans Heidemann“, Tartu, Vallikraavi 4.

Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений. Выпуск II. На эстонском языке. Эгосиздат „Научная Литература“, Тарту.

IV osa.

Lämmastiku ja mineraalainete omastamine.

§ 37. Lämmastiku tootmine mullastikus leiduvatest ühenditest. Lämmastikhappe- ja ammoniaagisoolad lämmastiku allikatena.

Lämmastiku hulk taime kuivaines on väike ja ei ületa harilikult 1—3%. Sellest hoolimata on tema tähtsus taime elus väga suur — ta on tarvilikuks valgumolekuli osaks; valkained omakorda moodustavad protoplasma vajaliku algosise. Seepärast nii taime toitumisel kui ka selle kasvamisel on lämmastiku hankimise küsimus mitte vähem tähtis kui süsiniku, vesiniku ja hapniku hankimine, kuigi viimased ained moodustavad kuni 95% taime kuivainest.

Taime ümbritsevas keskkonnas leidub lämmastikku kahel kujul: gaasilise vaba lämmastikuna, mis moodustab mahu järgi peaaegu 80% õhust, ja mitmesuguste nii orgaaniliste kui anorgaaniliste ühendite näol. Vaba molekulaarne lämmastik omab otsest sissepääsu nii lehtedesse kui ka taimede juurtesse, kuna mullas toimub alati õhu tsirkulatsioon kapillaarsetes käikudes, mis jäävad mulla kõvade osakeste vahele. Ainult tugevasti kinnisurutud soostunud muldadesse pole õhul peaaegu juurdepääsu. Seotud kujul, s. o. mitmesuguste keemiliste ühenditena, leidub lämmastikku samuti nii õhkkonnas kui muldkonnas. Õhkkonnas leidub lämmastikku peamiselt ammoniaagi-aurudena, mis erituvad sinna mitmesuguste orgaaniliste ainete jääkide mädanemisel, ja ka lämmastikoksüüdidena, mis tekivad elektrilaengute mõjul, näit. äikese puhul. Ent nende lämmastikuühendite hulk on hoopis väike. Mullastikus on lämmastikuühendeid palju rohkem: seal leidub nii anorgaanilisi lämmastikuühendeid, nimelt ammoniaagi- ja lämmastikhappesooli, kui ka orgaanilisi ühendeid — mitte veel täiesti mädanenud taimede ja loomade jäänustena; need on peamiselt valkained ja nende lagunemissaadused — amiinohapped.

Küsimus, missugusel kujul võib lämmastik olla selle elemendi allikaks taimede toitumisel, lahendatakse kõige paremini kunstlikkude kultuuride meetodiga. Rohkearvulised seesugused katsed, mida esmakordselt mööda nud XIX sajandi keskpaiku korraldas Boussingault ja mida hiljem paljukordselt on korratud, on näidanud kindlakujuliselt, et vaba mole-



Joon. 66. Boussingault' katse päevalille kasvatamisega liivkultuuris: salpeetriga väetamisel (vasemal) ja ilma selleta (paremal).

kulaarne lämmastik (N_2) pole üldse kättesaadav kõrgematele rohelistele taimedele: nad pole suutelised üle viima seostatud vormi seda nii väga inertset ainet.

Näiteks: kasvatades päevalilletaimi läbipestud ja -kuumutatud liivas koos mineraalsooladega, kuid ilma lämmastikuühenditeta, Boussingault sai kääbustaimed, mida ta nimetas „piirilisteks" ja mis sisaldasid ainult niipalju lämmastikku, kuipalju seda leidus seemnes. Kui ta aga lisas liivale peale mineraalsoolade ka veel küllaldase hulga salpeetrit, kasvasid toredasti arenenud taimed (joon. 66).

Õhus leiduvaid lämmastikuühendeid, nimelt ammoniaaki ja lämmastikoksüüde, võidakse omastada nii taime lehtede kui ka juurte poolt, kuid nende üldine hulk on nii väike, et sellest ei piisa taimede normaalseks arenemiseks. Seepärast peavad taimed kõike nendele vajalikku lämmastikku ammutama mullas leiduvaist lämmastikuühendeist, ning taimede kasvatamisel kunstlikes kultuurides on ühendite hulka tingimata tarvis viia ka lämmastikusooli. Kõige sagedamini kasutatakse selleks lämmastikhappesooli.

Mullas leiduvaid lämmastikuühendeid võib jagada kolme rühma: orgaanilised lämmastikuühendid, ammoniaagisoolad ja lämmastikhappesoolad. Nende üldhulk pole kuigi suur ega ületa tavaliselt mõnda protsendi murdosa mullastiku üldisest kuivainest. Raskuse tõttu, mis esineb nende täielikul eraldamisel lämmastikuvabadest koostisosadest, lepitakse analüüsidel enamasti selle lämmastikuhulga määramisega, mida saadakse mulla orgaaniliste ainete põletamisel, ning analüütiliste andmete esitamisel ei nimetata mitte orgaaniliste lämmastikuühendite hulka, vaid üldist lämmastikuhulka, mis nende orgaaniliste ühendite kujul esineb.

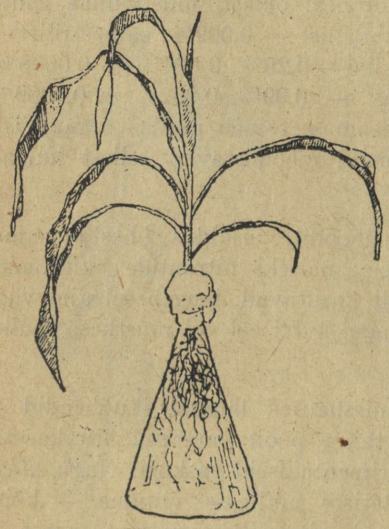
Samuti ammoniaagi- ja salpeeterhappesoolade hulga arvutamise asemel lepitakse tavaliselt nendes soolades esineva kaalulise lämmastikuhulga nimetamisega. Siit on tekkinud lühendatud väljendid: „orgaaniline lämmastik", „salpeeterhappe lämmastik", „ammoniaagi lämmastik". Neid arve võib ligikaudsetena kasutada üleviimisel vastavate ainete üldkaaluliste hulkade arvudeks, kui võtta arvesse, et mullastiku huumusainetes on lämmastiku hulk umbes 5%, salpeetris (KNO_3) ca 14% ja väävelhappeammooniumi soolas ca 21%.

Lämmastikuühendite vahekordade kohta mitmesugustes muldades võib saada ülevaadet Kossovitš'i laboratooriumis sooritatud Venemaa muldade analüüsidest. Nimelt Voroneži oblasti mustmullas leidub orgaanilist lämmastikku 0,50%, ammoniaagilist — 0,002%, salpeetrilist — 0,003%; Voroneži oblasti hallis metsamullas—0,25%, 0,001% ja 0,0008%; Leningradi oblasti leetelises liivamullas — 0,09%, 0,002% ja 0,0009%. Need arvud näitavad, et lämmastiku peamass esineb mullas orgaaniliste ühendite näol ja et anorgaanilised ühendid moodustavad sellest hulgast vaid mõne protsendi.

Peale selle nende anorgaaniliste ühendite sisaldus ühes ja samas mullas allub väga suurtele võnkumistele; näiteks nitraatide hulk, mida taimed oma vegetatsiooniajal energiliselt kasutavad, langeb sel ajal väga järsult, sageli kuni nullini, kuna ta kevadel külvi eel või mustkesa mullas tõuseb üsna tunduvalt.

Küsimuse edasine täpsustamine, missugused lämmastikuühendid — kas orgaanilised või anorgaanilised — taime poolt paremini ära kasutatakse, valmistab juba üsna suuri eksperimentaalseid raskusi. Nagu kõigil teada, tõstab orgaaniliste lämmastikväetiste mullasse viimine — kõige sagedamini sõnniku näol — tunduvalt saake, ja võiks seepärast arvata, et nimelt orgaaniliste ühendite kujul taimed omastavad lämmastikku väga hästi. Kuid juba see fakt, et väetamiseks tuleb kasutada kõdunenud sõnnikut, mis tunduval määral on juba lagunenud, sunnib meid arvama, et lihtsamad ühendid peaksid igal juhul olema paremini omastatavad kui liitsemad ühendid. Katsed muldkultuuridega ei või aga anda sellele küsimusele kindlat vastust. Igas mullas leidub hiigelarvul mitmekesiseid mikroorganisme, mis kohe hakkavad lagundama igat mullasse viidud orgaanilist ainet. Selle lagundamise lõppsaadustena esinevadki, nagu meie üksikasjaliselt edaspidi näha võime, alati mullas leiduvad ammoniaagi- ja salpeeterhappesoolad. Seepärast ei või orgaanilise aine mulda viimisel kunagi täie kindlusega öelda, kas see omastatakse taime poolt muutumatul kujul või töötatakse see enne bakterite poolt ümber ning alles selle lagundumissaadused leiavad kasutamist taimede poolt.

Selle küsimuse lahendamiseks on välja töötatud steriilsete kunstlikkude kultuuride meetod, s. o. niisugune meetod, mille puhul taimede juured asetsevad täiesti bakteritevabas keskkonnas. Lehed võivad seejuures asetseda harilikus õhus, sest on tähele pandud, et õhust õhkkonnas asetsevatele taimeosadele sattunud bakterid — parasiitsed bakterid välja arvatud — pole suutelised tungima taime kudedesse. Praegusel ajal on juba kasutamiskõlvulised üsna rohkearvulised steriilsete kultuuride meetodid (Mazé, Šulov, Petrov jt.). Põhiliselt need meetodid on nende menetluste muutekujud, mida mikrobioloogias kasutatakse bakterite-kultuuride juures, nimelt eraldatakse siin steriilne toitekeskkond steriilse puuvillakihiga õhkkonnast. Läbi seesuguse puuvillakihi juhitakse eriliste vahendite abil idaneva seemne varreke üles, kusjuures seeme enne idanema asetamist pestakse hoolikalt steriliseeriva vedelikuga ning idanemine ise viiakse läbi steriilses keskkonnas. Lõpptulemusena arenevad taime juured puuvilla all täiesti bakteritevabas toitelahuses, kuna lehed kasvavad vabalt õhus (joon. 67).



Joon. 67. Maisitaime steriilne kultuur kolbis.

Katsed, mis on korraldatud steriilsete kultuuride meetodil, on täie kindlusega näidanud, et orgaanilisi lämmastikuühendeid, näit. amiinohappeid jt., omastatakse taimede poolt, kuid see omastamine toimub aeglaselt, mispärast taimed niisugustes toitelahustes arenevad palju aeglasemalt kui need taimed, mis saavad lämmastikhappe- ja ammooniumisooli. Ainult vähesed orgaanilised lämmastikuühendid, nagu näiteks asparagiin ja kusinik, omastatakse taimede poolt sama kergesti ja kiiresti nagu lämmastiku mineraalühendid. Üldse aga ei omastata vees lahustamatuid valke, lipoide jt. lämmastikuühendeid, mis kuuluvad huumuse hulka. Seepärast tuleb arvata õigeks, et mineraalsed lämmastikuühendid on taimedele palju paremaks selle elemendi allikaks kui orgaanilised ühendid ja et taimed hakkavad kasutama huumusainete lämmastikku alles pärast seda, kui see mullabakterite tegevuse toimel on üle viidud anorgaanilisse vormi. Samalaadset pilti näeme ka huumusainete süsiniku suh-

tes, milline omastatakse taimede poolt CO_2 näol, mis tekib mullas samuti mikroorganismide elutegevuse tulemusena. Niisugune on see väga tihe seos, mida võib tähele panna kõrgemate roheliste taimede toitumise ja mullastiku mikroobide tegevuse vahel.

Võime oma keha üles ehitada tervena lihtsatest anorgaanilistest ühenditest eraldab rohelise taime järsult loomast, kes oma toitumiseks vajab ilmtingimata valmis orgaanilisi ühendeid. Rohelist taime nimetatakse seepärast autotroofseks, s. o. iseseisvalt toituvaks, vastandina heterotroofsetele organismidele, kes toituvad teiste elusoleste poolt välja töötatud orgaaniliste ainete arvel. Heterotroofsete organismide hulka kuuluvad peale loomade ka veel mitterohelised taimed, nagu näiteks seened ja mõningad kõrgemad nugitaimed, nagu soomukad.

Anorgaanilistest lämmastikuühenditest leidub mullas ammoniaagi- ja lämmastikhappesooli. Tavalistes vesikultuurides annavad salpeeterhappesoolad palju paremaid tulemusi, mille tõttu kaua aega arvati, et ainult niisugusel kujul võivadki taimed lämmastikku omastada. Kuigi muldkultuurides häid tulemusi andis ka ammoniaagiühenditega väetamine (kõige sagedamini kasutati selleks ammooniumsulfaati), siis seda seletati nii, et mullas ammoniaak hapendatakse bakterite poolt lämmastikhappeks ja alles sel kujul ta satub taimesse.

Katsed steriilsete kultuuridega purustasid selle veendumuse. Juuresüsteem taimedel võib ka otseselt neelata ammoniaagisooli, ning küllaldasel lahjendamisel nad osutuvad taimedele sugugi mitte halvemaks lämmastikuallikaks kui lämmastikhappesoolad. Kõrgemates kontsentratsioonides osutuvad ammoniaagisoolad mürgisteks, kutsuvad esile mittekorrapärast ja nõrgemat juurtekasvu ja avaldavad seega kahjulikku mõju ka üldisele taimede arenemisele.

Üldse võib kinnitada kui üldreeglit, et taime heades kasvamistingimustes ammoniaagisoolad omastatakse taime poolt mitte halvemini kui lämmastikhappesoolad. Aga kui välistegurid, näiteks temperatuur, valgustus, pH jm., osutuvad taime nõuetele mitte täiesti vastavateks, siis tekivad kohe tingimused, millistes hakkab ilmnema ammooniumi-iooni mürgisus.

Peale ammoniaagi otsese mürgisuse või õigemini ammooniumi-iooni mürgisuse on nende soolade kahjulik toime põhjustatud veel sellega, et nende anioonid omastatakse taime poolt vähemas proportsioonis kui ammoniaak ning kuhjuvad seetõttu toitelahusesse, nihutades ühes sellega viimase reaktsiooni järjest tõuseva happelisuse suunas. Nii näiteks ammooniumsulfaadi — $(NH_4)_2 SO_4$ — viimisel toitelahusesse ilmneb vastavalt ammooniumi-iooni äratarvitamisele taime poolt toitelahuses sulfaadiiooni kuhjumine, mis mürgistab taime juuri ja lõppude-lõpuks peatab nende kasvamise ning võib viia juurte täielikule suremisele. Niisuguseid

sooli, millede katioone taimed kasutavad tugevamini kui anioone, nimetatakse füsioloogiliselt hapudeks sooladeks, sest et nende viimine toitelahusesse viib need lahused taime edasikasvamisel järkjärguliselt hapustumisele. Vastupidi, on aga ka niisuguseid sooli, milledest kasutatakse kiiremini aniooni kui katiooni, näiteks tšiili salpeeter, mille katiooni Na taimed peaaegu ei tarvita, kuna anioon NO_3 leiab kiiret kasutamist. Niisuguse soola viimine toitelahusesse kutsub esile viimase leeliseseks muutumise, mispärast niisuguseid sooli nimetatakse füsioloogiliselt leelisesteks. On endastmõistetav, et füsioloogilisel happesusel ja leelisusel pole midagi ühist puht-keemilise mõistega hapudest ja leelisestest sooladest.

Erinev katioonide ja anioonide tarvitamine ühel ja samal soolal ei räägi vastu sellele olukorrale, et anioonid ja katioonid peavad tungima rakku ekvivalentsel hulgal, sest muidu tekiks protoplasma pindkihi ja ümbritseva lahuse piiril tugev elektripotentsiaal, mis peataks edasise ühekülgse ioonide neeldumise. Ei või unustada, et hingamisprotsessil, mis avaldab väga tunduvat mõju soolade tungimisele rakku, tekivad anioon HCO_3^- ja katioon H^+, mis vahetuvad kasutatavate soolade vastavate ioonide vastu. Seepärast energilisemal aniooni kasutamisel, mis on märgatav füsioloogiliselt leeliseste soolade juures, lahusesse või mulda kuhjuvad leelisese reaktsiooniga süsihappesoolad; energilisel katiooni kasutamisel aga, mida asendatakse vesiniku-iooniga, koguneb mulda vaba hapet.

Toitelahuses võib kahjulikku füsioloogilise happesuse mõju paralüüsida küllalt sagedase toitelahuse uuendamisega. Muldkultuurides aga kõrvaldatakse seda mõju tavaliselt süsihappelubja (kriit, mergel) mullasse viimisega, mis neutraliseerib taime toitumisel vabanenud happe. Prjanišnikov'i katsed on näidanud, et üheaegsel väävelhappeammooniumi ja kriidi mullasse viimisel selle väetustoime ei jää maha lämmastikhappesoolade omast.

Üheks kõige paremaks lämmastikuallikaks taimedele on NH_4NO_3 (ammooniumnitraat), mille mõlemad ioonid neelduvad peaagu võrdse kiirusega. Selle soola viimine toitelahusesse ei kutsu seepärast esile toitelahuse reaktsiooni muutumist ei ühele ega teisele poole.

§ 38. Lämmastiku assimilatsiooni produktid ja selle protsessi side fotosünteesiga. Valkainete primaarne süntees taimedes.

Nagu juba tähendatud, on lämmastikku tarvis taimedele valkainete ehitamiseks, mis moodustavad protoplasma tähtsama osa. Valkained ongi lämmastiku assimilatsiooni lõppsaadusteks. Kuid valgu molekul on muidugi liiga suur ja liitne selleks, et seda võiks pidada lämmastiku assimilatsiooni primaarseks saaduseks, ning tavaliselt arvatakse, et tema

tekkimisele peab eelnema mingisuguste lihtsamate ühendite moodustumine amiinohapete tüübist. Kahjuks on lämmastiku assimilatsiooni keemia praegu veel vähem selge kui süsiniku assimilatsiooni keemia.

Kõige selgemini on võimalik jälgida taimedes nitraatide saatust, kuna selleks on käepärast rida tundlikke värvireaktsioone nende avastamiseks. Nii näiteks difenüülamiini lahus kanges väävelhappes omandab minimaalsel lämmastikhappesoolade juuresolekul tugeva sinise värvuse. Nende reaktsioonidega on võimalik avastada juurte poolt sisseimatud salpeeterhappesooli muutumatul kujul juure soontes, kust need juhtkimpude kaudu koos veevooluga liiguvad läbi varre edasi lehtedesse. Pimedas toimub vähesel määral nende kogumine lehtedesse, nimelt klorofüllikandja parenhüümkoe rakkudesse, ja et pimedas vee liikumine taimes on üsna aeglane, siis on soolade kogumine öösiti väike. Valguse käes kaovad nitraadid lehtedest ning üheaegselt sellega võib märgata lehtedes valkainete hulga suurenemist.

Niiviisi osutub nitraatide assimilatsiooniprotsess tihedalt seostatuks fotosünteesiga. On oluline märkida, et lämmastikhappes on lämmastik ühinenud hapnikuga, kuna valgumolekulis aga lämmastik esineb rühmana NH_2, s. t. on ühendatud vesinikuga. Seepärast nitraatlämmastiku assimilatsioonil peab toimuma selle taandamine kuni amiinorühmani. Valguse käes toimubki see taandamine rööbiti ja üheaegselt fotosünteesi põhiprotsessi, süsihappe taandamisega.

Mõni aeg tagasi arvati, et nitraatide taandamine kulgeb otseselt valguseenergia arvel ja et see seetõttu võib toimuda ainult valguse käes. Hiljem aga läks korda tõestada, et küllaldase süsivesikute hulga juuresolekul võib valkainete süntees toimuda ka pimedas. Seepärast on võimalik ka teine oletus, nimelt et lämmastikhape taandatakse mitte otseselt valguskiirte energia arvel, vaid keemilise energia arvel, mis on kogutud süsivesikutesse. Viimasel juhul valguse osa valkude sünteesil osutub vaid kaudseks: ta on süsivesikute allikaks, mida kasutatakse valkainete sünteesil. Milline nendest oletustest vastab enam tegelikkusele, pole seni veel selgitatud. Kuid igal juhul etendab valgus otseselt või kaudselt väga tähtsat osa nitraatide assimilatsioonil, ja selleks kohaks, kus toimub lämmastikuühendite süntees, osutub sama klorofüllikandja parenhüümkude lehes, kus toimub ka süsiniku ja vee elementide assimilatsioon.

Kuid mitte kõikidel taimedel ei toimu nitraatide taandamine ainult lehtedes. Lupiinil näiteks ja ka paljudel puutaimedel toimub see taandamine täielikult juba juurtes lehtedest sinna voolavate süsivesikute arvel; edasine lämmastiku liikumine varres kuni lehtedeni toimub juba asparagiini näol (vt. allpool) nagu ammooniumisoolade neeldumise korral. Teistel taimedel, eriti aga maltsadel, rebaseheinal jt. prügitaimedel, toimub

nitraatide neeldumine niivõrd energiliselt, et ainult väiksem osa nendest taandatakse juurtes kuni ammoniaagini, suurem hulk aga jõuab lehtedesse muutumatul kujul ning taandatakse selle klorofülli-sisaldavas parenhüümkoes.

Toitumisel ammooniumisooladega langeb taandamise tarvidus valkude sünteesil ära, ja võiks arvata, et ammoniaagi assimilatsioon peaks olema nitraatide omast kergem. Kuid nähtavasti ei anta teda taimes tema mürgisuse tõttu muutumatul kujul edasi, vaid ta muudetakse juba juurtes ümber orgaaniliseks vormiks, nimelt asparagiiniks, missugusel kujul ta ulatub lehtedesse, kus tema ümbertöötamine lõpetatakse. Niisuguse ümbertöötamise vajadus takistab mõnevõrra taimede toitumist ammooniumisooladega, ja seepärast osutuvad nitraadid tavalistes tingimustes parimaks lämmastikuallikaks taimedele.

Valkainete moodustamist lehtedes anorgaanilistest lämmastikuühenditest ning süsiniku sarnastamise produktidest nimetatakse primaarseks valkainete sünteesiks. See süntees võib toimuda ainult taimedes ja ta on loomariigi olelemisele sama suure tähtsusega kui süsivesikute süntees süsihappegaasist ja veest. Selle primaarse sünteesi järkjärgulised vaheastmed on veel väga puudulikult selgitatud.

Nitraatide taandamine kulgeb üle nitriitide (lämmastikushappesoolade) moodustamise, kusjuures hapnikku ei eraldu vabal kujul, vaid see kulub rakkudes leiduvate orgaaniliste ühendite hapendamiseks. Väga võimalik, et niisugusteks hapniku aktseptoriteks osutuvad suhkrud, kusjuures nitraatide taandamisele aitavad eriti kaasa fotosünteesil tekkivad aktiivsed süsivesikute vormid. Seda protsessi reguleerib eriline ferment, mis kuulub oksüdo-reduktaaside rühma.

Kuid nitriitide moodustamisega ei peatu veel reaktsioon ning taandamine läheb edasi kuni ammoniaagini, mis aga samuti kui nitriidid ei kuhju selle reaktsiooni juures, vaid kas seostub ajutiselt asparagiinina, samuti nagu seemnete idanemisel, või astub vahenditult reaktsiooni oksühapetega, mis on tekkinud süsivesikutest nitraatide taandamisel, ning moodustab nendega amiinohappeid. Polümeriseerudes amiinohapped annavad aluse polüpeptiididele ning lõppeks valkudele.

Terve see skeem on veel suures ulatuses hüpoteetilise iseloomuga. Kuid igal juhul on juba ammu kindlaks tehtud, et päevastel tundidel kuhjub lehtedesse mitte üksi fotosünteesi otseseid produkte — süsivesikuid, vaid ka valkaineid (S a p o ž n i k o v, 1890), mida seepärast võib samuti vaadelda kui fotosünteesi saadusi, kusjuures sageli kuni 25% kõigest taime poolt omastatud süsinikust osutub seostatuks valkainetena. Täiesti selgesti on kindlaks tehtud ka asparagiini kuhjumine lehtedesse, kusjuures

väga hapu reaktsiooniga taimede lehtedes (hapuoblikas, rabarber jt.) kogunevad asparagiini asemel orgaaniliste hapete ammooniumisoolad, mis antud tingimustes on samuti kahjutud kui asparagiingi (Ruhland ja Wenzel, 1929). Öötundidel võib lämmastikuvabade ainete eeskujul tähele panna ka lämmastikainete äravoolu lehtedest, kuid peamiselt amiinohapete kujul. Seega on lehtedes tekkinud primaarse sünteesi valkained, samuti nagu tärkliski, ainult ajutiseks moodustiseks, mis siinsamas jälle lagunevad ning juba lagundumisproduktide näol liiguvad tarvitamiskohtadesse.

Lehtedes tekkinud valguühendite lagundamine toimub proteolüütiliste fermentide kaasabil, mis kuuluvad papainaaside (vt. § 57) rühma. Mothes'i (1933) andmeil see lagundumine sõltub väga suurel määral hapendumispotentsiaali suurusest, kuigi ta ise ei kuulu hapendumis-taandamisprotsesside hulka. Seda seletatakse nii, et papainaasi tüüpi fermendid mõjuvad valkudele ainult sel juhul, kui nad aktiveeritakse ühenduste abil, mis sisaldavad sulfhüdriil (SH)-rühma, näiteks tsüsteiin, glutatioon jt. Ülemäärase hapniku juuresolekul ja üldse kõrge hapendumis-taandamispotentsiaali puhul see rühm hapendub, fermendid kaotavad oma aktivaatori ning valkude lagundamine jääb aeglasemaks. Vastupidi, hapniku puudusel fermendid aktiveeruvad ning lagundamisprotsessid kiirenevad. Ühenduses sellega võib märgata tugevdatud valkude lagundamist öötundidel — suletud õhulõhede ja fotosünteesi puudumise korral, mis tõstab hapendumis-taandamispotentsiaali, ja vastupidi — sünteetiliste protsesside valdavust päevastel tundidel.

Peale valkainete primaarse sünteesi anorgaanilistest lämmastikuühenditest ning lämmastikuvabadest orgaanilistest ainetest toimub taimedes pidevalt veel valkude sekundaarne süntees nende endi laguproduktidest — amiinohapetest. Selle sünteesiga tutvume üksikasjalisemalt protsesside vaatlemisel, mis toimuvad seemnete idanemisel (§ 61). See sekundaarne valkainete süntees taimedes sõltub samuti väga suurel määral hapniku juurdepääsu võimalusest ning peatub täiesti hapnikuvabas keskkonnas. Zalesski (1901) ja teiste autorite uurimustega on kindlaks tehtud, et massiivsete taimeelundite osadeks lõikamisega, näiteks sibulad ja kartulimugulad, võib tõsta tunduvalt nendes nii hingamist kui ka valkainete sünteesi. Senini on seda seost hingamise ja valkude sünteesi vahel seletatud sellega, et hingamine toodab sünteesile tarvilikku vaba energiat. Kuid nii valkude hüdrolüüs kui ka nende uuesti toimuv süntees amiinohapetest kulgevad väga vähesel energiahulga muutumisel, ning hapniku osa valkainete sünteesil muutub palju rohkem mõistetavaks taandamisprotsessidel proteolüütiliste fermentide aktiveerimise ning hapendumisprotsessidel nende pidurdamise vaatepunktilt.

§ 39. Mullabakterite molekulaarse õhulämmastiku sarnastamine.

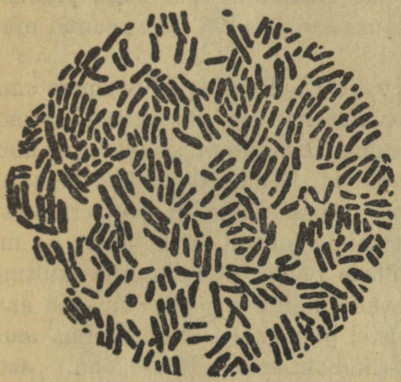
Kõrvutades omavahel neid allikaid, milledest roheline taim ammutab temale vajalikku süsinikku ja lämmastikku, nähtub, et nii ühel kui teisel juhul tema peab kasutama väga hõredalt ümbritsevasse keskkonda laialipillatud ühendeid: CO_2 hulk õhkkonnas moodustab selle mahust kõigest 0,03%, kuna seostatud lämmastiku hulk mullas kõigub keskmiselt 0,1—0,5% vahel (kaalu järgi). Kuid õhkkonna liikuvuse tõttu on faktiliselt taime kasutuses lõppude-lõpuks kõik see hiigelsuur CO_2 hulk, mis leidub Maa terves õhkkonnas; peale selle aga täieneb õhkkonna CO_2 hulk pidevalt mitte üksi loomade, taimede ja mikroorganismide hingamise arvel, vaid ka põlemisprotsesside ja vulkaanide pursete toimel. Lämmastikuühendite tagavaradega on asi palju halvem.

Nende hulk mullas pole suhteliselt kuigi suur ja ta täieneb peamiselt samal maa-alal elutsevate taimede ja loomade mädanemise arvel. Peale selle esineb looduses pidevalt seostatud lämmastiku tagasiminek molekulaarsesse vormi, kas või näiteks samal põlemisel, mis rikastab õhkkonda süsihappegaasiga, aga samuti ka denitrifikatsiooni-protsessi puhul, s. o. eribakterite poolt esilekutsutava mulla lämmastikhappesoolade lagundamisel, mil eritub vaba lämmastikku; denitrifikatsioon toimub näiteks liiga suure salpeetri ja orgaaniliste jätete kogunemisel mullasse. Selle tulemusena, kui ei toimuks molekulaarse lämmastiku seostumisprotsesse, terve lämmastiku bilanss maakeral muutuks järjest suurenevalt negatiivseks ja orgaanilist maailma ähvardaks surmaoht lämmastikunälja tagajärjel.

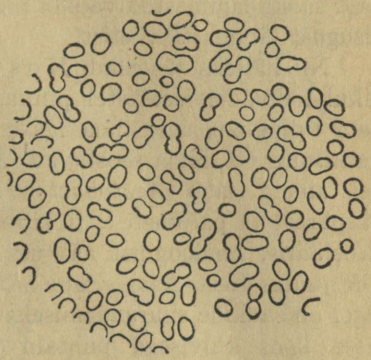
Seda aga ei toimu, sest maakera pinnal elutsevate oleste hulgas leidub ka selliseid, kes on võimelised teostama väga rasket orgaaniliste lämmastikuühendite sünteesi lämmastikuvabadest ühenditest ning vabast molekulaarsest lämmastikust. Need on nn. lämmastikkukorjajad bakterid.

Enamik lämmastikkukorjajaist baktereist elutseb mullas. Juba ammu oli tähele pandud, et seismajäetud mustkesa muld muutub lämmastikuühendite poolest rikkamaks ja et see seostatud lämmastiku kuhjumine mullas on bioloogiline protsess, sest et ta lakkab kohe, kui lisandada mullale antiseptilisi aineid. Eraldada mullast ja õppida tundma üksiku seesuguse bakteri füsioloogiat õnnestus esmakordselt V i n o g r a d s k i'l (1893). See bakter osutus eoseid-kandvaks kepikeseks, kes kutsus suhkrulahustes esile võihappelise käärimise ja seostas samal ajal molekulaarset lämmastikku (joon. 68). Vinogradski nimetas seda bakterit — *Clostridium Pasteurianum*. See kuulub anaeroobsete bakterite, s. o. ainult ilma hapnikuta kasvada ja elada võivate bakterite hulka ning ta elutseb seepärast mullas alati koos tavaliste saprofüütsete bakteritega, kes tema kolooniaid tihedalt ümbritsevad ja ahnelt hapnikku neelavad.

Lämmastiku seostamine seisab põhiliselt N_2 molekulist kahe ammoniaagimolekuli — NH_3 — moodustamises ja on seega taandamisprotsess. Selleks reaktsiooniks vajalikku aktiivset aatomilist vesinikku saavutab *Clostridium* tema enda poolt esilekutsutavast võihappelisest käärimisest, mille üheks produktiks ongi just erituv vesinik.



Joon. 68. Bakterid — *Clostridium Pasteurianum.*



Joon. 69. Bakterid — *Azotobacter chroococcum.*

Vinogradski'l läks ka korda kindlaks määrata hulgalist vahekorda mõlema nimetatud protsessi vahel, nimelt, et iga grammi käärinud süsivesiku kohta omastatakse 2—3 grammi molekulaarset lämmastikku.

Hiljem avastas kuulus mikrobioloog Beijerinck (1901) teise kõikjal levinud mikroobi, mida ta nimetas *Azotobacter chroococcum* (joon. 69). Sellel mikroobil on väga intensiivne hingamine ja ta töötab palju produktiivsemalt kui *Clostridium*, nimelt 1 grammi tarvitatud suhkru kohta ta seostab 15 grammi vaba lämmastikku. Oma rakkude suuruse ja kuju poolest, samuti ka nendes leiduva pruunika pigmendi poolest erineb *Azotobacter* järsult tavalistest bakteritest ning läheneb mõnevõrra sinirohelistele vetikatele. Ka leidub teda mullas palju sagedamini ja suuremal hulgal kui *Clostridium*'i. Peale nende kahe tähtsama lämmastikkukoguva bakteri leidub mullas veel terve rida teisi, kes samuti võivad omastada õhkkonna lämmastikku. Mõned autorid omistavad niisugust võimet isegi mõningatele hallitusseentele ja vetikatele, kuid need väited vajavad veel kontrollimist. Kõikide nende organismide poolt teostatava lämmastiku seostamise keemiline külg on veel ebaselge, kuid on palju põhjusi oletamiseks, et lämmastik seostub veemolekuli küljest lahti kistud vesinikuga ja et esimeseks sünteesi saaduseks on ammoniaak, mida kasutatakse hiljem juba keerulisemate lämmastikuühendite, amiinohapete ja valkude ehitamiseks.

Kuna lämmastikkukoguvad bakterid vajavad nii oma elutegevuseks kui ka vaba lämmastiku seostamiseks lämmastikuvabu orgaanilisi aineid, siis taimeliste jäätmete mullasse viimine — näiteks rohelise väetisena — soodustab nende bakterite tööd ning aitab kaasa mullasse seostatud lämmastiku kogumisel. Eriti energiliselt kulgeb nende mikroobide tegevus troopilistes ja subtroopilistes maades, kus mõnikord võib näha pidevalt häid saake lämmastikuvaestel pinnastel, mis samaaegselt pole saanud mingisugust lämmastikväetist.

Nii näiteks tähendab Kostõtšev, et Kaukaasias Mustamere rannikul kehvadel leetelistel pinnastel kasvatatakse aastast aastasse seemneta tubakakultuure ilma igasuguse lämmastikväetiseta ainult selle lämmastiku arvel, mida seostavad *Azotobacter*'id. Endale tarvilikke orgaanilisi aineid saab *Azotobacter* seejuures tubakataime juurte eritistest, mispärast ta paljuneb eriti kiiresti just taime juurestiku ligiduses — nn. risosfääris. Analoogilist nähtust võib tähele panna puuvillapõõsa-kultuuride juures Kesk-Aasias lämmastikukehvadel hallmuldadel. Viimastel aastatel on saakide suurendamiseks niisugustel pinnastel hakatud viima mullasse koos külvisega puhtaid lämmastikubakterite-kultuure, nn. „azotogeeni", mida valmistatakse eritehastes.

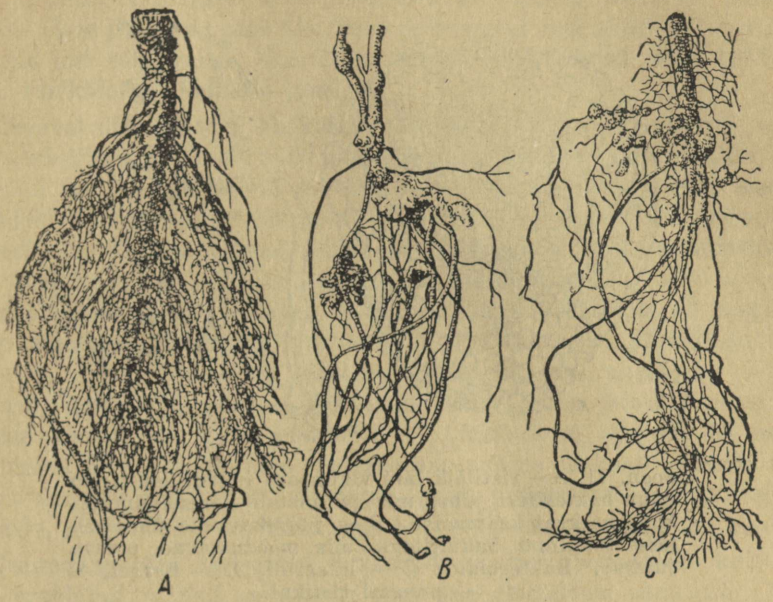
Enam põhjapoolsetel laiustel on mikroorganismide tegevus mullas palju nõrgem; need suudavad koguda mullasse aastas umbes 10—20 kg seostatud lämmastikku 1 ha kohta, millest ei piisa nende lämmastikainete hulga asendamiseks, mis sealt koos saagiga ära viiakse (keskmiselt umbes 50 kg lämmastikku 1 ha-lt); mulla rikastamiseks lämmastikainetega tuleb siin kas kasutada väetisi või kasvatada liblikõielisi taimi.

§ 40. Molekulaarse lämmastiku omastamine liblikõieliste taimede poolt.

Juba ammu on agronoomid pööranud tähelepanu sellele, et liblikõieliste taimede kultuurid, eriti ristiku oma, muudavad pinnase viljakandvamaks ning tõstavad selle kultuuri järele külvatavate kõrreliste saake. Samuti oli kindlaks tehtud, et seesuguse saagi suurenemise põhjuseks on põllumulla rikastumine lämmastikuga, mispärast liblikõielisi taimi hakati nimetama lämmastikkukoguvateks taimedeks. Need tähelepanekud olid aga vastuolus Boussingault' täpsete katsetega, kes juba XIX s. esimesel poolel tõestas, et kunstlikkude kultuuride tingimustes kõik taimed, nende hulgas ka liblikõielised, pole üldse võimelised toituma õhkkonna lämmastikust ja et taimede saakide suuruse määrab see lämmastikuühendite hulk, mis viiakse toitelahusesse.

Seda vasturääkivust suutis selgitada Hellriegel (1886). Ta juhtis tähelepanu sellele, et muldkultuurides tekivad liblikõieliste taimede

juurtele isesugused mügarad (joon. 70), mis puuduvad nii vesi- kui liivkultuurides. Ja kuna need mügarad on täis baktereid, siis tekkis oletus, et nimelt need bakterid omastavadki õhkkonna lämmastikku, kuna taimed omalt poolt varustavad neid lämmastikuvaba toitematerjaliga ning pärast

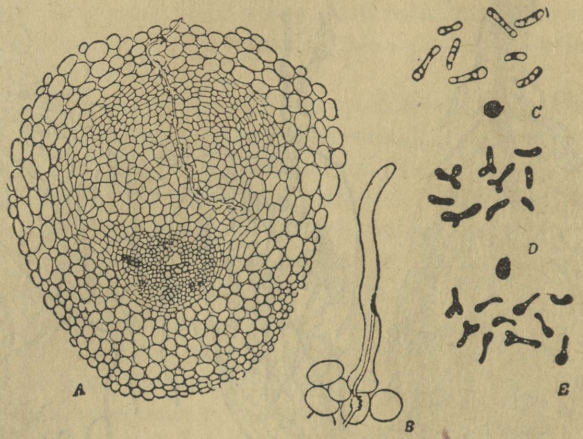


Joon. 70. Bakteriaalsed mügarad liblikõieliste taimede juurtel : A — punasel ristikul, B — lillhernel, C — sojaoal.

seda kasutavad nende töövaeva. See oletus leidis kinnitust otse katseliselt, kui liivkultuurid infitseeriti vähese hulga mullaga, mis oli võetud liblikõieliste taimede alt. Samal ajal, kui kontrolltaimed, mis polnud infitseeritud, ei omanud juurtel mingisuguseid mügaraid ega väljendanud samuti mingisugust lämmastiku omastamist õhkkonnast, oli infitseeritud nõudes kasvavate taimede juurtel tekkinud rohkesti mügarakesi ja lämmastiku hulk saagis ületas tunduvalt selle hulga, mis oli viidud mullasse salpeetrina.

Liblikõieliste juuremügarad on õieti kasvajad juurtel, mis on tekkinud juurekoore parenhüümrakkude paljunemise teel (joon. 71, A). Nad koosnevad suurtest rakkudest, mis on tulvil baktereid. Bakterid pääsevad juuresse läbi juurekarvakese (joon. 71, B), kust nad pideva joana, mis koosneb lima abil ühendatud bakterite loendamatust hulgast, tungivad juure parenhüümkoe rakkudesse, kutsuvad esile kohaliku rakukestade lahustumise ning stimuleerivad ümbritseva koe kasvamist. Pundunud koe rakud

täituvad bakteritega, kuid jäävad elusateks ning säilitavad suured tuumad. Algul bakterid toituvad täielikult peremeestaime arvel ning on tõeliselt parasiidid. Seepärast esialgul pärast infitseerimist taimede kasv peatub mõnevõrra, kuid varsti hakkavad infitseeritud taimed paranema ning



Joon. 71. A— ristilõik läbi viki noore juuremügara; on näha bakteritest juhe, mis põhjustab parenhüümrakkude hoogsat kasvamist. B — juurekarvake ühes sellesse tunginud bakteritega, mis moodustavad pideva juhtme. Bakteroidid: C — lutsernil, D — hernel, E — punasel ristikul.

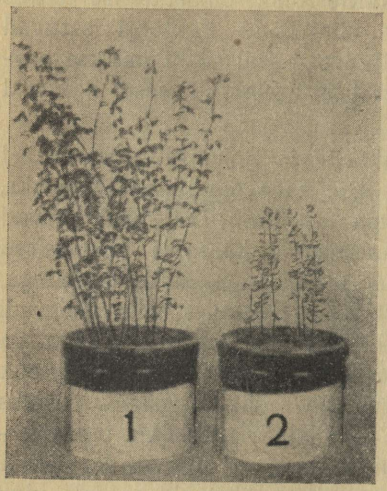
oma arengus kiiresti ette jõudma kontrolltaimedest. See toimub põhjusel, et vastavalt mügarate kudede kasvamisele suureneb ka lehtedest sinna voolav lämmastikuvabade ainete hulk, mügarbakterite sünteetiline tegevus muutub ikka järjest intensiivsemaks ja nad hakkavad välja töötama lämmastikurikkaid aineid niisuguses ulatuses, et sellest jätkub mitte üksi bakterite eneste vajaduste rahuldamiseks, vaid ka peremeestaime rikkalikuks toitmiseks. Kõik liblikõieliste taimede koed osutuvad seepärast eriti lämmastikurikasteks, millega ongi seletatav ka nende taimede seemnete kõrge toiteväärtus, nagu herne-, aedoa-, läätse- ja sojaoateradel, aga ka ristikheina, lutserni, esparseti jt. liblikõieliste taimede heintel. Osa mügarbakterite poolt väljatöötatud lämmastikainetest difundeerub isegi juurte seest välja mullasse ja võib leida teiste taimede juurte poolt ärakasutamist. Täpsete katsetega on tehtud kindlaks, et näiteks liblikõieliste taimede kooskülvamisel kõrrelistega (näit. viki-kaera segaviljana) viimased koguvad palju suurema hulga lämmastikuühendeid kui üksikult külvamise korral. Vegetatsiooni lõpuks rakkudes leiduvate bakte-

rite hulk väheneb tugevasti ning bakterid muutuvad kujult ebakorrapärasteks (joon. 71, C, D, E), nn. bakteroididekss. Nähtavasti sureb nendest suurem osa ning lahustub mügarate rakkude elusa protoplasma mõjul, kuna lahustunud saadused imatakse ning omastatakse taime poolt. Pärast mügarate äramädanemist ellujäänud bakterid satuvad mullasse, kus jätkavad oma elu, kuid paljunevad seal siiski märksa aeglasemalt kui mügarates. Uue külvi korral infitseerivad need bakterid uuesti liblikõieliste taimede juuri.

Omavahelisi suhteid liblikõieliste taimede ja mügarbakterite vahel nimetatakse harilikult sümbioosiks, s. o. kahe organismi ühiseluks, mispuhul kumbki sümbiont saavutab oma osa kasu: bakterid saavad taimedelt viimaste poolt kergesti päikeseenergia kaasabil sünteesitud süsivesikuid ja varustavad omalt poolt taimi lämmastikuühenditega, mida nad on välja töötanud niisugusest ammutamatust selle elemendi allikast, nagu seda on õhkkond. Kuid neid omavahelisi suhteid, nagu iga teistki sümbioosi, võib aga vaadelda ka kui isesugust parasitismi ehk nugilisuse vormi. Nimelt on algul pealetungivaks ehk nugiliseks pooleks bakterid, mis, nagu nägime, kutsuvad esile ajutise seisaku peremeestaimede arenemises, kuid mõnikord, kui taimed on nõrgad, ka nende hukkumise. Siis aga hakkab peremeestaim võtma ülekaalu enesele ning imema endasse mügaratest bakterite poolt väljatöötatud lämmastikuühendeid, ja lõppeks võib taim isegi baktereid suurel hulgal ära seedida.

Juuremügarates elutsevaid baktereid on sealt puhastesse kultuuridesse eraldatud ja nad on saanud nimetuse *Bacterium radicicola*. Neid eristatakse mitut rassi, millest igaüks võib elada ainult teatava liblikõielise taimerühma juurtel, milliseid nad suudavad infitseerida. Nii näiteks võivad põldoa-bakterid kergesti infitseerida vikki, kuid ei suuda infitseerida lutserni jne. Seepärast on tarvis uute liblikõieliste taimekultuuride soetamisel, näit. lupiini või jaapani sojaoa puhul, viia mullasse ka neile taimedele vastavaid mügarbaktereid (joon. 72). Niisugused „bakteriaalsed väetised" tõstavad tõeliselt sageli tunduvalt vastavate kultuuride saagiandi; seesuguste väetiste hulka kuulub üsna laialiselt tuntud „nitragiin". Mügarbakteritega väetamine võib osutuda kasulikuks liblikõieliste taimede seemnete külvamisel kuivatatud soomuldadesse, kuna soomuldades tavaliselt niisugused bakterid puuduvad. Kõik liblikõielised võivad ilma eranditeta astuda sümbioosi mügarbakteritega, ja see osutub selle taimerühma tähtsaks füsioloogiliseks tunnuseks. Teiste taimerühmade hulgas esineb seesugune võime vaid erandnähtena. Meie puutaimedest omavad sarnaseid, kuid paljuaastase kestusega, juuremügarikke lepad ja hõbepuud (*Elaeagnus*), kuna mõningatel troopikalistel puudel ja põõsastel madaraliste sugukonnast leidub bakteriaalseid

mügarikke lehtedel. Muide — ei ühed ega teised pole asustatud pisikuga *Bacterium radicicola,* vaid teissuguste mikroorganismidega. Missugused füsioloogilised erinevused ei võimalda lämmastikkukoguvatel bakteritel asuda elama teiste taimede juurtesse, on senini veel täiesti selgitamata. Siin on tegemist samasuguse spetsiifilise organismide vastastikuse kohanemisega, nagu enamikul juhtudel parasitismi puhul.



Joon. 72. Lutsern, kasvanud mügarbakteritega infitseeritud (1) ja infitseerimata (2) mullas.

Võimalik, et juba ligemas tulevikus läheb korda leida niisuguseid võtteid, mis võimaldavad infitseerida mügarbakteritega mitte üksi liblikõieliste taimede juuri, vaid ka teiste taimede, näiteks kõrsviljade omi. Praegusel ajal on juba olemas mõningaid viiteid sellelaadsetele õnnestunud katsetele, kuid need vajavad veel kontrollimist. Kui niisugused katsed tõesti õnnestuvad, võivad nad tuua põllumajanduslikku tootlusse täieliku murrangu, kuna see vähendaks tunduvalt nõudlusi lämmastikväetiste järele ning võimaldaks uuelt seisukohalt ligineda külvikorra küsimusele.

§ 41. Lämmastiku ringkäik looduses ja kunstlikud lämmastikväetised.

Liblikõieliste taimede võime seostada nende juuremügarikes elutsevate bakterite abil õhkkonna molekulaarset lämmastikku on väga suure tähtsusega nii üldises lämmastiku ringkäigus looduses kui ka põllumajanduses. Liblikõielised taimed on kõikjal maakera pinnal levinud ning neile kuulub igas taimeassotsiatsioonis väljapaistvamaid kohti. Nende poolt seostatud lämmastiku hulk osutub niivõrd suureks, et sellest piisab mitte üksi nende eneste toitumiseks ja nende seemnete rikkalikuks lämmastikainetega varustamiseks, mis selle rühma taimedel on eriti lämmastikurikkad, vaid seda jätkub ka veel üldiseks seostatud lämmastiku hulga tõstmiseks mullas — mahavarisenud lehtede mädanemise, mullasse jäänud mügarike ja juurte kõdunemise tulemusena jne.

See liblikõieliste taimede võime rikastada mulda seostatud lämmastikuga põhjustabki nende kasutamist põllumajanduses. Nende taimede

soodustav toime neile järgnevate kõrsviljade saagile oli teada juba ammu enne Hellriegel'i avastust, ja ühes klassikalises katses esimeses Euroopa põllumajanduslikus katsejaamas Rothamstedis (Inglismaal) avastasid Lawes ja Gilbert, et kultuurides kahel täiesti ühesugusel maatükil, kus ühel kasvatati kümme aastat järgimööda ainult nisu, teisel aga vaheldumisi nisu ja liblikõielisi taimi, võrdusid teiselt maatükilt saadud viis nisusaaki esimese maatüki kümnele nisusaagile ja peale selle oli teiselt maatükilt saadud veel viis saaki liblikõielisi taimi, millede kaudu oli põllult ära veetud veel seostatud lämmastikku kaks korda rohkem kui viie nisusaagiga. Niiviisi teostavad liblikõieliste taimede kultuurid nagu imet: need taimed mitte ainult ise ei toitu hästi, vaid nad jätavad veel mullasse kõige tähtsamat toitematerjali rohkemal määral, kui seda seal leidus enne katse algust.

Taimekasvatust võib vaadelda üldse kui niisugust tootmisharu, mille puhul mitte mingit väärtust omavatest toorainetest — CO_2, vesi ja päikeseenergia — luuakse väärtuslikke toiteaineid ning tehnilisi materjale. Mullas leiduvad lämmastik- ja mineraalained pole enam nii odavad, ja võitlus mulla viljakandvuse eest on põhimiselt võitlus kõige sagedamini mullas miinimumina esineva seostatud lämmastiku pärast. Liblikõieliste taimede kultuur — see on veel ühe hinnata väärtusliku aineallika, nimelt õhkkonna molekulaarse lämmastiku kasutamine.

Seetõttu et liblikõieliste taimede kõik organid on lämmastiku poolest väga rikkad, kasutatakse põllumajanduses sageli nn. sideratsiooni. See võte seisab selles, et lämmastikuvaesele, näiteks liivasele pinnasele külvatakse mingisuguseid liblikõielisi taimi (kõige sagedamini lupiine) ning siis, kui need on kasvanud küllalt suureks, nad küntakse mullasse (nn. roheline väetis). Pärast seda teostatakse kõrsviljade külv, mis kasutavad ära liblikõieliste taimede poolt kogutud ja nüüd mullale edasi antud seostatud lämmastiku.

Kuid järjest kasvaval põllumajanduse intensiivistumisel ei jätku sellest liblikõieliste taimede heategevast tööst (samuti ka mitte vabalt mullas elutsevate bakteritegi tööst, millest oli juttu § 39), ja inimesel tuleb otsida teisi, kiiremaid ning efektsemaid mulla lämmastikuühenditega rikastamise teid. Kuni viimase ajani oli peaaegu ainukeseks seesuguseks võtteks mulla rikastamine tšiili salpeetriga, mille hiigelsuured lademed asetsevad Lõuna-Ameerikas, kust neid juba kümnete aastate vältel veetakse tohutul hulgal Euroopasse ja teistesse maadesse.

Orgaaniliste väetiste — sõnniku, tapamajadest loomade jäätmete, linnade solgi- ja roiskvete — mullasse viimine on tõeliselt vaid mullale sealt äravõetud ainete tagasiandmine, kusjuures see tagasiandmine on

puudulik, kuna seejuures osa lämmastikku põlemisprotsessides, denitrifikatsioonil või jõgede veega ookeanidesse kandmisel alati kaduma läheb.

Oluliseks salpeetri paremuseks sõnniku ees on ka veel see, et ta on palju kontsentreeritum väetisaine. Ühes tonnis sõnnikus on keskmiselt kõigest umbes 4 kg lämmastikku; samasuguse lämmastikuhulga saamiseks salpeetrist on viimast tarvis võtta kõigest 20 kg, s. o. 50 korda vähem. Seepärast võibki salpeetrit kasuga vedada nii kaugete vahemaade taha, ja peaaegu tervet Euroopat varustati kuni viimase ajani salpeetriga Tšiilist, kus asetsevad selle rikkalikemad lademed. Teiselt poolt leidub aga sõnnikus peale lämmastiku veel teisi taimele vajalikke toiteaineid; ja peale selle sõnniku kasutamine parandab mulla struktuuri ja tõstab selle füüsikalisi omadusi. Ka sõnnikus peituv süsinik on taimede toitumisel suure tähtsusega; sõnniku mädanemisel mullas ta eritub CO_2-na õhkkonda ning soodustab seega fotosünteesiprotsessi (vt. § 33). Seepärast ka praegu, mil kasutatakse nii laialdaselt nn. mineraalväetisi, mulla väetamine sõnnikuga püsib ikkagi põlluharimise ühe põhilisema võttena lämmastikuvaestel muldadel.

Salpeetrilademed on viimastel aastatel hakanud kokku kuivama, ja see olukord omalt poolt on hakanud hirmutama inimkonda näljasurmaga. Nüüd on põllumajandusele appi tulnud tehnika, ja juba mitu aastat enne esimest maailmasõda töötati välja meetod salpeeterhappe saamiseks õhulämmastikust kõrgepingelise elektrivoolu abil. See menetlus leidis eriti laialdast levikut jugade poolest rikkas Norras, kus saadakse odavat elektrienergiat, mispärast ka saadust ennast — lämmastikhappelupja — kutsutakse norra salpeetriks. Sõja ajal töötas saksa keemik H a b e r välja teise õhulämmastiku seostamise viisi, nimelt temale vesiniku külgeliitmise menetluse, järelikult sünteetilise ammoniaagi tootmise. Praegusel ajal töötavad juba paljud tehased, mis sadade tuhandete ja miljonite tonnide viisi valmistavad sünteetilist ammoniaaki, ja võib loota, et juba kõige lähemas tulevikus suudetakse täielikult rahuldada põllumajanduse vajadusi kunstlikult õhust saadavate lämmastikuühenditega.

Sünteetiliste lämmastikuühendite õhust saamise võimalus keemilistes tehastes ei tohi siiski viia meid liblikõieliste taimekultuuride alahindamisele, eriti ristiku, lutserni ja lupiini suhtes, mis osutuvad ikkagi asendamatuiks külvikordades kui lämmastikukogujad ning kõrsviljade eelkäijad. Akadeemk P r j a n i š n i k o v'i arvutamist mööda annavad 200 000 ha ristikupõlde ja 100 000 ha lutserni aastas sama palju seostatud lämmastikku kui suur keemiline kombinaat. Peale selle rohttaimede-kultuur, selle hulgas ka liblikõieliste oma, aitab kaasa mullastruktuuri uuendamisele ja parandamisele ning ühes sellega põllumajanduslike kultuuride saakide tõstmisele. Seepärast peab kuuluma sotsialistliku põllumajanduse õige

plaanistamise ülesannete hulka nii tehastest saadavate lämmastikväetiste õige kasutamine kui ka liblikõieliste taimede ning lämmastikkukoguvate bakterite elutegevuse korraldamine.

§ 42. Mineraalsed ehk tuhkained taimes, nende koostis ja päritolu. Paratamatult vajalised ja lisanduslikud tuhaelemendid. Tuhaelementide tähtsus.

Taimelise aine analüüsi põhiliseks võtteks on selle põletamine, kusjuures tema koostisse kuuluv süsinik arvestatakse süsihappegaasina, vesinik ja hapnik — veena, lämmastik — molekulaarse lämmastikuna; ja kuna kõik orgaanilised ained koosnevad peamiselt nimetatud neljast elemendist, siis kutsutakse neid elemente organogeenideks, s. o. peamisteks elusaine moodustajateks. Kuid tavaliselt jääb pärast kuivatatud taimelise aine põletamist järele mingisugune mittelenduv jääk, mis on hästi tuntud ka igapäevases elus ja mida nimetatakse t u h a k s, mis samuti moodustab elusa mateeria vajaliku koostisosa. Tuha hulk on taime mitmesugustes osades väga erinev. Kõige vähem leidub seda puidus (mis koosneb teatavasti peaaegu täielikult surnud rakkude tühjadest kestadest), nimelt umbes 1%. Seemnetes leidub tuhka umbes 3%, teljeelundites (rohttaimede juurtes ja vartes) 4—5%, lehtedes 10—15%. Suhteliselt palju tuhka on puu koores — umbes 7%. Niiviisi on kõige rohkem tuhka nendes taime osades ja kudedes, mis koosnevad peamiselt elavatest rakkudest. Kõik toodud arvud on vaid keskmised; ja mitte ainult iseliiki taimede, vaid ka ühe ja sama liigi taimede ühesugustes organites allub tuha hulk väga suurtele võnkumistele: nii näiteks kartuli lehtedes võib leida 5 kuni 13% tuhka, peedi lehtedes — 11—21%, naeri lehtedes — 8 kuni 15%, olenevalt mullastiku koostisest ja niiskusetingimustest. Üldiselt võib öelda, et mida rikkam on muld soolade poolest ja mida kuivem kliima, seda rohkem korjub taimedesse tuhkaineid, kuigi otsest proportsionaalsust seejuures kaugeltki pole märgata.

Tuha keemiline koostis osutub väga keerukaks ja mitmekesiseks. Liialdusteta võib öelda, et pole olemas peaaegu ainustki elementi, isegi kõige haruldasemate hulgast, mida pole leitud ühe või teise taime tuhast. Ja veelgi enam: paljud haruldased elemendid, mis on Maa koores laiali pillatult analüüsi teel avastamatute pisihulkadena, esinevad kogutuna just taimedesse võrdlemisi suurte hulkadena: niisugused on näiteks broom ja jood, mis kuhjuvad merevetikaisse. Seepärast mõned geoloogid, nagu, näiteks akadeemik V e r n a d s k i, omistavad organismide võimele — koguda enesesse haruldasi elemente — silmapaistva osa üldises nende elementide ringkäigus maakera pinnal.

Kõige sagedamini taimede tuhas esinevatest elementidest tuleb mainida järgmisi:

K, Na, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, B, Al, Si, P, S, Cl.

Kuid see ei tähenda veel seda, et kõik need elemendid on taimedele tarvilikud.

Selleks et välja selgitada, missugused nendest elementidest on tõeliselt paratamatult tarvilikud, ei piisa ainuüksi analüüsist, vaid seda tuleb täiendada sünteesiga. Tingimata tarvilikkude elementide küsimuse lahendamisel on põhiliseks sünteetiliseks võtteks kunstlikkude kultuuride meetod, mille alustega me tutvusime juba eespool — osas „Süsiniku sarnastamine taimede poolt" (§ 24).

Knop'i ja Sachs'i klassikaliste uurimustega, kes esmakordselt töötasid välja vesikultuuride-meetodi ja süstemaatiliselt kasutasid seda küsimuse lahendamisel, missugused tuhaelemendid on nimelt ilmtingimata vajalikud taimede toitumisel, on täie kindlusega välja selgitatud järgmise seitsme elemendi paratamatu vajadus taimede toitumisel:

K, Ca, Mg, Fe, S, P, N.

Nendest ei kuulu lämmastik muidugi tuhaelementide hulka, kuna ta taimelise aine põletamisel haihtub, kuid temal on teiste elementidega niipalju ühist, et teda ei saa taimed ammutada otseselt õhust, mispärast teda tuleb ühe või teise ühendina viia toitelahusesse.

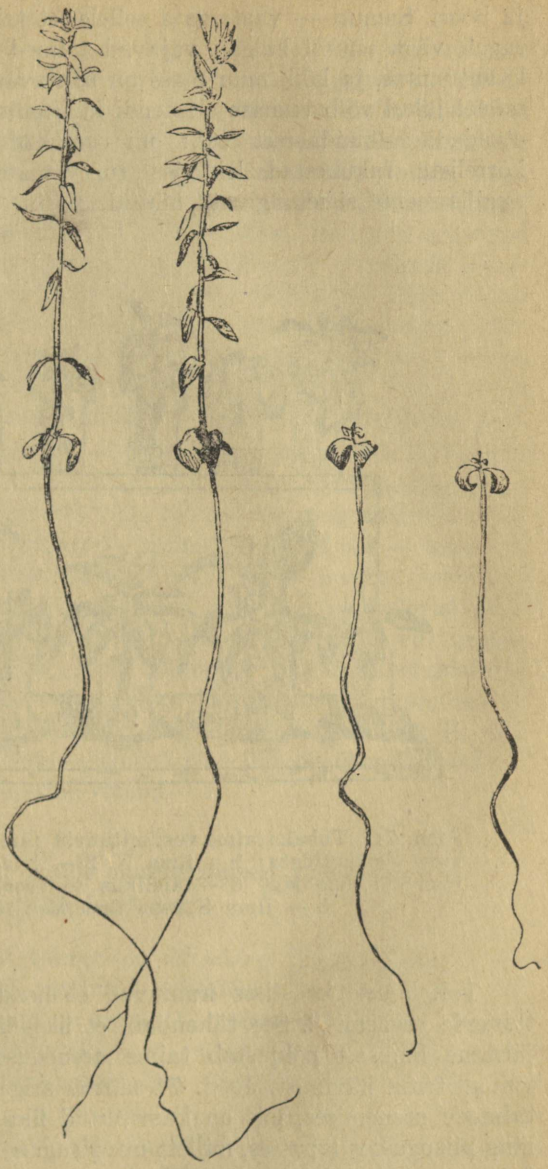
Ainult liblikõielised taimed, nagu meie nägime (§ 40), võivad kasutada õhkkonna vaba lämmastikku, kuid sedagi tingimusel, et nende juurtel on küllaldaselt mügarikke mügarbakteritega.

Nendele seitsmele põhielemendile, mille vajadus taimede toitumisel oli kindlaks tehtud juba möödunud sajandi keskpaigu Knopi ja Sachsi klassikaliste katsetega, lisandusid hiljemini veel kaks — nimelt mangaan ja boor, milliseid senini arvati mittetarvilike elementide hulka, mis kuhjuvad taimedesse ainult seetõttu, et nad on lahustunud mullast taimedesse tulevas vees. See vajalike elementide arvu suurendamine on niisuguste vesikultuuride saavutuseks, mis olid korraldatud täiesti puhtate ning kõige väiksematest lisanditest vabastatud soolalahustega, kultuuridega, millede aluseks olid praegusaja keemia kõige täpsemad meetodid, ning anumates, mis olid seestpoolt kaetud parafiinikihiga, et takistada anuma klaasseinte lahustumist ning sealt elementide sattumist toitelahusesse. Viimased elemendid on samuti, nagu raud, taimedele tarvilikud vaid äärmiselt väikestes hulkades, mispärast neid agrokeemikute keeles kutsutakse „mikroelementideks". Vesikultuuride korraldamisel harilike meetoditega pole tarvis hoolitseda nende elementide toitelahusesse viimise eest, sest et nende jäljed leiduvad isegi nn. „keemiliselt puhtate" ning isegi „puhtaimate"

reaktiivide hulgas ja neid uhutakse välja klaasanumate seintest. Kuid mõned taimed on niivõrd tundlikud nende elementide puudumisele, et neid kaua aega ei suudetud üldse vesikultuurides üles kasvatada. Niisugused taimed on näiteks peet, lina, tubak, mis vajavad tingimata toitelahusele boori lisandamist (joon. 73). Pole sugugi võimatu, et edaspidised uurimused veelgi peenemini puhastatud reaktiividega avastavad veel mõne elemendi paratamatut vajadust taimede normaalsel arenemisel, mida senini on peetud juhuslikuks või kasutuks lisandiks.

Nii on olemas mõningad viited sellele, et teatavate taimede normaalseks arenemiseks on tarvilikud tsink, vask, räni jt. Võimalik, et siin on tegemist teatavate taimerühmade spetsiifiliste vajadustega.

On väga tähtis märkida, et ühe või teise elemendi suhtelise hulga järgi taime tuhas pole mingil moel võimalik teha otsust selle elemendi vajadusastme kohta. Nii näiteks võivad taimed ilma naatriumita hästi läbi saada, kuigi teda leidub alati taimede tuhas ning mõningatesse taimedesse kuhjub seda suurel määral, ent



Joon. 73. Lina vesikultuuris üleskasvatatuna: paremal — ilma boorita, vasemal 0,5% boorhappe lisandamisega.

samal ajal vajavad need taimed tingimata väga vähesel hulgal mangaani ja boori. Samuti — vaatamata sellele et taimede tuhas leidub alati räni, sageli väga suurel hulgal, vajavad taimed seda elementi õige väikestes kvantumites, ja kõik muu mass on nähtavasti vaid kasutu ballast. Siiski mõnel juhul võib viimase elemendi kuhjumine taimedesse suuremal hulgal etendada sekundaarset osa: nii osutuvad ränihappega läbiimmutatud kõrreliste rakukestad lehtedes tugevamateks ning vastupidavamateks nugilis-seente sissetungivate hüüfide vastu.



Joon. 74. Tubakataime vesikultuurid täielikus toitelahuses ja üksikute elementideta: 1 — ilma N, 2 — ilma P, 3 — ilma K, 4 — ilma Ca, 5 — ilma Mg, 6 — täielikus toitesoolade-lahuses, 7 — ilma B, 8 — ilma S, 9 — ilma Mn, 10 — ilma Fe.

Toitelahuse koostisse kuuluvad elemendid on tingimata vajalikud taimede arenemisel. See tähendab, et ükskõik missuguse elemendi väljajätmine lahusest põhjustab taime arenemise seismajäämist ja lõppudelõpuks tema hävimist. Joon. 74 näitab selgesti, missugune suur vahe on taimede arenemises, mis on kasvatatud üles täie väärtusega toitelahuses ning niisugustes lahustes, millest mingisugune üks element on välja jäetud. Seejuures osutub kaunis ükskõikseks, missuguse elemendi me välja jätame, kuna nad kõik on tarvilikud. Mõnesugune erinevus, mida võib tähele panna mõne elemendi väljajätmisel lahusest, ei sõltu mitte niivõrd nende vaja-

dusastmest kui sellest, missugune selle elemendi tagavara peitus seemnes ning missugusel hulgal taim teda vajab.

Vajalisi tuhaelemente võib jagada kahte täiesti erinevasse rühma: ühesse nendest kuuluvad metalloidid — väävel ja fosfor, ning teisesse metallid — kaalium, kaltsium, magneesium ja raud. Väävel ja fosfor kuuluvad tähtsamate orgaaniliste plasmaainete, nimelt valkude ja nukleoproteiidide koostisse, ja neid tuleks õieti viia samuti organogeenide hulka, nagu nelja „põlevat" elementi. Rida eritunnuseid ligindab neid lämmastikuga, mis samuti on tarvilik valgumolekuli ehitamiseks. Seevastu esinevad metallid taimedes peamiselt soolade näol, või täpsemalt — vabade ioonidena. See kehtib kõige rohkem kaaliumi kohta, millest 90—98% esineb taimes ioonide kujul ning mida võib taime kuivainest eraldada lihtsa leotamise teel vees, ilma tuhastamata. Nende tähtsus seisab peamiselt selles, et nad mõjustavad protoplasma kolloidseid aineid ning on ühes sellega taime eluprotsesside reguleerijaks, stimuleerides ühti ning pidurdades teisi.

Muide see elementide jaotamine pole täiesti terav. Ka mõningad orgaanilised metallide ühendid kuuluvad tähtsamate rakuelundite koostisse ja etendavad nende elutegevuses väga tähtsat osa, nagu näiteks magneesiumi sisaldav klorofüll. Seepärast — vähemalt osaliseltki — osutuvad mõned metallid tõelisteks toiteaineteks. Teiselt poolt esineb fosforhape anorgaanilisel kujul, näiteks on lehtedes kuni 50% kõigest fosforist vaba fosforhappe näol, ning seemnete idanemisel toimub peaaegu täielik orgaaniliste fosforiühendite lagunemine. Kuid üldjoontes siiski mineraalainete jagamine kahte suurde rühma — tõelisteks toiteaineteks ja eluprotsesside reguleerijaiks — vastab üsna lähedalt nende osale taime elus. Ei tohi ainult lasta silmast, et üks ja sama element võib ühtede ühenditena kuuluda ühte, teiste ühenditena — teise rühma.

§ 43. Väävel ja fosfor, nende muundumised taimedes ning ringkäik looduses.

Väävli ja fosfori tähtsus taimes on lähedane lämmastiku tähtsusele. Mõlemad need elemendid kuuluvad valkainete koostisse, kusjuures väävel esineb kõikides valkudes ilma erandita, fosfor aga vaid rakutuuma liitproteiidides, nn. nukleoproteiidides, ja vähem tuntud protoplasma liitvalkudes, mida sageli tähistatakse ühe üldnimetusega — plastiin. Kuna nii nukleoproteiidid kui ka plastiin on elusplasma ja rakutuuma vajalisteks algosisteks, siis selgub siit ka väävli ja fosfori paratamatu vajadus taime elus.

Peale selle, nagu näeme hingamise vaatlemisel, etendavad väävli- ja fosforiühendid väljapaistvat osa sellegi tähtsa protsessi toimetulemisel.

Suhkrute hapendusliku lagunemise algusel astub fosforhape nendega ühendusse nn. heksoosofosfaadi nime all, missugune aine allub pärast edasistele muutustele hingamisfermentide kaastoimel; SH-rühma sisaldavad ühendid aga, nagu tsüsteiin ja glutatioon, võtavad kõige aktiivsemalt osa hingamisel toimuvatest hapendumis-taandamisprotsessidest. Ja üldtuntud raskemetallide katioonide — elavhõbeda, hõbeda jt. — tugevat mürgist mõju seletavad paljud autorid praegusel ajal sellega, et need katioonid võivad asendada vesinikku sulfhüdriil-rühmas ning viia seda sel teel hoopis välja protsesside tsüklist, mis on tarvilikud hingamise teostamisel.

Rohkearvulistest väävliühenditest võtavad taimed seda elementi vastu ainult väävelhappe aniooninа. Kõige paremaks väävliallikaks taimedel on vees lahustuvad väävelhappesoolad, nende hulgas ka võrdlemisi vähelahustuv väävelhappekaltsiumisool (kips). Vabad väävelhappe-anioonid pääsevad juurtesse, tõusevad muutumatul kujul koos veega sooni mööda üles, jõuavad lehe klorofüllikandvate rakkudeni ning kasutatakse siin ühes lämmastikuühenditega valkainete valmistusprotsessis koos fotosünteesil tekkinud süsivesikutega ära. Seejuures toimub taandamisprotsess, sest et valkaine molekulis on väävel ühendatud süsiniku ja vesinikuga, mitte aga hapnikuga. See taandamiskäik on praeguse ajani veel täiesti selgitamata.

Peale valkainete esineb väävel veel sinepi- ja küüslauguõlis (ristõielistel, sibulatel); nende ühendite füsioloogiline tähtsus on senini veel tume.

Taimeliste ja loomaliste jäätmete mädanemisel mullas vabaneb väävel valgumolekulist väävelvesiniku kujul, umbes samuti, nagu lämmastik vabastub sealt ammoniaagina. Erinevalt ammoniaagist, pole väävelvesinik taimede poolt omastatav ning ta osutub tugevasti mürgiseks isegi nende juurtele. Nendele vastuvõetavaks hapendunud vormiks ta muutub väävelbakterite tegevuse tagajärjel, mis hapendavad väävelvesiniku väävelhappeks, millest meil oli juttu § 29.

Sarnaselt väävliga võtavad taimed ka fosforit vastu ainult kõrgema hapendina, nimelt fosforhappesooladena, kuid tema muundumine taime kehas on vähem sügav, sest et liitvalkudes fosfor esineb veel samal hapendunud kujul ja neid võib vaadelda kui fosforhappe asendusprodukte. Peale selle leidub taimedes mitmesuguseid fosforhappeestreid. Osa nendest moodustavad fosforitagavarad, nagu näit. fütiin — $C_6H_6(O \cdot H_2PO_3)_6$, mis on tsüklilise kuueaatomilise piirituse — inosiidi — täiseeter kuue fosforhappe-molekuliga ja mis moodustab tähtsama põhiosa aleuroonterade globoididest. Analoogiliselt teiste taimeliste tagavara-ainetega omastatakse ka fütiin hästi loomorganismide poolt

— siit tema laiaulatuslik kasutamine meditsiinteaduses dieedilise vahendina fosforinälja korral.

Teise osa fosforhappeühenditest moodustavad fosfatiidid, mis on samasugusteks vajalisteks protoplasma algosisteks kui valgudki. Nähtavasti kuulub neile tähtis osa raku osmootsete omaduste määramisel, millest meie kõnelesime juba § 7.

Lõpuks püsib suur osa fosforhappest — mõnikord kuni 50% tema üldhulgast — taimedes fosforhappesoolade ioonidena, mis etendavad väga tähtsat osa hingamise ja käärimise protsessides (vt. § 71 ja edasi), aga mis samuti on puhvriks vesiniku-ioonide kontsentratsiooni reguleerimisel taimedes (vt. § 50). Eriti palju anorgaanilisi fosfaate leidub nendes taimede osades, kus toimub energiline tagavara-ainete mobiliseerimine, näiteks idanevates seemnetes.

Taimeliste ja loomaliste jäätmete lagunemisel vabaneb fosforhape enamasti anorgaaniliste soolade näol ja võib kohe jälle taimede poolt omastatavaks saada. Liitsed orgaanilised fosforiühendid aga, nagu letsitiin ja steriin, võidakse taimede poolt ka otseselt omastada, kuid ainult väga raskesti. Niisuguste ühenditega tõestatakse seda taimede steriilsete kultuuride abil katseliselt: kui kultuurid läksid korda, s. t. püsisid steriilsetena lõpuni, siis taimed arenesid aeglaselt ja halvasti. Kui aga mingil juhuslikul põhjusel kultuurilahused infitseeriti mädanikbakteritega, mis kutsuvad esile liitsete fosforiühendite kiire lagundamise, siis arenesid taimed palju paremini (Šulov).

§ 44. Katioonide üldine tähtsus ja nende spetsiifiline tegevus igaühel eraldi.

Katioonide tähtsus taime elus on keerulisem ja vähem selge kui praegu vaadeldud fosfor- ja väävelhappe-aniioonide tähtsus. Enamasti on katioonid taimedes vabas olekus, kuid kunstlikud kultuurid on selgesti näidanud, et normaalseks taime kasvamiseks on tarvilik teatav katioonide kombinatsioon ja et ühtki vajalistest elementidest — ei kaaliumi, ei magneesiumi, ei kaltsiumi ega rauda, ei tsinki ega mangaani jt. — ei või välja jätta toitelahustest ega ka asendada teisega, seega järelikult igaüks nendest peab omama mingit spetsiifilist tähtsust.

Kiirel sammul edasiliikuv kolloidkeemiliste nähtuste uurimine hakkab juba selgitama meile katioonide füsioloogilist tähtsust, kuigi nende täieliku tähtsuse mõistmisest meie oleme veel kaugel. Nagu nägime, on kolloidne olek mingi ebapüsiv tasakaalu-seisund, mida vaadeldakse kui heterogeenset süsteemi, mis sarnaneb vees hõljuva mudaga või vees ujuvate õlitilgakeste emulsiooniga.

Jõudude hulka, mis hoiavad kolloidseid osakesi koagulatsioonist, kuulub esimeses järjekorras iga osakese elektrilaengu pinge. Kõik kolloidosakesed kannavad samanimelisi laenguid, kuna vedelik, milles need osakesed hõljuvad, kannab vastaspoolse märgiga laengut, ja seepärast kolloidosakesed hoiduvad üksteisest eemale. Kui aga viia kolloidlahusesse elektrolüüte, siis muutub seal seni püsinud elektriline tasakaal, kas väheneb või suureneb osakeste laeng ja võib toimuda kas nende sadestumine või, vastupidi, kolloidse lahuse püsivuse suurenemine (vt. § 2).

Rakus kulgevad eluprotsessid: protoplasma liikumine, selle massi suurenemine toitumisel, rakkude kasvamine jne. — kõik see on ühenduses kolloidsüsteemi püsilikkuse muutumisega, solide muutumisega koatservaatideks ja geelideks (näit., rakukestade ja tärklisterade kasvamine, kromosoomide eraldumine rakkude pooldumisel) ja ümberpöördult. Seepärast elektrolüütide juuresolek rakus osutub üheks suuremaks nende protsesside reguleerijaks, ning sõltuvuses soolade koostisest ja kontsentratsioonist need protsessid võivad kulgeda erineva kiirusega ja isegi eri suunas. Kuna aga ioonide mõju kolloididele sõltub nende elektrilaengust ning spetsiifilistest omadustest, siis pole midagi imestada, et lõppude-lõpuks selle kolloidkeemilise liitprotsessi tarvis, mis toimub rakus, on tarvilik ka samuti liitne kompleks juuresolevaid anioone ja katioone.

Teatava katioonide kombinatsiooni juuresoleku vajadus rakus raskendab igaühe üksikiooni spetsiifilise osa tundmaõppimist. Kõrvaldades toitelahusest üht või teist elementi võime ainult konstateerida, et taime arenemine peatub järsult. Nii näiteks ühes katsetest tatrataimega saavutati järgmised andmed: täielikus toitelahuses üleskasvanud taime kaal ületas seemnekaalu 138 kordselt, lahuses ilma K — 9,2 korda, ilma Ca — 1,3 korda, ilma Mg — 5,1 korda, ilma Fe — 7,3 korda. Oleks siiski suur viga järeldada siit, et need elemendid, ilma milleta saavutati suhteliselt väiksem saagi langus (K, Fe), on taimele vähem tarvilikud kui teised; esitatud nähtuse põhjus võib peituda kas selles, et nende elementide tagavarad seemnetes võisid olla suhteliselt suuremad, või siis selles, et nende puudumine kutsus esile taimeorganismi vähem terava lagunemise. Peab üldse tähendama, et nendest spetsiifilistest funktsioonidest, mida kannavad endas üksikud katioonid taimes, samuti kui nendest spetsiifilistest häiretest, mida kutsub esile üksikute katioonide puudumine, meie teame veel väga vähe, ja see, mida me teame, on vähese kindlusega. Täiesti usaldusväärselt on kindlaks tehtud ainult fakt, et katioonide tegevus on tõeliselt spetsiifiline ja et ühtegi nendest ioonidest pole võimalik asendada teisega, kuigi temale lähedasega oma asendilt perioodilises süsteemis. Nii pole võimalik asendada kaaliumi ei liitiumiga ega naatriumiga; ainult mõningate seente juures oli võimalik asendada teda rubiidiumiga. Kaltsi-

umi pole samuti võimalik asendada mitte ühegi leelismulla-metalliga, rauda ei saa asendada ei koobaldiga ega nikliga jne. Piirdume seepärast ainult kõige üldisemate märgetega üksikute metallide toimete kohta.

Kaalium on tihedasti seostatud protoplasma elutegevusega, sest et suuremat hulka temast võib leida meristeemis ja üldse noortes organites, millede rakud on protoplasmarikkad. Arvatakse, et kaalium on väga suure tähtsusega raku üldisel ainetevahetusel, eriti aga süsivesikute muundumisel valkaineteks. Üldse leidub taime tegevosades K_2O kuni 50% kõigest tuhaainest. Peale selle on kaalium ainukeseks raadioaktiivseks elemendiks kõikide vajalikkude katioonide hulgas, ja see nähtus on võibolla ka mingisuguse seni veel seletamatu tähtsusega taime elus.

Magneesiumi leidub taime tuhas palju väiksemal hulgal kui kaaliumi, kuid oma leviku poolest mitmesugustes taime elundites ta on ligidane kaaliumile; nimelt leidub teda peamiselt seemnetes ja noortes elundites, kus MgO hulk ulatub 10—15% üldisest tuha kaalust. Tema füsioloogiline tähtsus on nähtavasti lähedane kaaliumi tähtsusega. Peale selle kuulub magneesium mõningate väga tähtsate metallorgaaniliste ühendite koostisse, millede seast esikohale tuleb tõsta klorofülli.

Üldse leidub magneesiumi kindlalt seostatud kujul kuni 50%, kuna kaalium seevastu, nagu märkisime, esineb taimedes peaaegu täies ulatuses vabade ioonidena.

Kaltsiumil on juba teissugune koht. Kõigepealt olgu tähendatud, et suuremale hulgale alamaist klorofüllivabadest organismidest, seentele ja bakteritele, kes üldiselt samuti kui kõrgemadki taimed peaksid vajama katioone, kaltsium siiski ei osutu ilmtingimata tarvilikuks — ja siis, et kõrgematel rohelistel taimedel leidub teda eriti rohkesti vanades ja surnud organites, nagu näiteks puude koores,vanades lehtedes jne. Üheks tema tähtsaks toimeks on taimedele mürgise oblikhappe neutraliseerimine, mis tekib paljudes taimedes kõrvalainena ainetevahetusel; seepärast kõikides niisugustes taimedes on väga levinud rakumahlas lahustumatud oblikhappekaltsiumi kristallid, mis moodustavad druuse, rafiide ning teissuguseid kristalle. Kuid väike kaltsiumi hulk on paratamatult tarvilik noorte kudede kasvamisel, ja kaltsiumi kõrvaldamisel toitelahusest võib märgata vesikultuurides järsku juurestiku kidumist.

Raud, nagu nägime, on tarvilik klorofülli tekkimisel; ilma rauata kujunevad klorootilised taimed. Sellega siiski tema ülesanne taimedes ei piirdu, kuna ta on ühtviisi tarvilik nii rohelistele kui ka mitterohelistele taimedele. Warburg (vt. § 73) annab temale tsentraalse koha hingamisprotsessis ja oletab, et ta võtab osa ka fotosünteesiprotsessist (§ 30).

Missuguse tähtsusega on taimede elus need väga väikesed mangaani, boori ja mõne teise mikroelemendi jäljed, mille tarvidus taimede edukaks kasvamiseks vesikultuurides on avastatud pärast kõige hoolikamalt puhastatud reaktiivide tarvitamisele võtmist, on seni veel tundmata. Nähtavasti tuleb neid ioone arvata taimedele vajalikkude katalüsaatorite hulka. Uuemad katsed ongi juba näidanud, et boor on eriliselt tarvilik suguelundite korrapäraseks moodustamiseks ning funktsioonimiseks.

§ 45. Mineraalainete tulek taime juurtesse. Kunstlikkude kultuuride toitelahuste koostis.

Võrdlemisi pika aja jooksul vaadati mineraalainete taimede juurtesse tulemisele kui lihtsale difusiooniprotsessile mullast. Eriti suurt tähtsust omistati sel puhul nn. transpiratsioonivoolule, s.o. vee liikumisele mullast juurtesse, sealt edasi varresse ning seda mööda ülesse lehtedesse (transpiratsioon, vt. § 13). Selle vaate kohaselt tuleb äärmiselt nõrga koondisega mulla vesilahus taime juurtesse peaaegu muutumatul kujul, tõuseb vart mööda üles ning muutub lehtedes vee aurumise tagajärjel kontsentreeritumaks. Ka transpiratsiooniprotsessi ennast vaadeldi kui üht vajalikumat tingimust taimede toitumisel mineraalainetega.

Edasised uurimused aga näitasid, et siin asjaolud on palju keerulisemad ja et taimesse tulevate ja seal kuhjuvate mineraalainete hulk pole sugugi võrdeline taimest läbimineva veehulgaga. Eriti näitlikud selleks on Hasselbrinck'i katsed tubakaistandikel Kuuba saarel. Kalliste sigaritubaka-sortide kasvatamisel kasutatakse seal nende taimede varjutamist marli abil tervete hektaaride ulatuses. Seejuures taimede poolt üldine tarvitatud veehulk väheneb tugevasti, kuid taimedesse kuhjuv mineraalainete hulk osutub isegi veel suuremaks kui varjutamatuil taimedel samades tingimustes.

Eriti käepärane on võrrelda taimesse tuleva vee ja mineraalsoolade hulka taimede kasvatamisel vesikultuurides. Paljude autorite rohkearvulised uurimused on näidanud, et peaaegu kunagi toitesoolade lahus ei tungi juurtesse samasuguses kontsentratsioonis, nagu seda taimedele antakse: liiga nõrga koondisega lahusest neelatakse soolad ära energilisemalt kui vesi, ning lahus muutub siin järjest nõrgemaks. Vastupidi — liiga kontsentreeritud lahusest võtavad taimed rohkem vett kui sooli, mispärast lahus sel korral muutub järjest kangemaks. Ja nii tuleb igale taimele, aga samuti ka iga taime veetarvitamise tingimuste kombinatsioonil valida vastav toitelahuse koondis.

Väga veenvaks tõendiks selle kohta, et soolade tulek toimub sõltumatult vee tulekust, on see kindel fakt, et mitmesugused soolad tulevad

taimesse lahusest erineva kiirusega ja et isegi sama soola an-ja katioonid tulevad taimesse ebavõrdse kiirusega. Meie kohtusime juba selle nähtusega ammoniaagi- ja lämmastikhappe-soolade toiteväärtuse vaatlemisel, kui eristame füsioloogiliselt hapusid sooli, milledest katioon neelati kiiremini kui anioon, mille tagajärjel lahus muutus hapumaks, ning füsioloogiliselt leelisesi, milledel — ümberpöördult — anioon neelatakse energilisemalt kui katioon.

See erinev üksikute anioonide ja katioonide neeldumine viib selleni, et taime juurtele antav toitelahus muutub alati oma koostises ja enamasti taimele ebasoodsas suunas. Seepärast on kasulik taimede kasvatamisel vesikultuurides aegajalt (harilikult 10—15 päeva järele) uuendada toitelahust värskega.

Üheks paremaks toitelahuseks, milles koostise muutumine taimede kasvades ilmneb kõige vähemal määral, on „klassikaline" Knopi lahus, mille koostis on järgmine: iga 1 liitri vee kohta — 1 g $Ca(NO_3)_2$, 0,25 g KH_2PO_4, 0,25 g $MgSO_4$, 0,125 g KCl ja Fe_2Cl_6 jäljed.

Üsna kasutatavaks on osutunud Hellriegeli lahus järgmise koostisega: 1 liitri vee kohta 0,492 g $Ca(NO_3)_2$, 0,136 g KH_2PO_4, 0,06 g $MgSO_4$, 0,075 g KCl ning Fe_2Cl_6 jäljed.

Huvitav on Crone'i lahus, kus osa sooladest peaaegu ei ole vees lahustuv ning lahustub ainult sedamööda, kuipalju neid taime juured vastu võtavad ning ära tarvitavad: 1 liitri vee kohta — 1 g KNO_3, 0,5 g $CaSO_4 . 2H_2O$, 0,5 g $MgSO_4 . H_2O$, 0,25 g $Ca_3(PO_4)_2$, 0,25 g $Fe_3(PO_4)_2$.

Lahused, mis sisaldavad endas lämmastikuallikana lämmastikhappe -kaaliumi või -kaltsiumi sooli, mis on füsioloogiliselt leelisesed, muutuvad taimede kasvamist mööda oma reaktsioonilt leeliseseks, avaldades taimedele kahjulikku mõju ning kutsudes esile — rauda mittelahustuvaks muutes — kloroosi. Viimasel ajal on sellele asjaolule suurt tähelepanu pööranud akadeemik D. N. Prjanišnikov, ja tema poolt on esitatud järgmise koostisega lahus: 1 liitri vee kohta — 0,24 g NH_4NO_3, 0,172 g $CaHPO_4.2H_2O$, 0,15 g KCl, 0,06 g $MgSO_4$, 0,334 g $CaSO_4.2H_2O$, 0,025 g Fe_3Cl_6, kus lämmastikuallikaks on lämmastikhappe-ammooniumi-sool, mis on füsioloogilselt neutraalne.

Eriti suur tähtsus on õigel toitelahuse koostisel taimede kasvatamise puhul liivkultuurides, kus toitelahuste vahetamine on seotud raskustega.

Seega osutub mineraalainete tulek juurtesse väga keeruliseks protsessiks. Tema esimeseks astmeks on soolade tulek mulla vesilahusest juurekarvakestesse ja juure pindkihi rakkudesse, kusjuures see tulek allub samadele seadustele, milledest oli juba juttu lahustunud ainete tuleku vaatlemisel taimerakkudesse üldiselt (vt. § 8). Siin on kaheldamatult suur tähtsus nende rakkude spetsiifilisel permeaablusel teatavatele ioonidele,

kuid ka neis rakkudes esinevate kolloidide Donnani tasakaalul, samuti ka aktiivsel ioonide neeldumisel rakkude poolt hingamisprotsessil saadava energia kulutamisega.

Eriti suuresti on uurijate tähelepanu viimastel aastatel köitnud küsimus ioonide rakkudesse tulekust sõltuvuses juurte hingamisega. Rea autorite, nagu Hoagland'i, Petri, Lundegårdh'i, Sabinin'i jt. uurimused on selgeimalt kinnitanud, et juurte hingamine on vajaline eeltingimus edukaks soolade neelamiseks nende poolt, ja sellega on leidnud seletuse juba ammu tuntud tõsiasi, et mulla kui ka toitelahuste õhustamine soodustab taimede kasvamist.

Selles suhtes on eriti instruktiivsed hiljutised Hoaglandi (1936) uurimused vesikultuurides kasvatatud odrataimede juurtega. Igaks katseks ta võttis 168 taime ning kasvatas neid täiesti võrdsetes tingimustes. Ühes katses soolade neeldumisega, mis kestis 24 tundi, puhuti ühel juhul läbi toitelahuse õhuvool, teisel juhul aga lämmastikuvool (mis aga sisaldas ühtlasi ka hapniku jälgi). Niisuguse kahe katse tulemused on kujutatud joonisel 12 (lk. 46) millest nähtub, et nii katiooni K kui ka haloidide aniooni ja NO_3 neeldumine toimus mitmekordselt kiiremini õhu juuresolekul kui lämmastiku korral. Graafiline kujund näitab, et üksikute ioonide kuhjumine ei toimu selles proportsioonis nagu toitelahuses, vaid et iga ioon neeldub iseseisvalt.

Seose iseloom hingamise ja ioonide neeldumise vahel pole senini leidnud veel lõplikku selgitust ja mitmed autorid vaatavad sellele eriviisi. Lundegårdh arvab, et siin etendab peaosa H^+ ja HCO_3^- ioonide vahetamine, mis tekivad hingamisprotsessil ning suunduvad protoplasma pindkihtidesse, — ümbritsevas lahuses esinevate katioonide ja anioonide vastu. Aga kuna hingamise tugevust määrab suurel määral hingamise materjali — süsivesikute — juurdevool ja kuna viimase aine juurdevool omakorda sõltub fotosünteesi intensiivsusest, mis on taime organismis ainukeseks süsivesikute allikaks, siis nende uurimustega määratakse kindlaks ka tiheda seose olemasolu nii orgaaniliste ainete kogumise kui ka mineraalsoolade kuhjumise vahel taimedes. Hoagland arvab samuti, et süsivesikute vool juurtesse on suure tähtsusega anorgaaniliste ioonide tungimisel juuresse, kuid ta annab sellele seosele teissuguse seletuse. See küsimus pole seega veel lõplikult lahendatud.

Taime eluliste põhiprotsesside, nimelt fotosünteesi, hingamise ja mineraalsoolade vastuvõtmise vastastikune sõltumus võib olla üheks selgeks näiteks selle kohta, kui tähtis on taime elu üksikute protsesside uurimisel teostada seda mitte isoleeritult, mitte teistest protsessidest ega ka kogu organismi elust kui tervikust eraldatult, vaid tihedas vastastikuses

seoses, ja ka selle kohta, kui tarvilikuks ning viljakandvaks osutub taimefüsioloogias dialektilise materialismi metodoloogia rakendamine, mille üheks põhinõudeks on, et kõiki organismi funktsioone tuleb tundma õppida nende vastastikuses seoses üksteisega.

§ 46. Taimede mineraalne toitumine looduslikes muldades.

Looduslikes muldades on taimede mineraalse toitumise olukord mitmekordselt keerulisem kui kunstlikes kultuurides, kuna siin taim kohtab mitmesuguste elementide palju erilaadilisemaid ühendeid, mis on tihedas vastastikuses toimes üksteisega. Ainult väike osa mullas leiduvatest mineraalsooladest on vees lahustunud, moodustades nn. mullalahuse, mida taimed võivad imeda otseselt. Palju suurem osa sooladest on adsorbeeritud mulla kolloidsete osade poolt või esineb tahkel kujul — vees lahustumatute mineraalidena ning orgaaniliste ainetena.

On juba ammu selgitatud, et kõige rammusamastki mullast saadud mullalahus sisaldab eneses nii vähe toitesooli, et see ei kindlusta taimede normaalset arenemist. Selles võib kergesti veenduda, kasvatades taimi mitte mullas, vaid teatavast mullakihist läbinõrgunud vesilahuses. Siit selgub, et taimedel peab olema võime kasutada nii adsorbeeritud kui ka lahustumatuid mineraalaineid.

Mulla võimet adsorbeerida ja tugevasti kinni hoida lahustunud aineid nimetatakse tema neelamisvõimeks, kolloidset mulla osa aga, mis seda võimet põhjustab, nimetatakse mulla neelamiskompleksiks. Mitmesuguste ainete neeldumisnähtus mullas, eriti katioonide neeldumine, on üksikasjaliselt läbi uuritud Gedroiz'i poolt, kelle klassikalised tööd on toonud selgust sellesse küsimusse, mis kaua aega osutus väga segaseks. Gedroiz eristab viit liiki neelamisvõimeid: 1) mehhaanilist, 2) füüsikalist, 3) füüsikokeemilist, 4) keemilist, 5) bioloogilist. Nendest peab ta kõige tähtsamaks füüsikokeemilist, mida ta teisiti nimetab veel vahetusvõimeks.

Mehhaaniline neelamisvõime on mullale omane samuti nagu igale poorsele kehale ja seisab selles, et muld hoiab kinni endas pisiosakesi, mis sogasest, temast läbikurnuvast veest toore suspensioonina mulda jäävad. Füüsikaline neelamine on selle nähtuse tulemuseks, et mulla tahke faasi kokkupuutepinnal mullalahusega tekib pindpinevus, mis kutsub esile lahustunud ainete kontsentratsiooni tõusu tahkete mullaosakeste pindadel. Niisugune ainete külgetõmbamine tahkete kehade pindade poolt kannab üldiselt adsorptsiooni nimetust, ja seda kasutatakse laialt tehnikas, näit. suhkrulahuste puhastamisel loomalise söe abil. Füüsikalise neeldumise tugevus on tihedas sõltuvuses mulla mehhaani-

lisest koostisest: mida peenemad on mulla osakesed, seda suurem on nende pindade summa ning seda tugevamad adsorptsiooninähtused.

Niisugusele tihenemisele mulla tahkete osakeste pindadel alluvad peamiselt terved mulla vees lahustunud elektrolüütide molekulid. Füüsikaline neelamine tekitab ebaühtlast mullalahuse kontsentratsiooni: just mullaosakeste pindade ligidal on lahuse koondis kõige suurem ja muutub nendelt pindadelt kaugenemisega nõrgemaks. Mõningad ained ilmendavad negatiivse adsorptsiooni nähtust: nimelt, nende osakesed ei tõmbu mullaosakeste ligi, vaid tõukuvad nendest eemale. Niisugusteks aineteks on mõned anioonid, näiteks Cl^- ja NO_3^-, mida seetõttu mulla osakesed ei neela, vaid mis kergesti mullast välja uhutakse.

Kõige suurema tähtsusega taimede toitumisel on füüsiko-keemiline ehk vahetuslik mulla neelamisvõime. See seisab selles, et muld võib mõne osa katioonidest, mis leiduvad tema tahketes osakestes, ümber vahetada ekvivalentse katioonide hulgaga, mis peituvad mullaosakestega kokkupuutuvas lahuses. Sel korral neeldunud katioonid kaovad mullalahusest ning lähevad üle mulla tahketesse osakestesse, kuna nende asemele läheb lahusesse vastaval hulgal teisi katioone. Sellest protsessist võtavad osa nii mulla orgaaniline osa, nn. huumus, mis moodustab enesest adsorptsioonilise ühendi orgaanilistest kolloididest, taimeliste ja loomaliste jäätmete laguproduktidest mitmesuguste katioonidega, peamiselt Ca ja Mg, kui ka „tseoliitse" mulla osaga, mida Gedroiz määrab kui liitset alumosilikaatset kompleksi, mis võib asendada oma aluseid soolalahuste alustega. Neid katioone ehk aluseid, mis on mulla neelamiskompleksis ning on võimelised teistega asenduma, nimetatakse mulla neeldunud ehk asendunud alusteks. Nendeks on suurel enamikul juhtudest samuti kaltsium ja magneesium, millistega soolakupinnastes ühineb veel naatrium, kuid hapudes muldades vesinik. Mulla seos neeldunud katioonidega on väga tugev, ja neid võib mullast kätte saada ainult teiste katioonidega väljatõrjumise teel.

Keemilist ainete neelamist mulla poolt võib tähele panna neil juhtudel, kui mullasse viidud aine annab mullalahuse ainetega lahustumatuid ühendeid, mis välja langevad sademena ning liituvad sel viisil mulla tahke faasiga. Seesuguseid nähteid võib tähele panna näiteks fosforhappesoolade viimisel mullasse, milles on rikkalikult kaltsiumisooli; seejuures tekib raskesti lahustuv trikaltsiumfosfaat — $Ca_3(PO_4)_2$. Keemilise seostamise nähtused põhjustavad mullas peamiselt fosforhappe ning vähemal määral väävelhappe anioonide neeldumist.

Bioloogiline neeldumine on mullas elutsevate mikroorganismide — bakterite, seente jt. — elutegevuse järelduseks. Imades enda kehadesse nende toitumiseks tarvilikke katioone ja anioone ning viies neid sel

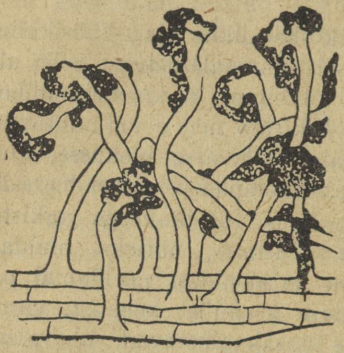
viisil mulla reaktsioonide ringist välja, nimetatud organismid soodustavad ühtede või teiste ühendite immobilisatsiooni, mis võivad uuesti üldisesse ainete ringkäiku tagasi sattuda alles pärast nende organismide suremist ning nende kehade mädanemist. Siia kuulub õieti ka mullaainete neelamine taimede juurte poolt.

Muldade neelamisvõime, eriti füüsiko-keemiline ja füüsikaline, on väga suure tähtsusega taimede toitumisel mineraalainetega. Selle abil toimub mullasse viidud väetisainete, näit. kaaliumi- ja amooniumiühendite kinnitamine mullaosakeste külge, mis takistab nende väljauhtumist, kuid jätab need samal ajal taimedele kättesaadavasse olekusse, kuna neid võidakse uuesti välja tõrjuda neelamiskompleksist asendusreaktsiooni teel. Füüsiko-keemiline neeldumine koos füüsikalisega takistab mullalahuse kontsentratsiooni ülemäärast tõusmist, näiteks muldade kuivamisel või nende väetamisel, viies osa katioonidest neeldunud olekusse. Lõpuks ta reguleerib veel mullalahuse keemilist koostist, varustades seda kahevalentsete ioonidega, mis tasakaalustavad ühevalentsete Na ja K tegevust. Olemuselt ongi terve see mullasoolade neeldumisprotsess taimede juurte kaudu suures osas asendusreaktsioon juurekarvakeste ja mulla neelamiskompleksi vahel, mis toimub mullalahuse kaasabil.

Niisugused asendusreaktsioonid muutuvad tunduvalt kergemaks, kui andev- ja imevpind asetuvad võimalikult ligistikku teineteisega, mis mullas asetsevate taimede juurte juures teostatakse sel viisil, et juurekarvakesed liibuvad harilikult väga tihedasti mullaosakeste külge (joon. 75); seepärast on noored ja tihedasti juurekarvakestega kaetud juured mullast väljavõtmise korral nagu kaetud mullatupega, ja neid pole võimalik ilma vigastusteta uhtumise teel vabastada nende külge liibunud liivaterakestest (joonis 76).

Niisugusel tihedal kokkupuutumisel on veel teissugune tähendus. Taimede juured osutuvad seega võimeliseks imama mitte üksi lahuseid ja adsorbeeritud aineid, vaid nad võivad ka ise lahustada lahustamatuid või raskesti lahustatavaid aineid. Seesuguse võime avastas taimejuurtel juba Sachs üsna lihtsa menetlusega, mis hiljem on leidnud laialist kasutamist demonstratsioonikatsena. Mullasse asetatakse viltu või rõhtsuunas hästi poleeritud marmorplaat ning istutatakse selle kohale mõni taim, soovitatav liblikõieline. Mõne aja pärast, kui juured on juba hästi arenenud ja osa nendest, kohates oma teel marmorplaati, on tihedasti selle külge liibunud, võetakse plaat mullast välja ning pestakse puhtaks: poleeritud pinnal võib nüüd selgesti näha juurte kohtadele söövitatud vaondeid (joon. 77). Samal viisil võib avastada ka juurte poolt fosforiidi lahustamist, mis vees on täiesti lahustumatu;

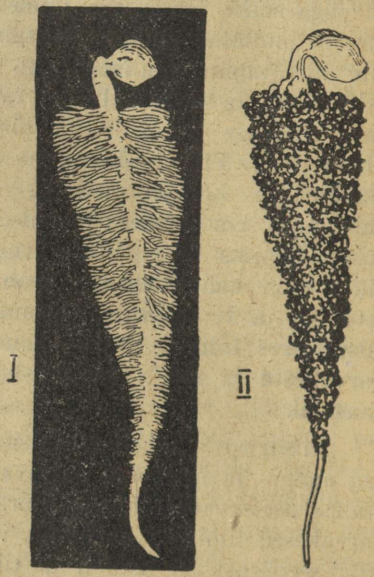
sellepärast isegi vesikultuuridesse on hakatud mõnikord paigutama osa toiteainetest vees lahustumatute ühenditena, mis järkjärguliselt taimede poolt nende kasvamist mööda lahustatakse ning ära kasutatakse (Crone'i lahus, milles antakse $Ca_3(PO_4)_2$ ja $Fe_3(PO_4)_2$, mis vees ei lahustu).



Joon. 75. Juurekarvakeste kleepumine mullaosakeste külge.



Joon. 77. Marmorplaadi-tükike taimejuurte söövitusjälgedega.



Joon. 76. Sinepitaime idandid: I — kasvatatud niiskes õhus, II — kasvatatud mullas, kus mullaosakesed, mis on kleepunud juurekarvakeste külge, moodustavad nn. muldtupe.

Lahustamise mehhanism on sisuliselt senini veel lõplikult selgitamata. Tähtsat osa etendab seejuures süsihappegaasi eritumine juurtest, mis tõstab paljude ainete — nende hulgas ka süsihappesoolade — lahustumist vees. Mõned autorid (Mazé, Šulov) on teinud kindlaks, et peale CO_2 taimede juured eritavad veel õunhapet, suhkruid ja teisi orgaanilisi ühendeid. Raskestilahustuvate ühendite lahustamisel etendavad väljapaistvat osa veel füsioloogiliselt hapud soolad, nagu näiteks $(NH_4)_2SO_4$ (vt. § 37), mis juurte tegevuse mõjul, mil neelatakse energilisemalt katiooni, võivad tunduvalt tõsta keskkonna happesust. Nii näiteks läks Prjanišnikov'il korda tõestada, et kõrrelised võivad

kasutada vees lahustumatuid fosforiite ainult sel juhul, kui viiakse mullasse lämmastikku $(NH_4)_2SO_4$ kujul; salpeetriga väetamise korral kõrreliste juured ei suuda lahustada fosforiiti.

Vees raskesti lahustuvate mineraalide — nagu fosforiidi — lahustamist ja kasutamist kergendab veel see asjaolu, et nende energilise neeldumise tõttu mullalahusest muutub nende ainete koondis mullalahuses kogu aeg väiksemaks, mis sunnib nendest ainetest lahusesse minema ikka uusi ja uusi hulki. Paljude niisuguste ainete lahustumist soodustab ka mullalahuse küllastumine taimejuurte hingamisel erituva CO_2 — vähemalt juurte vahetus läheduses. Lõpptulemusena võib juuresüsteemi mõjul toimuda vees lahustumatute ainete suhteliselt kiire lahustamine.

Tähtsaks teguriks mulla mineraalainete lahustamisel osutub lõppeks veel bakterite tegevus. Väga paljud mullabakterid, nagu näiteks tselluloosi käärivad bakterid, eritavad oma ainetevahetuse produktidena mitmesuguseid happeid, peamiselt võihapet ja piimhapet. Seepärast huumuserikastes muldades, mis on rikkad mikroorganismidest, toimub näiteks fosforiitide lahustumine kiiremini ja kergemini kui huumusevaestes kehvades muldades. Eraldada bakterite tegevust juurte tegevusest on võimalik ainult steriilsetes kultuurides, kuid kahjuks puuduvad meil senini meetodid, mis võimaldaksid täielikult steriliseerida looduslikke muldi nende omadusi põhjalikult muutmata, mikspärast pole võimalik rakendada looduslike muldade juures taimede kasvatamist steriilsete kultuuride põhimõtteil.

Lõpuks pole ka mulla vesinikuioonide kontsentratsioon ilma mõjuta raskesti lahustuvate ühendite omastamisel (§ 50). Hapudes leetelistes muldades, nagu esmakordselt näitasid Engelhardt'i katsed, kasutavad kõrrelised fosforiiti paremini kui nõrgalt leeliseses mustmullas. Kuna aga üheks tähtsamaks teguriks, mis määrab mulla aktiivse reaktsiooni, on mullas leiduva süsihappekaltsiumi hulk, siis selle soola hulk pole ka mõjuta raskesti lahustatavate ühendite lahustamisel juurte poolt. Nii on korduvalt märgitud, et liigne kaltsiumisoolade hulk, mis põhjustab mulla leelisest reaktsiooni, võib paljudel taimedel kutsuda esile kloroosi, mis on ühenduses rauasoolade üleminekuga lahustumatusse vormi. Eriti selgesti väljendub niisugune „kaltsiumi-"kloroos lupiinide juures, aga ka teistel liblikõielistel taimedel, mis pole seetõttu üldse võimelised kasvama lubjarikastel muldadel.

§ 47. Mulla toitlusväärtuse määramisviisid. Vegetatsiooni- ja põllumeetodid.

Vahekordade äärmine keerulikkus, mida võib tähele panna mulla mineraalainete omastamisel taimede poolt, ei võimalda päris täpselt

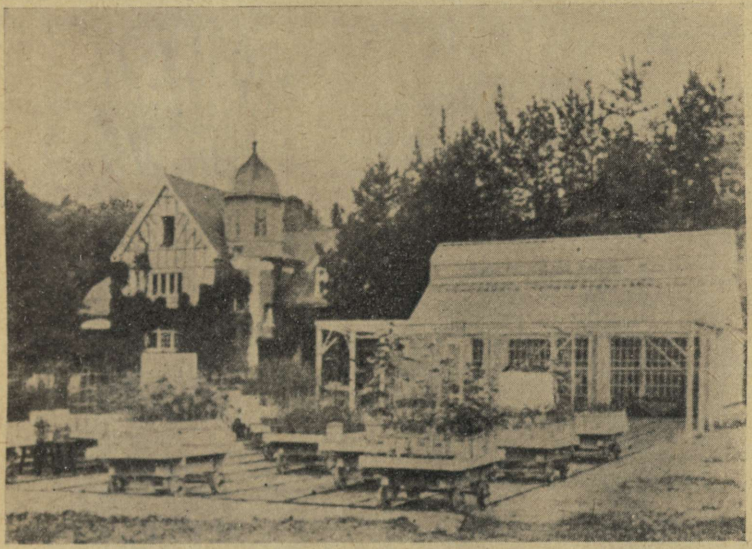
määrata mulla viljakandvusastet ainuüksi keemiliste analüüside põhjal. Kui teostada täielik mulla analüüs, siis isegi kõige kehvemates muldades leidub taimedele vajalikke elemente sellisel hulgal, mis ülejäägiga võivad katta kõik taimede nõuded mineraalainete suhtes. Kuid niisugune täielik analüüs ei anna veel mingisugust vastust küsimusele, missugusel kujul — kas omastataval või mitteomastataval — need elemendid esinevad mullas. Mulla täielik analüüs näitab meile ainult mineraalainete potentsiaalset hulka, mis võivad saada taimedele kättesaadavaks alles pärast kõikide murenemisprotsesside lõppemist. Ainult lämmastikust toitumise tingimuste kohta annab täielik analüüs küllaldasi andmeid, sest et lämmastikku sisaldavad mulla osised on võrdlemisi kergesti ja kiiresti üleviidavad taimedele kättesaadavateks ühenditeks. Siiski soistes turbamuldades nende tugevasti happelise reaktsiooni tõttu (mis takistab ammonifitseerivate bakterite tegevust, kes lagundavad orgaanilisi lämmastikuühendeid ühes ammoniaagisoolade tekkimisega) osutub isegi lämmastik nii tugevasti seostatuks, et pole kättesaadav taimede juurtele.

Mulla üldise analüüsi andmed on seega suurendatud taimedele tõeliselt kättesaadavate mineraalainete tagavarade väljaselgitamise seisukohalt. Teiselt poolt — mullalahuse või mullast kunstlikult valmistatud vesilahuste analüüs annab meile samuti ebaõige kujutluse mulla toitlusväärtuse kohta, kuid veaga teises suunas, nimelt liigvähesuse poolel. Meie just alles nägime, et taimede juured võivad lahustada aineid suuremal määral kui puhas vesi.

Et jõuda ligemale nendele tingimustele, mis esinevad taimede kasvatamisel, kasutatakse sageli mulla hapusid leotisi, leotades muldi 1% soolhappe lahuses või mitmesuguse koondisega sidrunhappe või sidrunhappe-ammooniumi lahustes. Viimast võtet kasutatakse spetsiaalselt mulla omastatavate fosfaatide hulga selgitamisel. Need võtted annavad arve, mis on lähedasemad taimede lahustamisvõimele, kuid needki on vaid umbkaudsed, kas või juba seepärast, et mitmesugustel taimedel on erinev ainete lahustamisvõime.

Puhtkeemiliste mulla-analüüside puudused sundisid pöörduma teissuguste meetodite poole, kus reaktiiviks mullastiku viljakandvuse kohta on taimed ise. Põhiliseks seesuguseks meetodiks on vegetatsiooniline meetod, mis on välja töötatud peamiselt põllumajanduslikkude katseasutuste teenistujate poolt (Hellriegel ja P. Wagner — Saksamaal, Kossovitš ja Prjanišnikov — meil). Vegetatsioonilise katse aluseks on taimede kasvatamine looduslikel muldadel erilistes klaas- või metallanumates, mis mahutavad 5 kuni 100 kg ja enamgi mulda võimalikult arvestusele alluvate ning reguleeritavate välistingimuste juures: nimelt, — niiskus hoitakse mullas kindlal tasemel anu-

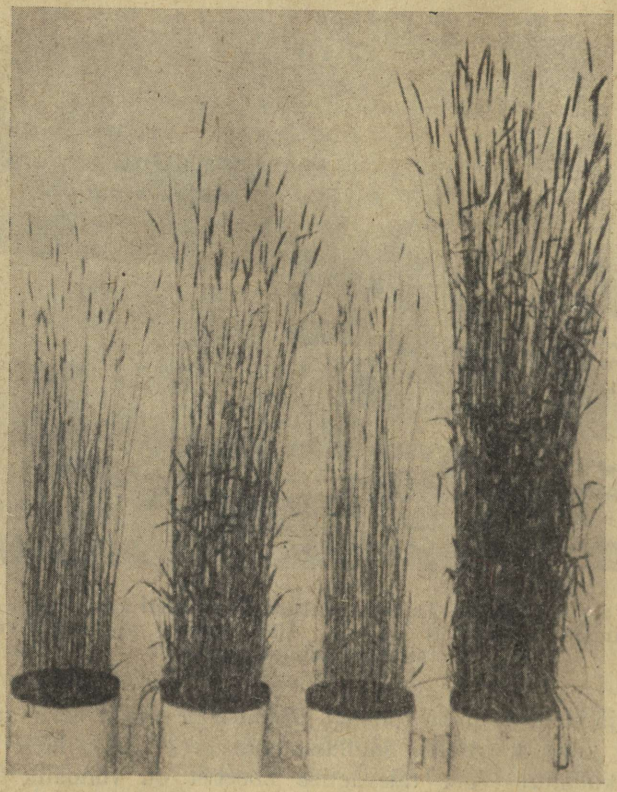
matesse igapäevase vee juurdevalamisega kuni määratud kaaluni; igasse anumasse paigutatakse täiesti ühesugune hulk ühetaolist ja hästi läbisegatud mulda; anumad asetatakse vagonettidele, millega nad sõidutatakse hea ilmaga välja lahtisele väljakule, vihmase ja tuulise ilma puhul aga selleks ehitatud klaasist vegetatsioonimajakestesse (joon. 78).



Joon. 78. Üleliidulise Taimekasvatuse Instituudi kasvuhoone Puškino linnas Leningradi ligidal. Vagonettidel asetsevad kasvuanumad taimedega.

Mulla järeleproovimine toimub järgmiselt: teatud arvu anumatesse, tavaliselt 2 kuni 4, viiakse mullasse täisväetis, s. o. kõik tarvilikud toiteained, kusjuures selle täisväetise koostist on võimalik mõnevõrra lihtsustada, võrreldes toitelahustega vesikultuuride tarvis, sest et peaaegu igas mullas leidub küllaldaselt Ca, Mg ja S, mispärast on tarvis lisandada ainult N, K ja P. Samasugune arv anumaid ei saa mingisugust väetist. Need kaks seeriat jäävad kontrolliks, kusjuures esimene märgib maksimaalset taimede arenemist, mis antud tingimustes on võimalik saavutada, kuna teine — minimaalset. Ülejäänud anumatesse viiakse mingisugune üksainus toiteaine, näiteks ühte seeriasse ainult lämmastikuühendid, teise — kaaliumisoolad, kolmandasse — fosforhappesoolad. Katse kestab terve vegetatsooniperioodi ning selle lõpul võrreldakse taimede saake mitmesugustes anumate seeriates. Kui seejuures selgub, et mingisuguse ühe väetisaine, näiteks lämmastiku lisandamine

tõstab järsult saagiandi ning viib seda peaaegu maksimumi tasemele, siis see on viiteks, et nimelt lämmastikust ongi mullas puudus. Kui vastav efekt saavutatakse fosforhappeliste väetistega, siis see viitab fosforipuudusele mullas. Kui aga lõppeks ühekülgse väetise viimine mulda



A B C D

Joon. 79. Mitmesuguste väetiste mõju nisule: A — nõu ilma väetisteta, B — väetatud tšiili salpeetriga, C — kaaliumi ja fosforsooladega väetatud, D — on saanud täisväetise. Lämmastiku puudumisel K ja P ei avalda mingit mõju, kuid salpeetri viimine mulda tõstab saagiandi tunduvalt.

osutub puudulikuks ega suuda tõsta saaki maksimaalse suuruseni, siis korraldatakse katsed kombineeritud väetisainetega, näiteks K ja P, K ja N, P ja N, ja selle järgi, missugune nendest kombinatsioonidest annab kõige parema efekti, võib otsustada, missugustest ühenditest on mullas kõige suurem puudus. Niisuguste katsetega läks Wagner'il

korda näiteks väga näitlikult selgitada, et liblikõielised taimed omastavad õhkkonna lämmastikku: ta avastas, et need taimed mitte sugugi ei reageeri salpeetri viimisele mullasse (joon. 79 ja 80).

Vegetatsiooniline meetod annab väga väärtuslikke näpunäiteid mullas olemasolevate nende või teissuguste taimede toiteainete kohta ja selle kohta, missuguseid kindlaid väetisaineid on tarvis mullale lisan-



A B C D

Joon. 80. Mitmesuguste väetiste mõju hernele: A — nõu ilma väetamata, B — väetatud tšiili salpeetriga, C — väetatud K - ja P - sooladega, D — on saanud täisväetise. Salpeetri andmine ei avalda mingisugust mõju, kuna mügarbakterite tegevuse tagajärjel hernel pole lämmastikupuudust.

dada. Täpseid andmeid ainete hulga kohta ta siiski anda ei suuda, sest et anumates on taimede juured koondatud palju väiksemale mullakogusele kui põllutingimustes, mispärast nõudlus väetiste järele on anumates alati suurem kui põllul. Seepärast täpsemaks määramiseks, missugust väetisainet ja kuipalju tuleb anda antud mullale, on kindlam kasutada põllulappide-meetodit, jagades katsemaa-ala ühesuurusteks lappideks ning andes igale lapile kindlat väetist või väetisainete kombinatsiooni. Arvestades iga katselapi saaki eraldi, on kerge teha järeldusi mul-

lale vajalike väetisainete kohta. Niisugust selgitusviisi kasutatakse laiaulatuslikult katsejaamades ja katsepõldudel. Boussingault' luulelise väljenduse järgi, mida armastas tsiteerida Timirjazev: kasutades seda meetodit, meie küsime taimelt eneselt, millest temal antud mullas on puudus.

Palju kiirema vastuse küsimusele, kuipalju ja missuguseid aineid võib taim antud mullast saada, võimaldab uus Neubauer'i menetlus. Selle menetluse oluline osa seisab järgmises: lamedas klaaskausis kasvatatakse väikesel mullakogusel (100 g) suur arv (kuni 100 tükki) idandeid 2—3 nädala vältel, mille järel taimekesed eraldatakse mullast, kuivatatakse ja analüüsitakse hoolikalt. Oletatakse, et selle aja vältel taimekesed pidid suutma välja imeda mullast kõik neile kättesaadavad mineraalained ja et need üksikute elementide, esijoones fosfori ja kaaliumi kogused, mida taimede analüüsimisel suudetakse leida (seemnetes leiduv osa maha arvatud), vastavad täpselt nende elementide mullas leiduvaile kogustele, mida taimed sealt võivad kätte saada. Neubaueri meetod on kaheldamatult teravmeelne, kuid ta pole rakendatav igasuguste muldadega. Peale selle — arvestades väga väikeste ainete-kogustega, ta nõuab väga tundlikke ja täpseid keemilise analüüsi meetodeid, sest et 100 g mulla ümberarvutamisel tervetele hektaaridele on tegemist hiigelsuurte korrutistega, mis iga analüüsi viga suurendavad mitme tuhande kordselt. Senini on see meetod igal juhul veel väga kaugel sellest, et muutuda üldiselt vastuvõetavaks.

Väga käepäraseks ja kiireks osutub ka mulla toiteväärtuse määramise meetod, kus katsemullal kasvatatakse hallitusseent *Aspergillus*, mis on esitatud Butkevitš'i (1909) poolt ning üksikasjaliselt hiljem viimistletud Niklas'e poolt. See meetod põhineb sellel, et hallitusseened reageerivad mitte vähem järsult vajalise mineraalelementide olemasolule kui kõrgemad taimed. Mullas leiduvate vajaliste elementide, eriti kaaliumi ja fosfori koguse näitajaks on siin nimetatud seente mütseeliumi kaal, kusjuures nende nõuete rahuldamiseks orgaaniliste ainete poolest tuleb mullale lisandada sahharoosi ja sidrunhapet.

§ 48. Saagihulga sõltuvus toiteainete hulgast. Miinimumi-seadus ja kasvutegurite toime seadus. Nende kriitika.

Selle selgitamine, missugust või missuguseid elemente on mullas puudulikult, on vajaliseks eelduseks kunstväetiste kasutamisel. Kunstväetiste all, erinevalt „naturaalväetistest," milledeks on sõnnik ja mitmesugused orgaanilised jäägid ning jäätmed, mõistetakse mitmesuguseid mineraalühendeid ja sooli, mida osaliselt toodetakse maa seest, nagu

näiteks tšiili salpeeter, fosforiidid ja kaaliumisoolad, osaliselt aga saadakse kõrvalainetena mitmesugustes keemiatööstustes, nagu näiteks väävelhappe-ammoonium, mida saadakse koksiahjudes koksi valmistamisel ning valgustusgaasi puhastamisel, või toomasjahu, mida saadakse fosforit sisaldavate maakide väljasulatamisel, osaliselt aga valmistatakse spetsiaalsetes tehastes, nagu norra salpeeter või sünteetiline ammoniaak. Erinevalt naturaalväetistest, mis sisaldavad endas kõiki taimedele vajalikke elemente, on kunstväetised ühekülgsed ning sisaldavad ainult üht või kahte tarvilikku elementi. Seepärast näiteks kaaliumväetise kasutamine pinnasel, mis on vähe viljakandev fosfori vähesuse tõttu, ei vii kuigi tunduvalt saagi suurenemisele. Ühenduses sellega intensiivse põllunduse juures, koos kunstväetiste kasutamisega, omandab suurt tähtsust katsejaamade võrgu arenemine, kus selgitatakse kohalikkude muldade väetamise vajadusi ühe või teise taimekultuuri puhul.

Kunstväetiste kasutamine on tihedalt seostatud miinimumiseadusega, mis esmakordselt püstitati Liebig'i (1840) poolt kunstväetiste sisseviimisel agronoomilisse praktikasse ja mille hiljem üksikasjalisemalt välja töötas Hellriegel. Selle seaduse kohaselt määrab saagi suuruse mullas esinevatest tarvilistest elementidest selle elemendi hulk, mida on mullas kõige vähem, s. t. mis esineb miinimumis, ja ühes selle elemendi koguse tõstmisega mullas saagiand suureneb võrdeliselt annuste hulgaga kuni piirini, mil miinimumis olevaks osutub mõni teine element.

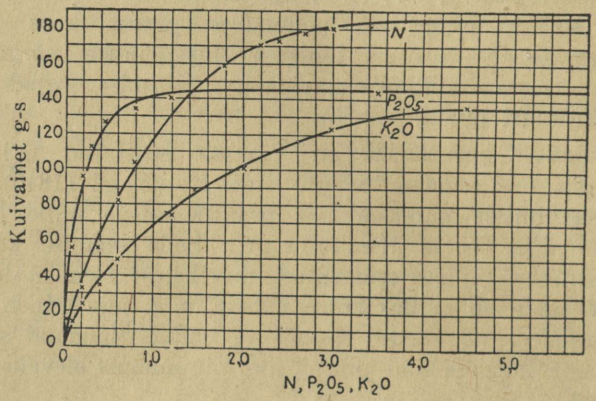
Nii näiteks leidis Hellriegel ühes oma katsetest, et vegetatsiooniaanuma mullasse 28 mg lämmastiku lisandamisel oli saak 2,99 g, 56 mg puhul — 5,70 g, 112 mg — 10,80 g, 224 mg — 21,07 g, s. t. kõige selle aja vältel, mil lämmastik oli miinimumis, iga lämmastikuannuse suurendamine kahekordselt kutsus esile ka saagianni ligikaudse kahekordistumise.

Hiljem hakati miinimumi-seadust rakendama mitte üksi saakide mõjustamise puhul tuhaelementide doseerimisel, vaid ka kõikide teiste tegurite puhul, mis määravad taimede arenemise, nimelt valguse, vee, temperatuuri jt. puhul. Sellisel laiendatud ja mõnevõrra ümbertöötatud kujul on miinimumi-seadus saanud Blackman'i poolt formuleeritud piiravate tegurite seaduse aluseks, millest oli juba juttu § 34.

Liebigi poolt püstitatud miinimumi-seadus etendas väga tähtsat osa väetusõpetuse arenemisel ja on selle teadlase suurimaks teeneks. Kuid käesoleva ajani on mitmete teadlaste rohkearvuliste uurimuste kaudu täie usutavusega kindlaks tehtud, et üksikud väetised mõjuvad mitte sõltumatult teineteisest, nagu oletasid Liebig ja tema järglased, vaid et

nende vahel võib tähele panna keerulisi vastastikuseid mõjustusi ja et taimele pole kaugeltki ükskõik, missuguses vahekorras ta saab vajalikke elemente. Meie teame näiteks, et lämmastikuhulga suurendamine tõstab taime vajadust fosfori ja kaaliumi suhtes ja et taimede nõudlikkus mineraalainete kohta varieerub tugevasti sõltuvuses kliimalistest tingimustest, eriti niiskusetingimustest jne.

Miinimumi-seadust kritiseeris väga tõsiselt oma töödes saksa teadlane Mitscherlich ja tema kaastöölised. Mitscherlich juhtis tähelepanu sellele, et proportsionaalsust mingisuguse toiteaine hulga ja saagi suuruse vahel võib täheldada ainult võrdlemisi kitsastes piirides ja et antud aine



Joon. 81. Saagihulga sõltuvus väetiste hulkade tõusust Mitscherlichi järgi.

üldmassi suurenemise juures sellele ikka uute ja uute hulkade lisandamine annab saagis ikka vähema ja vähema efekti ning lõppeks ei mõju üldse enam saagi tõstmisele. Graafiliselt väljendub see suhe mitte sirgjoonena, mis vastaks lihtsale proportsionaalsusele, vaid logaritmilise kõverjoonena (joon. 81). Matemaatiliselt väljendas Mitscherlich seda suhet järgmise valemiga:

$$\frac{dy}{dx} = (A - y) \cdot K,$$

kus A on maksimaalne saagisuurus, mis üldse on võimalik saavutada, y — reaalselt saadud saak, x — aine hulk, mille mõju uuritakse, ja K — muutumatu suurus (konstant).

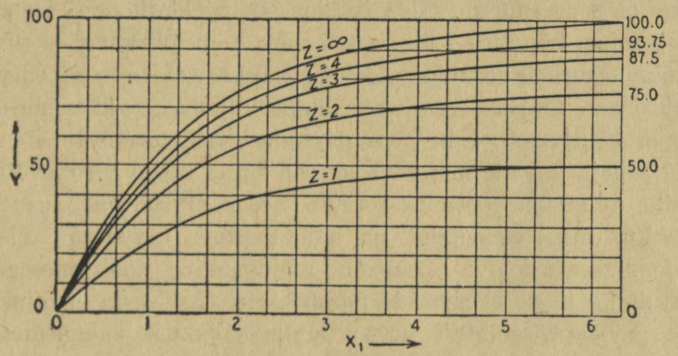
Integreerimise ja mõningate ümberasetamiste järele saadakse arvutamiseks sobiv valem järgmise kujuga:

$$\log (A - y) = \log (A - y_0) . KX,$$

kus y_0 — vastab saagile täiesti väetamatult pinnaselt. Teades seda suurust, samuti tarvitatud väetisaine hulka ja seejärel saadud saagihulka ja lõpuks maksimaalset saagihulka, võib välja arvutada ka konstandi K.

Mitscherlichi järgi see konstant ei sõltu sugugi taimest ja ta määratakse ainuüksi antud saagifaktori loomuga. Selle valemi järgi on saagi tõus, mis on saadud teatava väetisaine hulga lisandamisel mullale, proportsionaalne tõelise saagi ja maksimaalse saagi vahega, mispärast ta ka pidevalt väheneb reaalse saagi lähenemist mööda maksimaalsele saagile. Seda saagihulga sõltuvust järjest suurenevatest väetisaine-hulkadest Mitscherlich nimetas mitte enam miinimumi-seaduseks, vaid kasvutegurite toime seaduseks. Arvestades seda, et iga uus mullale antava väetisaine lisahulk kutsub esile ikka järjest väiksema saagiefekti, seda seadust kõrvutatakse kodanlikus teaduses esiletõstetava mulla viljakandvuse vähenemise „seadusega". Nimetatud „seaduse" ebatõde ei kutsu praegusel ajal enam esile kahtlusi ja sellest on juttu edaspidi.

Mitme teguri üheaegsel koosmõjul, s. o. üheaegsel mitme toiteaine hulga suurendamisel, leidis Mitscherlich samuti olulisi kõrvalekaldumisi miinimumi-seadusest selle puhtal kujul ja kinnitas, et ühe toiteaine hulga suurendamine kõvendab mõnevõrra ka teiste toiteainete posi-



Joon. 82. Saagianni sõltuvus (y) kahe teguri üheaegsel muutumisel (x ja z).

tiivset efekti. Nii lämmastikupuuduse korral mullas viimase väetamine kaaliumiga tõstab siiski veidi saaki, kuigi miinimumi-seaduse puhtakujulisel rakendamisel seda ei peaks olema. Kahe teguri üheaegset mõju saagiannile kujutab graafiliselt joon. 82.

Mitscherlichi poolt esitatud valemid kutsusid esile rea vastuvaidlusi ja parandusi teiste autorite poolt. Russell (Rothamstedi katsejaamast) tegi kindlaks, et väga väikeste mineraalainete annuste korral

mullale nende ainete mõju osutub märksa nõrgemaks, kui seda nõuab Mitscherlichi seadus, ning seletab seda nähtust asjaoluga, et need väikesed ainetekogused adsorbeeritakse mulla poolt eriti kindlalt.

Iseäranis teravaid kallaletunge kutsus esile Mitscherlichi väide, et kasvutegurite toime konstant on kõikide taimede kohta täiesti ühesugune. Mitmesuguste taimede erinõuded mineraalainete suhtes on kindlaks määratud, mispärast see väide pole tõeliselt millegagi põhjendatud.

Võib öelda, et Mitscherlichi seadus peegeldab järk-järgulist saagi suurenemise efekti mingi ühe toiteaine lisandamisel mullale ja on huvitav vaid ses suhtes, et võimaldab kahe-kolme erineva annuse järgi välja arvutada väetisainete mõju kõverjoont antud mullas. Kuid terve tegurite kompleksile rakendamisel ta kaotab oma tähtsuse.

Täiesti õige kriitika mulla viljakandvuse vähenemise „seaduse" kohta annab akadeemik V. R. Viljams. Oma põllunduse üldkursuses ta kirjutab, et see seadus püsib täiesti jõus ainult seni, kuni me püsime ainult ühe taimeelu teguri üheaegse mõjustamise piirides ... „Niipea kui aga meie mõjutusväljale ilmuvad üheaegselt kaks tegurit, selle seaduse kurjaennustav kõverjoon hakkab sirgeks muutuma. Ja see sirgeks muutumine on seda suurem, mida suurem on tegelikult teise teguri hulgaline suurenemine. Lõpuks — niipea kui meie mõju piirkonda astuvad üheaegselt kolm tegurit, s. o. niipea kui me hakkame tähele panema kõikide tootmisfaktorite võrdsuse seadust, mulla viljakuse vähenemise seadus kaotab oma kehtivuse". Edu põllumajanduslikul tootmisel „on võimalik ainult sel juhul, kui me mõjustus on suunatud kogu nende tingimuste kompleksile, milles see tootmine toimub. See kompleks moodustab orgaanilise terviku, mille elemendid on lahutamatult üksteisega ühendatud. Ühe nende hulka kuuluva elemendi mõjustamine toob enesega kaasa paratamatult ka teiste elementide mõjustamise. Kui seda ei esineks, meie satuksime möödapääsematult kokku mulla viljakuse vähenemise seadusega."

„ On kuni silmaganähtavuseni selge", kirjutab edasi akad. Viljams, „et see viimane „seadus" pole looduslik seadus, vaid piltlik näide ebaõigest lähenemisest keeruliste protsesside seletamisele, mis ilmnevad paljude tegurite funktsioonina. Niisuguste protsesside selgitamisel ei või kasutada metafüüsilise loogika analüüsi, kus kõik tingimused peale ühe püsivad muutumatus olekus. Neid seaduspärasusi võib avastada ainult dialektilise analüüsi teel."

§ 49. Mineraalainete tarvitamine mitmesuguste taimede poolt. Mineraalainete kogumise käik taimeelu mitmesugustel perioodidel. Taimede suhtumine muldkonna kaltsiumisoolade-sisaldavusele.

Taimelise tuha keemiline koostis osutub väga muutlikuks sõltuvuses nii välistingimustest kui ka taime enda omadustest, samutì ka taime vanusest. Me juba nägime, et üldiselt mida kuivem on kliima ja mida rikkalikum on muld soolade poolest, seda kõrgem on taimede tuhasisaldus. Siit pole aga siiski võimalik teha järeldust, et tuhkainete kuhjumine taimedes on puhtalt passiivne protsess, lihtsalt selle tulemus, et taimedest auruv vesi jätab taimede lehtedesse temas lahustunud soolad. Mitmesugused taimed, isegi kui nad kasvavad kõrvuti ühel ja samal pinnasel, omavad alati hoopis erinevat tuha koostist, mis viitab selgesti ühtede elementide valivale kuhjumisele eelistatavalt teistele elementidele. Samuti taime mitmesugustes osades osutub tuha koostis väga muutlikuks.

Järgnev tabel sisaldab andmeid tuha koostise kohta tähtsamate põllumajanduslikkude taimede vegetatiivsetes organites kui ka seemnetes, kusjuures kujunenud kombe kohaselt kaalulised vahekorrad on arvestatud mitte elementidena, vaid vastavate sooli-moodustavate hapenditena, ning iga hapendi hulk on antud protsentides üldisest puhta tuha, s. o. CO_2-vaba tuha hulgast.

Mitmesuguste põllumajanduslikkude taimede tuha koostis

Taimed	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_2	SiO_2	Cl
I. Seemned									
Nisu	30,2	0,6	3,5	13,2	0,6	47,9	—	0,7	—
Mais	29,8	1,1	2,2	15,5	0,8	45,6	0,8	2,1	0,9
Ristik	35,3	0.9	6,4	12,9	1,7	37,9	2,4	1,3	1,2
Lina	26,7	2,2	9,6	15,8	1,1	42,5	—	0,9	—
Aeduba	41,5	1,1	5,0	7,1	0,5	38,9	3,4	0,6	1,8
II. Varred ja lehed									
Nisu	13,6	1,4	5,8	2,5	0,6	4,8	—	67,5	—
Mais	27,2	0,8	5,7	11,4	0,8	9,1	—	40,2	—
Ristik	27,2	0,8	29,3	8,3	0,6	10,7	—	6,2	—
Lina	34,1	4,4	24,8	15,0	3,7	6,2	—	6,7	—
Tatar	46,6	2,2	18,4	3,6	—	11,2	—	5,5	—
III. Mugulad ja juured									
Kartul	60,0	3,0	2,6	4,9	1,1	16,9	6,5	2,1	3,4
Suhkrupeet	53,1	8,9	6,1	7,9	1,1	12,2	4,2	2,3	4,8
Loomapeet	45,4	9,8	10,6	3,7	0,8	12,7	—	1,8	5,0

Tabel näitab, et seemned on kõige rikkamad fosfori ja kaaliumi poolest, s. o. elementidest, mis on kõige tarvilikumad uute organite ehitamisel ja milliseid nii sageli on mullas puudulikult. Lehe- ja varreelundid on mõnikord rikkad ränihapendi (kõrrelistel) ja kaltsiumi (linal, ristikul) poolest; maa-alustes säilitusmahutites on esimesel kohal kaalium, milles võib näha viidet sellele, et see element on suure tähtsusega süsivesikute ladestamisel varuainetena.

Vastavalt mitmesugusele tuha hulgale ja koostisele, samuti aga ka erinevatele võimetele mulla raskesti lahustuvate ühendite kasutamisel, mitmesugused taimed osutuvad erineval määral nõudlikeks teatavate mullas esinevate toiteainete hulga suhtes, mispärast nad vajavadki erinevaid väetisi.

Nii näiteks vajab kartul eriti kaaliumväetisi, kuna kõrsviljad — fosforhapeväetisi. Peale selle inimene oma põllumajanduslikul tegevusel veab põllult ära koos saagiga mitmesugused hulgad tuhaelemente, mispärast erinevad kultuurid ka erineval määral kehvustavad mulda. Keskmised tuhaelementide hulgad, mis mullast välja võetakse mitmesuguste põllumajanduslike kultuuride poolt, on esitatud järgnevas tabelis, kusjuures arvud näitavad kilogrammide hulka 1 ha-lt.

Kultuurid	K_2O	CaO	MgO	P_2O_5	SO_2	SiO_2
Tali-kõrsviljad . .	50	14	9	23	5	106
Suvi-kõrsviljad . .	50	18	10	20	6	86
Liblikõielised . . .	60	60	16	27	60	10
Kartul	106	35	20	33	16	8
Suhkrupeet	184	40	27	32	12	6

See tabel näitab, et intensiivsemad kultuurid kartuli ja liblikõieliste taimede külvikorda viimisega kehvustavad mulda tugevamini kui ainuüksi kõrrelised, ja ühes sellega nad suurendavad väetamisvajadust. Liblikõieliste-kultuuridele ei või seepärast vaadata nagu sellistele, mis mulda rikastavad: nad tõepoolest rikastavad mulda lämmastikuga, kuid kurnavad samal ajal mineraalainete tagavarade poolest.

Kui põllunduse produkte ei kasutata terveni ära koha peal ja kui saakides leiduvaid mineraalaineid mullasse tagasi ei viida, siis on tarvis hoolitseda selle eest, et põllult ära viidud ained mullale tagasi antaks. Selle nõude formuleeris esmakordselt Liebig ning nimetas seda „tagasiandmise-seaduseks", kusjuures ta mõistis seda täht-täheliselt ja arvas, et tuleb tagasi anda eranditult kõik mineraalained, mis põllult ära viidud; kõige paremini teostuks see kunstväetiste näol, missugused

väetised tema esmakordselt viis põllumajanduse praktikasse. Seepärast oma esimestes kunstsegudes ta andis kõiki tuhaelemente, ka Mg, Na, S ja Si.

Varsti aga selgus, et tagasiandmise-seadus selle liiga sirgjoonelises tõlgitsuses on ekslik ja et hulka aineid pole vajalik mullale tagasi anda, kuna ta neid sisaldab lõppematute tagavaradena järjest murenevate mineraalide kujul. Seepärast hoolitsetakse praegusel ajal mullale ainete tagasiandmisel peamiselt (peale lämmastiku, millest oli juttu eelmises peatükis) fosfori ja kaaliumi eest, peaaegu mitte sugugi pöörates tähelepanu teistele elementidele.

Oma elu mitmesugustel perioodidel neelab taim toiteaineid ebaühtlasel hulgal. Üldreeglina võib mainida, et enamik üheaastasi taimi neelab suurema osa arenemiseks vajalikest toiteaineist õitsemisele eelneval perioodil, ja mõningatel taimedel, nagu näiteks maisil, on õitsemise ajaks kogutud varresse juba kõik edaspidiseks arenemiseks vajalised soolad, mistõttu nende edaspidine juurdetulek peaaegu lakkab. Üksikud tuhaelemendid tulevad erinevatel arenemisperioodidel taimesse samuti ebaühtlaselt.

Nii näiteks A r e n d t'i andmetel tulevad kaalium ja kaltsium kaerataimedesse peamiselt vegetatsiooni esimesel perioodil, kuna aga magneesiumi imamine on väga ühtlane. Jagades kaerataime arenemise viieks perioodiks, ta tegi kindlaks, et kaaliumi neeldumine toimus järgmise tempoga: I perioodil — 39% üldisest hulgast, II perioodil — 31%, III perioodil — 21%, IV perioodil — 9% ja V perioodil — 0. Kaltsiumi kohta olid vastavad arvud järgmised: 30%, 28%, 21%, 20%, 1%; magneesiumi kohta — 24%, 18%, 16%, 26% ja 16%. Analoogiliselt magneesiumiga ka fosforhape ning lämmastik võetakse taime poolt vastu võrdlemisi ühtlaselt kogu arenemisperioodi vältel.

Küllalt suurt erinevust mitmesuguste elementide imamise iseloomus võib tähele panna erinevate taimede tüüpidel. Nii näiteks on kaerataimel tuhkainete juurdekasvukõver algul väga kõrge ja langeb seejärel järsult, kuna hernetaimel — vastupidi — ta tõuseb pidevalt peaaegu kuni arenemisperioodi lõpuni. Arvatavasti on need nähud ühenduses sellega, et kaeral jääb kasvamine peaaegu seisma juba pöörise ilmumisega, kuna aga hernel on õitsemine venitatud väga pikale ajale ning uued lehed ja õied ilmuvad veel siis, kui osa viljadest on juba valminud.

Vegetatsiooniperioodi lõpul võib üheaastaste taimede juures märgata, et siis, kui nende sünteetiline tegevus on juba lõppemas ja taimedes toimuvad peaaegu ainult kogutud ainete seesmised ümberasetamisprotsessid ning nende säilitamine seemnetes, võib ilmneda veel tuhkainete küllaltki märgatav kadu. Nii näit. A n d r e jt. autorite andmetel võib

kaaliumi kadu vegetatsiooni lõpul ulatuda kuni 1/3 maksimaalsest hulgast, kaltsiumi kadu kuni 1/5, magneesiumi kadu 1/10. On võimalik, et osa sellest kaost läheb väljauhtumise arvele surnud lehtedest, kuid pole kahtlust, et tähtsat osa etendab siin ka ainete tagasivool juurte süsteemi. On huvitav, et kõige suurem äravool esineb kaaliumil, mis on taimedes peaaegu täielikult ioonide kujul ega moodusta orgaaniliste ainetega kompleksühendeid. Kõige uuemad uurimused (Arens, 1935) näitavad, et sademed võivad mineraalaineid taimedest välja uhta, eritî kaaliumi, seda isegi täiesti tervetest lehtedest, ja et pikaldaste vihmade korral tuhaelementide kadu võib ulatuda 30—40%.

Enamik taimedest võib idanema hakata mitmesugustel muldadel, kuna nad leiavad igasugustest muldadest oma arenemiseks vajalikke toiteaineid nõutaval hulgal. Seepärast on võimalik mitmesugustes mullastiku vöötmedes — niipalju kui seda võimaldab kliima — kasvatada ühti ja samu kultuurtaimi. Ent siiski erineva koostisega mullad rahuldavad taimede nõudeid erineval määral ja metsikult kasvavate taimede liikide koostis on sageli heaks tunnistajaks mullastiku omaduste kohta, kusjuures muidugi keemiliste omaduste kõrval etendavad siin tähtsat osa ka mulla füüsikalised omadused ja koostis ning veerežiim.

Väga suure mõjuga taimestiku arenemisele on mulla kaltsiumisoolade-sisaldus, eriti $CaCO_3$. Nende sooladesse suhtumise järgi võib jagada taimi kahte suurde rühma: lupja-armastavateks ja lupja-põlgavateks, ehk kalkofiilseteks ja kalkofoobseteks. Mõlemad rühmad on ühendatud teineteisega rea vähemtundlikkude üleminekuvormidega, kuna ainult äärmised esindajad erinevad üksteisest järsult. Muide on see erinevus puht-füsioloogiline; mingisuguste anatoomiliste ja morfoloogiliste tunnuste poolest need kaks rühma teineteisest ei erine.

Kõrgematest taimedest on võrdlemisi vähesed täielikeks kalkofoobideks; enam-tuntud näited on siin lupiinid, siis päris- ehk söödavkastan (*Castanea vesca*) ja veel rabataimed. Sammaldest kindlasti ei talu lupja turbasamblad (*Sphagnum*'i liigid).

Kuna kaltsium osutub tingimata vajaliseks elemendiks kõrgematele taimedele, siis on esimesel pilgul täiesti arusaamatu, kuidas võivad üldse esineda taimed, mis ei talu mullas lupja. Ja tõepoolest leidub ka lupjapõlgavate taimede tuhas täiesti normaalne hulk CaO. Tuleb siiski pidada silmas, et suurem või väiksem lubjasisaldavus mullas kutsub esile rea muutusi mulla keemilistes ja füüsikalistes omadustes. Nimelt suuremal lubjasisaldavusel omandavad mullad neutraalse või nõrgalt leelisese reaktsiooni, mis soodustab bakterite tegevust ning neutraalse — taimede kasvamisele soodsa — huumuse tekkimist, kuna aga hapudes muldades on ülekaalus seente arenemine ning tekib paljudele taimedele kahjulik

hapu huumus. Füüsikalised mulla omadused, tema poorsus ning soojenemine päikese mõjul paranevad koos süsihappekaltsiumisisalduse tõusuga mullas. On huvitav märkida, et vesikultuurides kõik taimed, nii kalkofiilid kui kalkofoobid, vajavad oma normaalseks arenemiseks tingimata vastava hulga kaltsiumi-ioonide lahustesse viimist ning et küllaldase lahuse hapustamisel ka kõige tüübilisemad kalkofoobid taluvad üsna hästi küllaltki kõrgeid lubjasoola koondisi. Vastupidi — leelistumisel isegi kõige väiksem kaltsiumi lisamine osutub juba kahjulikuks. Niiviisi osutub taimede suhtumine lubjasse tihedalt seostatuks nende suhtumisega vesiniku-ioonide kontsentratsioonisse.

§ 50. Mulla vesiniku-ioonide kontsentratsiooni mõju taimedesse.

Kõikide katioonide hulgas, mis avaldavad mõju taimede kasvule, on vesiniku-ioonide toime üheks kõige teravamaks. Nagu teada, üheks hapete, leeliste ja isegi vee põhiomaduseks on võime elektriliselt dissotsieeruda katioonideks ja anioonideks; seepärast nii vees kui ka igas happe või leelise vesilahuses on olemas alati mingisugune hulk vabu H- ja OH-ioone; ka nn. neutraalne reaktsioon viitab mitte täielikule vesiniku-ioonide puudumisele, vaid vesiniku- ja hüdroksüüli-ioonide võrdsele kontsentratsioonile. Neutraalse keskkonna näiteks võib olla vesi. Vesi dissotsieerub H- ja OH-ioonideks ning kooskõlaliselt massitoime seadusega:

$$\frac{H \cdot OH}{H_2O} = K$$

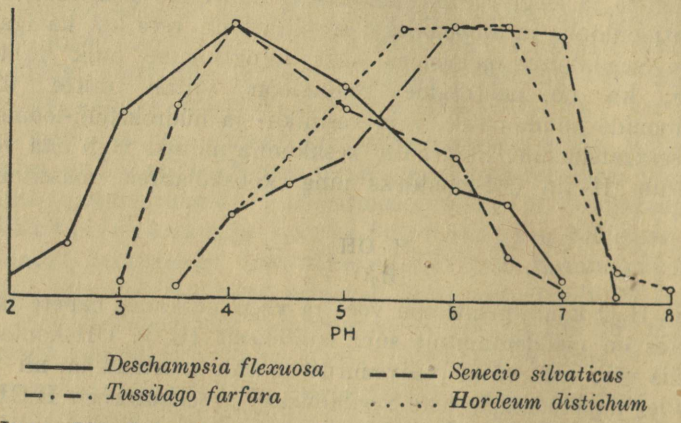
Kuna H_2O kontsentratsioon vees ja väga nõrkades hapete ja leeliste vesilahustes on mõõdetamatult suur suhteliselt H- ja OH-kontsentratsiooniga, siis võib seda võtta püsivsuurusena ehk konstandina, nii vees kui ka nõrkades hapete ning leeliste vesilahustes, ja sel korral on H.OH korrutis võrdne konstandiga = Kw. Mitmesuguste uurijate konstateeringud on näidanud, et 22° C juures $Kw = 10^{-14}$ gramm-molekuli 1 liitri kohta. Neutraalses lahuses on vesiniku ja hüdroksüüli-ioonide kontsentratsioonid võrdsed, järelikult nii OH- kui ka H-kontsentratsioon $= 10^{-7}$. Kuna H- ja OH-ioonid esinevad nii hapudes kui ka leelisestes lahustes, ainult erinevates vahekordades, nende korrutis aga on püsiv suurus, siis on võimalik mitte üksi happesust, vaid ka leelisust märkida H-ioonide kontsentratsiooniga. Lahuste aktiivset happesust märgitakse harilikult mitte gramm-molekulides, s. o. normaalsusega, vaid molekulaarse kontsentratsiooni negatiivse logaritmiga, mida tähendatakse märgiga pH („vesinik-ioonide näitaja"), ja niiviisi H-ioonide kontsentratsioon neutraalse reaktsiooni puhul märgitakse $pH = 7$. Kuna pH on negatiivne logaritm, siis mida väiksem on pH arvuline suurus, seda suurem on

H-ioonide kontsentratsioon, seda happelisem on reaktsioon, ja ümberpöördult — mida suurem on pH arvuline suurus, seda leelisesem lahus.

Taimede arenemine on võimalik üldse ainult võrdlemisi kitsastes H-ioonide kontsentratsiooni piirides.

Mullas võngub pH 3 kuni 11 vahel, kusjuures esimesel korral meil on tegemist tugevasti hapu mullaga, teisel — tugevasti leelisesega, mis saavutatakse ainult liigsete magneesiumisoolade kuhjumise puhul mullas. Lubjasoolad võivad viia mulla pH ainult kuni 8,3. Mustmullad, mis on rikkad karbonaatidest, omavad samuti leelisest reaktsiooni, leetelised mullad aga, millistest on kergesti lahustuvad alused välja uhutud, on vastupidiselt hapud mullad. Väga hapud on soised mullad.

Viimaste aastate töödega on kindlaks tehtud, et muldadele omane vesiniku-ioonide kontsentratsioon on üheks tähtsamaks taimede asukohta määravaks teguriks. Ühed taimed kasvavad paremini ühe pH arvu, teised teise arvu juures, ja sageli on võimalik juba niidutaimestiku liikide



Joon. 83. Taimede kasvamise kõverjooned mitmesugustes vesiniku-ioonide kontsentratsioonides.

koostise järgi kaunis suure täpsusega määrata ära sealse mulla aktiivset happesust. Olsen'il (1923) läks korda kindlaks teha, et kui niidu taimestiku hulgas on valdavas enamuses look-kastevars (*Deschampsia flexuosa*) ja sinihelmikas (*Molinia coerulea*), siis mullastiku pH on 3,5—3,9; hariliku tarna (*Carex Coodenoughii*) valdavale enamusele vastab pH 4,5—4,9; luha-kastevars (*Deschampsia caespitosa*) viitab pH 5,5—6,4-le, ja paiseleht (*Tussilago farfara*) — pH 7,5—7,9. Need andmed on leidnud kinnitust hiljem ka vesikultuurides samade taimede kasvatamisel; selgub, et igal taimel on oma optimaalne pH, mille juures ta kasvab kõige paremini, oma miinimum ja oma maksimum (joon. 83).

Rohkearvulised viimaste aastate uurimused, eriti O. Arrheniuse (1922—1925) tööd, on aidanud selgitada mitmesuguste kultuurtaimede suhtumist mulla aktiivsele reaktsioonile. Selgus, et erinevad liigid esitavad ka erinevaid nõudmisi optimaalse pH-kontsentratsiooni suhtes ning et nad seejuures omavad ka veel erinevaid taluvusvõimeid nende kontsentratsioonide muutumise korral. Kuna kaer, rukis, naeris ja kartul annavad kõrgeimaid saake pH 5—6 vahel, kasvavad nisu, oder, peet ja lutsern kõige paremini neutraalsetes või kergelt leelisestes muldades. Kuid mitte üksi erinevad liigid, vaid ka sama liigi mitmesugused sordid omavad erilisi nõudlusi pH suhtes.

Puhtal kujul pH füsioloogilist tegevust — väljaspool muldkultuure — on suudetud veel väga vähe selgitada ning siin on olemas veel suured vaadete lahkuminekud mitmesugustel uurijatel. On kindlaks tehtud, et pH on suure mõjuga soolade rakkudesse tungimisel, ja nimelt et happesuse suurenemine soodustab anioonide neeldumist, kuna vastupidi — leelisuse tugevdamine aga katioonide neeldumist. Teisest küljest esinevad oletused, et antud taime optimaalse pH juures on protoplasma permeaablus (läbitungitavus) sooladele kõige väiksem ja et pH nihkumisel ühele või teisele poole protoplasma läbitungitavus suureneb ülemääraselt ning on taimele kahjulik.

Muld — looduslik taimede arenemise keskkond — on palju keerulisem substraat kui lahus, mida kasutatakse kunstlikes tingimustes nii vesi- kui liivkultuurides, ja paljude autorite arvamist mööda mulla pH mõju taimedesse võib olla mitte üksi otsene, vaid ka kaudne, sest et olenevalt pH-st muutub mitte üksi toiteainete, vaid ka mürkainete lahustuvus. Nii on teada, et hapud mullad või füsioloogiliselt hapud väetisained soodustavad mullasse viidult fosforiitide lahustuvust ja omastamist. Ka Fe- ja Al-soolade lahustuvus oleneb samuti mullastiku pH-st. Uurimustega vetikate kohta on kindlaks tehtud, et mida rohkem vajab organism rauda, seda rohkem nihkub tema arenemise optimum happelisele poolele, sest et raua lahustuvus suureneb koos happesuse suurenemisega. Vastupidi — vetikad, mis suhtuvad negatiivselt üleliigsesse rauasse, näiteks *Cladophora*, arenevad halvasti veekogudes, millede reaktsioon on alla pH = 7, ja milledes seetõttu leidub palju rauda. Mõningate taimede kloroos, kui need kasvavad lubjarikastel ning leelisestel pinnastel, on seletatav mitte leelisese reaktsiooniga kui niisugusega, vaid raua puudulikkusega, kuna see leeliseses keskkonnas lubja ja fosfaatide juuresolekul läheb üle lahustumatusse vormi. Kuid mullaskasvavatel taimedel leidub kloroosi harvemini kui vesikultuuride taimedel, sest et muld on harilikult rikas orgaaniliste ainete poolest, mis moodustavad koos Fe-ga

kompleksühendeid; viimased aga püsivad lahustes ka veel leelisese reaktsiooni juures.

Teisest küljest mulla pH võib mõjuda taimedesse veel sel teel, et ta võib suurendada mürgise Al-iooni lahustuvust. Praktiliselt on Al täiesti lahustumata pH 4,5—8,5 vahel. Suurema leelisusega ja happelisusega keskkondades tõuseb Al lahustatavus järsult. Ühenduses sellega on tekkinud arvamused, mida kinnnitavad ka katseliselt saadud andmed, et paljud taimed kannatavad tugevasti-happelistel ja tugevasti-leelisestel muldadel mitte üksi H- ja OH-ioonide, vaid ka Al-ioonide mürgise mõju all. Seda küsimust uuritakse praegusel ajal nii botaanikute kui ka mullateadlaste poolt, kuid senini pole see küsimus veel kaugeltki täielikult selgitatud.

Peale aktiivse reaktsiooni, mida määratakse kas elektomeetrilisel teel või vastavalt valitud indikaatorite rea abil (neid meetodeid kirjeldatakse füüsikalises keemias), pole ilma mõjuta ka mulla potentsiaalne happesus, mida määratakse tavaliste tiitrimismeetoditega. Lahus ühe ja samase aktiivse happesusega võib sisaldada täiesti erineval hulgal tiitrimisega määratavat hapet sõltuvuses antud lahuses esinevast happe dissotsiatsiooni astmest kui ka selle puhvervõimest. Puhvervõimeks nimetatakse lahuse omadust kindlasti vastu seista reaktsiooni muutuvusele H- ja OH-ioonide arvu vähendamise või suurendamise korral. Puhvervõime sõltub lahuses esinevate nõrkade hapete või leeliste ja nende soolade segust, näiteks leelis- või leelismulla-metallide süsihappesoolade ja süsihappe segust, või fosforhappesoolade erineva aluselisusega segudest, mis on väga vähe dissotsieerunud ja moodustavad potentsiaalse anioonide ja katioonide tagavara, mis võivad neutraliseerida nii H- kui OH-ioone. Muld sisaldab alati suuremal või väiksemal määral nimetatud ühendeid, mispärast mullalahus on palju püsivam pH suhtes kui vesilahused. Kõige puhvervõimsamad on orgaaniliste ainete poolest rikkad mullad, näiteks turba- või sooniidumullad, kõige vähem puhvervõimet omavad liiv- ja leetemullad.

Peale otseselt määratava aktiivse happesuse omavad mullad veel asenduslikku ja hüdrolüüdilist happesust, mis ilmnevad ainult mulla läbitöötamisel sooladega, näiteks väetistega. Seda happesusevormi seletatakse lisandatud soolade aluste adsorptsiooniga, mispuhul vabanevad vabad happed, või siis soolade aluste asendamisega Al-ga. Uuesti moodustatud Al-sool langeb omakorda vähe dissotsieeruvaks alumiiniumoksüüdi hüdraadiks ning tugevasti dissotsieeruvaks vabaks happeks, mis põhjustabki aktiivse happesuse. Kuid nende mitmesuguste happelisuse tüüpide tähtsust taimedele on senini veel väga vähe selgitatud.

§ 51. Väetiste kasutamise füsioloogilised alused.

Väetistele vaadatakse sageli kui toiteainetele, millede mulda viimine mõjutab otseselt saagianni suurust. Tõeliselt aga on siin tegemist palju keerulisema nähtusega. Meie juba eespool tähendasime, et ainult osa taime juurte poolt vastuvõetavatest ainetest, peamiselt lämmastikaineid, aga ka fosforhappe ja väävelhappe anioone, võime vaadelda kui selliseid, mis kuuluvad otseselt protoplasma tähtsamate allosiste, nimelt valkainete koostisse, ning kõrvutada neid nende tähtsuse poolest süsinikuallikaga — CO_2-ga. Katioonide peamine ülesanne seisab aga selles, et need on eluprotsesside reguleerijad, ning nende mõju taime orgaanilise aine kogumisprotsessis pole mitte otsene, vaid kaudne.

See selgub kas või sellest, et väetisainete viimine mullasse ei avaldu mitte üksi taimes üldise tuhkaine ja lämmastiku hulga suurenemises, vaid peamiselt üldises orgaaniliste ainete hulga suurenemises, milledest suurema osa moodustavad süsivesikud, mis ei sisalda aga enestes ei mineraalseid elemente ega lämmastikku. Seepärast tuleb kõikide tuhaelementide — eriti katioonide — mõju seletust saagi tõstmisel otsida nende toimetes neile eluprotsessidele, mis võtavad osa orgaanilise aine kogumisest taimedes.

Orgaanilise aine moodustamise põhiprotsessiks anorgaanilistest ainetest on, nagu juba nägime, fotosüntees. Seepärast võiks arvata, et taimedele toitumisel tarvilik mineraalainete andmine peaks tunduvalt tõstma fotosünteesi, eriti kaaliumi sisseviimine, mida juba ammust ajast arvatakse etendavat mingisugust osa süsivesikute muundumistel. Hiljuti G a s s n e r'i (1933) poolt korraldatud täpsed katsed on aga näidanud, et kaaliumiannuse vähendamine ei kutsu esile mitte fotosünteesi vähenemist, vaid hoopis selle suurenemist ja et ainult terav kaaliumipuudus surub fotosünteesi alla, samuti et kõikidest juurte kaudu tulevatest elementidest ainult lämmastik üksi kutsub esile märgatava fotosünteesi tugevnemise.

Vastastikused vahekorrad mineraalelementide ja orgaanilise aine kogumise vahel osutuvad seepärast palju keerulisemaiks. Mineraalained võtavad tegelikult osa elusa protoplasma uute masside moodustamisest, eriti see osa nendest, mida — nagu kaaliumi, magneesiumi, fosforit — leidub alati suuremal hulgal embrüonaalsetes kudedes. Seega nad aitavad kasutada assimilatsiooniprodukte uute rakkude ehitamiseks, mis viib taimede kasvamise kiirenemisele ning uute assimilatsioonipindade loomisele eriti taime arenemise esimesel perioodil. Samasuguse toimega on ka lämmastikainete juurdevool, ning rea uurimistöödega on täieliku selgusega kindlaks tehtud, et lämmastikupuudus kutsub esile taime lehtede täitumise kasutamatute süsivesikutega. Aga juba see tööpinna suurenemine aitab kaasa tugevdatud orgaanilise aine kogumisele, mitte üksiku lehe, vaid kogu

taime kui terviku poolt, ning mõjub ühes sellega ka saakide tõusule. Mineraalainete tegevust võib seepärast kõrvutada kõige paremini hormoonide tegevusega, mis reguleerivad ja tugevdavad kasvamist.

Mineraalainete kogunemine taimedesse on tihedasti seostatud orgaaniliste ainete kogunemisega, ja kui ühelt poolt väetiste viimisega mullasse on võimalik tõsta saake, siis teiselt poolt — kui on võimalik ühe või teise võttega kutsuda esile orgaaniliste ainete kogumise suurenemist, siis samaga suurendame ka mineraalainete tulekut taimedesse. Niisugust nähtust pani tähele näiteks prof. M. A. Jegorov taimede kastreerimise puhul: õite kõrvaldamine kutsus esile jõulise vegetatiivsete organite kasvamise ning üldise taimelise massi suurenemise, kuid ühes sellega ka märgatavalt tugevama mineraalainete neelamise mullast.

See tihe seos orgaaniliste ja mineraalainete kogumise vahel teeb mõistetavaks, mispärast põuases vöötmes põllukultuuri tingimustes mustmuld on vähem tundlik väetiste vastu kui samasugune muld samasugustes kliimatingimustes, kuid kunstliku niisutamise juures või ka vegetatsioonianumates. Veepuuduse tingimustes sõltub saagi suurus mustmulla-aladel esimeses järjekorras taimedele kättesaadavast veehulgast, kuna mustmullas leiduvatest lämmastik- ja mineraalainetest piisab selleks, et kindlustada saaki, mis oma suuruselt ulatub peaaegu maksimumini, mis on võimalik antud niiskusetingimustes. Kuid parandades veevarustust niisutamisega või muldkultuure vegetatsioonianumate reeglipärase valamisega, meie kutsume esile tugevama kasvamisprotsessi, mispuhul mineraalainete tagavaradest ka mustmullas enam ei jätku, ja taimed reageerivad märksa selgemini vastavatele väetistele.

Kuna mineraalained osutuvad peamiselt taimede eluprotsesside reguleerijateks, siis pole kaugeltki ükskõik, missugusel arenemisfaasil taim on paremini nende ainetega varustatud ning kunas halvemini. Kuna oma arenemise esimestes faasides taim kasutab peamiselt seemnes peituvaid mineraalainete tagavarasid ja kuna orgaanilise aine juurdekasv on siin suhteliselt veel väike, siis on mullast mineraalainete neelamise vajadus nendes faasides väga väike. Kuid see tõuseb kiiresti kuni taime üldmassi kõige energilisema suurenemiseni, mis leiab aset taime õitsemise ja viljade loomise perioodil. Sellele orgaanilise aine kogumise kulgemisele vastab suurel määral ka tähtsamate mineraalainete kogumise käik, vähemalt kaaliumi ja fosforhappe osas. Üldine orgaaniliste ainete kogumise seismajäämine seemnete valmimise ajal kutsub esile, nagu nägime, osa mineraalainete tagasiliikumise taimest mulda.

Tavaline väetiste andmisviis mullale enne viljade külvi, selle laialipildumine mullale ning äkkega või kultivaatoriga kergelt mullasse siblimine ei vasta kaugeltki taimede nõudlustele. Seesuguse väetusviisi juures

osutub kasutatud väetiste koefitsient harilikult väga madalaks — taimed kasutavad mitte rohkem kui 1/3—1/2 antud väetistest, kuna ülejäänud osa jääb mulda kasutamatult. Niisuguse nõrga väetisainete kasutamise põhjuseks on see, et paljud väetisained suure mullahulga sekka segatult astuvad mulla mineraalainetega raskesti kättesaadavaisse või hoopiski kättesaamatuisse ühendeisse. Niiskemas kliimas osa väetistest — eriti lämmastikväetised — uhutakse mullast välja veel enne, kui taimede juured suudavad neid ära kasutada. Seevastu kuivemas kliimas kuivavad ülemised mullakihid enne ära, kui juurestik suudab areneda, ning juured tungivad sügavamatesse ja niiskematesse mullakihtidesse; selle tulemusena osa mullasse viidud väetistest jääb kasutamatult püsima kuivadesse mullakihtidesse.

Peale selle — niisuguse väetamisviisi juures saavad taimed maksimaalse hulga väetisainetest seemnete idanemise ajal ning idandite kasvamise esimestel faasidel, mil nad kõige vähem neid vajavad ning mil suured väetisainete annused isegi osutuvad kahjulikeks, kuna kõrge soolade kontsentratsioon takistab idanemist, vähendab seemnete idanevust ja raskendab seemikute kasvamist. Taimede jõulisemaks kasvamismomendiks ja nende suurimaks väetisainete hulkade kasutamise ajaks on kättesaadavate toiteainete hulk juurestiku piirkonnas juba tunduvalt vähenenud.

Tuginedes nimetatud tõsiasjadele, tehakse praegusel ajal katseid muuta tavalisi väetusviise selliselt, et teha väetisi taimedele kättesaadavaks hilisematel arenemisjärkudel. Selleks kasutatakse kas hilisemat taimede väetamist, näiteks väetise kündmist taimeridade vahedesse peenar- ehk ridakultuurides või väetiste asetamist palju sügavamasse mulda, kust siis taimed seda märksa hiljem oma juurte abil võivad kätte saada. Kunstlikul niisutamisel antakse väetisi koos kastmisveega, milles need enne lahustatakse.

Küsimus väetusviisidest ja väetamisajast pole sugugi ainult tehniline küsimus, vaid see on tihedasti seostatud taimede toitmisprobleemiga. Akadeemik V i l j a m s on juba ammu täiesti õieti väitnud, et väetada pole mitte tarvis mulda, vaid taime, ja et ainult seesugusel küsimuse asetamisel võib saavutada enam ratsionaalset väetisainete kasutamist ning suuremat saakide tõstmist. Just sellisele taimede toitmise teele ja mitte mulla väetamisele ongi astunud viimsel ajal sotsiaalse põllunduse stahhaanovlased. Nende poolt on hakatud laialdaselt kasutama praktilist taimede toitmist nende kasvamisajal. Seesuguse toitmisvõtte ühendamisel teiste taimehooldamisviisidega on stahhaanovlased saavutanud rekordsaake.

Niisuguste rekordsaakide saamiseks tuleb anda taimedele üsna suured hulgad toiteaineid. Nii näiteks selleks, et saada suhkrupeedi-kultuurilt 1000 ts. saaki 1 ha-lt, peab olema suhkrupeedil võimalik koguda endasse 1 ha-lt vähemalt 615 kg lämmastikku, 155 kg P_2O_5 ja 585 kg K_2O, ning tõepoolest viissadakondlased ja tuhatkondlased on saavutanud seesuguseid kõrgeid saake, kasutades väga kõrgeid väetiste-norme, missuguseid senini kunagi pole kasutatud põllumajanduslikus praktikas. Rohkearvulised katsed väetisainete annuste suuruse kohta katsejaamades on alati viinud selle järelduseni, et väetisainete hulkade suurendamisel saak tõuseb ainult kuni teatava väetiste hulga suurendamise piirini, nimelt 45—60 kg tegevaine hulgani 1 ha kohta, selle ületamisel saagid enam ei tõuse, võivad aga hakata langema. Nendele andmetele, nagu me nägime § 48, ongi Mitscherlich ehitanud oma kasvamistegurite tegevuse „seaduse".

Stahhaanovlased on ümber lükanud need normid ja „seadused". Nad on hakanud kasutama väetisainete-hulki, mis ületavad senised normid mitmekordselt, ning on saavutanud seejuures mitte saakide alanemist, nagu katsejaamades, vaid maailmarekordeid ületavaid saake. Niisuguseid saake nad on saavutanud sel teel, et nad on muutnud taimede toitmissüsteemi ennast, et nad on andnud neid kõrgeid väetisainete-norme mitte korraga, enne külvi, vaid märksa väiksemate annustena, korduvalt, vastavalt taime kasvamisele, mil taimed oma tugevasti arenenud juurtega väetised kiiresti ära neelasid ega annud neile võimalust mullast väljauhtumiseks ega mulla mineraalidega seostumiseks ja raskesti kättesaadavaiks, lahustumatuiks ühenditeks muutumiseks. Peale selle osutuvad taimed hilisemates kasvamisfaasides palju vähem tundlikeks suurtele soolakontsentratsioonidele kui idanemisajal.

Väljapaistvad stahhaanovlaste saavutised on asetanud agronoomilise teaduse ette rea väga tähtsaid küsimusi, mis nõuavad kiiremat lahendamist. Nad nõuavad väetussüsteemide läbivaatamist — nii normide ja väetamisaegade seisukohalt kui ka väetiste mullasse viimise sügavuse seisukohalt, sest, nagu nägime, võib see olla otsustava tähtsusega. Väga suure tähtsusega on samuti stahhaanovlaste poolt kasutatav kombineeritud mineraalväetiste ning orgaaniliste — sõnniku, väljaheidete, linnusõnniku jt. — ainete kasutamine. Mineraalsete ja orgaaniliste väetiste vastastikune tegevus on senini veel täiesti uurimata, aga ometi see peab avaldama tugevat mõju taimede toitumisele.

Üksikasjalikum siiakuuluvate küsimuste arutlemine ületab juba meie kursuse piirid ning kuulub suuremal määral agrokeemia kui taimefüsioloogia valdkonda.

V osa.

Orgaanilise aine muundumised ja liikumine taimedes.

§ 52. Protoplasma ja teiste rakuosiste keemiline koostis. Varuained ja konstitutsioonilised ained. Nende ainete põhirühmad.

Protoplasma kui põhiline elunähtuste kandja on olnud ammust ajast keemiliseks uurimisobjektiks; need uurimused olid suunatud tema võimalikult täielikule ning üksikasjalisele tundmaõppimisele. Kuid vaatamata paljude silmapaistvate keemikute püüdlustele, meie teadmised protoplasma keemilise koostise kohta on veel praeguselgi ajal väga puudulikud. Meie teadmiste puudulikkus selle kõige tähtsama bioloogilise küsimuse kohta on põhjustatud elava plasma äärmisest liitsusest ning muutlikkusest. Elu on pidev ainetevahetus, millest väljaspool, nagu viitab Engels, ta pole üldse mõeldav, mispärast ka protoplasma kui elu kandja peab pidevalt muutma oma koostist, mis äärmiselt raskendab tema täpset analüüsimist. Peale selle leidub protoplasmas alati terve rida mitmesuguseid varuaineid, mis on sellele elavale vabrikule nagu kütteks kui ka tooraineks tema poolt pidevalt loodavatele produktidele, ja on väga raske otsustada, missugused analüüsil avastatud ainetest on õieti plasma ehitusaineteks, moodustades tema põhilise aluse, ja missugused on tagavara-ained või jääted ja kõrvalained. Oluliseks raskuseks taimerakkude protoplasma koostise uurimisel on ka see, et plasma moodustab tavaliselt väga väikese osa tervest raku mahust ja teda on väga raske eraldada rakumahla ainetest. Üheks kõige käepärasemaks objektiks protoplasma uurimisel on limaseente plasmoodiumid, mis on palja plasma suured kogumikud. K i e s e l'i poolt (1925) teostatud üksikasjalik analüüs andis järgmise protsendilise koostise ühe plasmoodiumi plasma kohta:

Rasvained	17,85	Polüsahhariidid (peamiselt glükogeen) . .	17,02
Letsitiin	4,67		
Holesteriin	0,58	Lahustuvad lämmastikuühendid	12,00
Mono- ja disahhariidid	8,06		

Valgud (seehulgas ka nukleoproteiidide hulka kuuluvad) . . .	20,65	Nukleiinhape	3,68
Plastiin	8,42	Rasvad letsitoproteiididest (?)	1,20
		Tundmatud ained . .	5,87

Kõike kokku 100,00%

Muidugi ei esine ka siin meil mitte ainult tegevplasma, vaid ka rida varuaineid. Viimaseks on kindlasti glükogeen, siis osa rasvaineid, väga tõenäoliselt ka osa valke. Täielik tagavara-ainete lahutamine tegevplasmast on ka vaevalt teostatav, kuna tegevad plasma osad vajavad oma tööks pidevalt varuainete kasutamist, ning peale üldiste kogu taimele kuuluvate tagavaramahutite omab iga rakk neid alati ka enese sisemuses.

Taime moodustava keemilise materjali ja selle põhiliste muundumiste uurimist, mis on katkestamatult seostatud kogu taime elutegevusega, on kõige sobivam alustada seemne keemilise koostise ning nende ainete muundumisprotsesside tundmaõppimisega, mis toimuvad seemne idanemisel. Ühelt poolt on meil siin käepärast võrdlemisi suured tundmaõppimiseks sobivad ning küllalt ühtlased toiteainete tagavarad, teisest küljest on täiesti kuivad seemned taime puhkavateks osadeks, kus kõik keemilised muundumised kas täiesti seisavad või kulgevad väga väikese kiirusega, mispärast siin puudub hädaoht, et nende koostisse kuuluvate ainete isoleerimisel elutegevuse protsesside mõjul võiksid juba toimuda väga olulised ainete muundumised. Kuid samal ajal toimuvad idanema hakanud seemnetes tähtsamad biokeemilised protsessid väga energiliselt, mis on suureks soodustuseks nende kvantitatiivseks tundmaõppimiseks. Ning lõpuks — idanemise algul toimuvad siin peaaegu eranditult ainult lagundumisprotsessid, ja alles hiljem lisanduvad nendele sünteetilised protsessid, see aga võimaldab nende protsesside tundmaõppimist lahus üksteisest, kuna seda on täiskasvanud taimede elutegevuse juures kas äärmiselt raske või koguni võimatu läbi viia. Sobivateks objektideks on ka teised tagavara-ainete mahutid, millede ülesandeks on säilitada aineid sünteetiliseks tegevuseks ebasobivaks talviseks ajaks või olla osaliselt taimedele vegetatiivseks paljunemisvahendiks või siis — nii üheks kui teiseks ülesandeks korraga. Niisugused on lihakad juurikad, mugulad, sibulad ja talvituvad juured, niisugused on puutüve tagavarakoed, mis asetsevad kas selle puidus või koores.

Varuained, mis taimede poolt säilitatakse mitmesugustes eespool mainitud mahutites, on oma keemilise iseloomu poolest

küllalt mitmekesised, kuid valitsevateks nende hulgas on kolm põhirühma: süsivesikud, rasvad (õlid) ja valgud. Esimesed kaks nendest rühmadest hõlmavad lihtsamaid aineid, millede molekulid koosnevad vaid kolmest elemendist (süsinikust, vesinikust ja hapnikust). Neid nimetatakse seepärast kolmelisteks ehk lämmastikuvabadeks ühenditeks. Valgumolekuli koostis osutub palju liitsemaks: peale nimetatud kolme elemendi leidub selles veel lämmastikku ja väävlit, sageli ka veel fosforit. Peale süsivesikute, rasvade ja valkude leidub tagavara-ainete hulgas ka veel teisi aineid, näit. mitmesuguseid glükosiide, fosfatiide, alkaloide, orgaanilisi happeid jm. Nende osa on aga rohkem teisejärguline, seejuures sageli veel vähe selgitatud, ja seepärast meie koondame oma tähelepanu põhirühmade muundumiste vaatlemisele, juhtides asjasthuvitatuid taimefüsioloogia erikursuste või spetsiaalsete biokeemia kursuste juurde.

Mitmesuguste taimede seemnetes leiame erinevaid hulgavahekordi nende kolme varuaine põhirühma vahel. Kui peatume esiteks lämmastikuvabade ainete juures, siis näeme, et rasvad ja süsivesikud mitmesugustel taimedel nagu asendavad teineteist: nimelt on ühtedes seemnetes ülekaalus rasvad, teistes aga — süsivesikud, peamiselt tärklis. Vastavalt sellele jagatakse seemned harilikult kaheks rühmaks: õliseemned ja tärklisseemned. Esimestes rasvasisaldus ulatub kuni 30—60%, nagu näiteks järgmistes seemnetes:

	Rasva %	Süsivesikute %
Kanepil	30—35	20
Linal	30—35	25
Päevalillel	45—55	10
Magunal	40—50	25
Mandlil	40—45	20
Kookospalmil	65	12
Riitsinusel	60—65	15

Vastupidi on tärklisseemnetel rasvasisaldus harilikult väga väike, nagu näiteks seemnetes:

	Rasva %	Süsivesikute %
Nisul	1,8	69
Kaeral	5,3	60
Tatral	2,7	72
Hernel	1,9	53
Maisil	5,8	66
Riisil	1,3	77

Oma põllumajanduslikul tegevusel inimene kasvatab peamiselt tärklist-sisaldavate seemnetega taimi, milledest ta saab leiba ja putru, mis moodustavad peaosa tema toidusest. Üldiselt aga on looduses enamuses taimed õlirikaste seemnetega, ja need moodustavad kuni 90% kõikidest maapinnal kasvavate taimede liikidest. Väiksema hapnikusisalduse ja palju suurema soojusetekitusvõime poolest, millest on üksikasjalisemalt juttu allpool, osutuvad õlid kompaktsemateks tagavara-toiteaineteks kui süsivesikud.

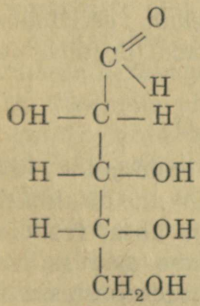
Valkained moodustavad alati väiksema osa seemnete tagavaraainetest ja ulatuvad harva kuni 25% ainete üldisest kaalust. Seejuures sisaldavad õliseemned suurema % valkaineid kui tärklisseemned, nii on kanepil 18% valke, linal—23%, magunal—19%, mandlil—22%, päevalillel — kuni 30%, kuna aga nisul on valke 14—18%, tatral—10%, maisil—10%, riisil—7%. Siiski on liblikõieliste taimede tärklisrikkad seemned ka väga rikkad valkude poolest ega jää selles mõttes maha õliseemnetest. Nii sisaldab hernes valku 29%, aeduba—23%, lupiin kuni 40%, sojauba kuni 44%. See liblikõieliste taimede seemnete kõrge valkudesisaldus on kaheldamatult ühenduses nende taimede võimega omastada õhkkonnast vaba lämmastikku mügarbakterite tegevuse tagajärjel (vt. § 40). Kasutades terve oma elu kestel piiramatut lämmastikuallikat, varustavad liblikõielised taimed heldesti lämmastikainetega ka oma järglasi.

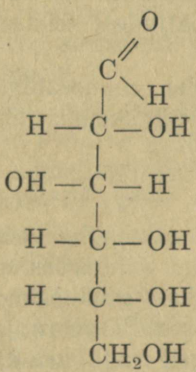
§ 53. Tähtsamad süsivesikuterühma esindajad seemnetes ja taime teistes osades.

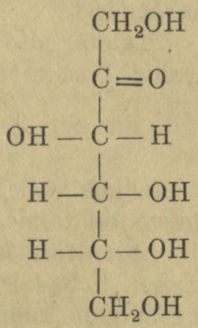
Limaseente protoplasmast langeb eespool toodud K i e s e l'i analüüsi järgi süsivesikute osale umbes 25% protoplasma kuivkaalust. Kõrgemate taimede kehas aga, kus rakud on kaetud tsellulooskestadega ning sisaldavad enestes alati tärklist või sellega sarnanevaid aineid, langeb süsivesikutele harilikult enam kui pool kõikidest ainetest. Süsivesikud moodustavad väga suure ja väga tähtsa orgaaniliste ainete rühma, mille nimetus on tekkinud sellest, et nad koosnevad süsinikust, hapnikust ja vesinikust, kusjuures kaks viimast elementi esinevad niisuguses vahekorras nagu vees, s. o. iga ühe hapniku aatomi kohta tuleb alati kaks aatomit vesinikku. Summaarset süsivesikute koostist võib seepärast väljendada valemiga $C_mH_{2n}O_n$, kus lihtsamatel suhkrutel (glukoosi tüübist — valemiga $C_6H_{12}O_6$) C-aatomite arv võrdub täpselt O-aatomite arvuga, kuid liitsematel süsivesikutel (näit. sahharoosil — $C_{12}H_{22}O_{11}$) on hapniku-aatomite arv väiksem kui süsiniku-aatomite arv seetõttu, et liitsuhkrud moo-

dustatakse lihtsuhkrutest veemolekuli eraldamisega, s. o. ühe (sahharoosi puhul) või mitme (polüsahhariidide korral) hapniku-aatomi eraldamisega. Oma keemilistelt omadustelt kujutavad süsivesikud enesest aldehüüdalkohole või ketoalkohole ja jagunevad kahte suurde rühma: lihtsüsivesikud ehk monosahhariidid (teisiti monoosid) ja liitsüsivesikud ehk polüsahhariidid (teisiti polüoosid), mis on mitme monosahhariidi-molekuli ühendid ja on tekkinud vee eraldumisel. Olenevalt liitunud monosahhariidide molekulide arvust eristatakse disahhariide, trisahhariide jne. Väikese monooside molekulide arvu juures, mis kuuluvad polüooside koostisse, viimased säilitavad monoosidele iseloomulikku kristalliseerumisvõimet ja lahustuvust vees, mispärast neid sageli ühendatakse koos monoosidega ühiseks sahharoosiderühmaks. Monooside suurema molekulide arvu juures — alates kuuest kõrgemale — tekivad polüsahhariidid juba kolloidide omadustega ega anna enam vees ehtsaid lahuseid. Tähtsamaks selle kolloidsete polüsahhariidide rühma esindajaks on taimedes tärklis.

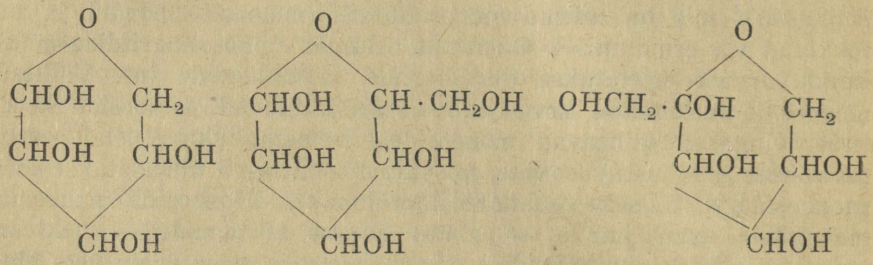
Monoose eristatakse aatomite arvu järgi trioosideks kolme aatomiga ning empiirilise valemiga $C_3H_6O_3$, tetroosideks $C_4H_8O_4$, pentoosideks $C_5H_{10}O_5$, heksoosideks $C_6H_{12}O_6$ jne. Taimedes leidub kõige sagedamini pentoose ja heksoose. Esimeste hulka kuuluvad ksüloos, arabinoos, ramnoos jt., teiste hulka — glukoos, fruktoos, galaktoos, mannoos jt. Kuni viimase ajani kujundati monooside ehitust vastava arvu süsiniku-aatomite ahelikuna, milledega seostati vesiniku-aatomid ja hüdroksüülrühmad. Seesuguse kujundamise kohaselt on arabinoosi, glukoosi ja fruktoosi ehitus väljendatav järgmiste valemitega:


arabinoos


d-glukoos


d-fruktoos

Viimasel ajal rea asjaolude põhjal, millede juures siin pole võimalik peatuda ning mida üksikasjalisemalt käsitellakse orgaanilise keemia ja biokeemia kursustes, omistatakse pentoosidele ja heksoosidele kuueliikmelise ringi kuju, mis koosneb viiest süsiniku-aatomist ning ühest neid ühendavast hapniku-aatomist (hapniksild). Seesugust ehitust võib kujutada järgmiste valemitega:



arabinoos glukoos fruktoos

Asümmeetriliste süsiniku-aatomite olemasolu tõttu on kõik looduslikud monosahhariidid optiliselt aktiivsed ning on võimelised vesilahustes pöörama valguse polarisatsioonipinda, moodustades kord paremapoolseid. kord vasemapoolseid stereoisomeere. Sellele pöördumisvõimele põhineb väga lihtne suhkruhulkade määramisviis vesilahustes polarimeetri abil, mida laialt kasutatakse peedisuhkru- ja teistes sellelaadsetes tööstustes.

Glukoos ja fruktoos on taimedes väga laialdaselt levinud, ja võib öelda, et pole olemas ainustki elujõulist rakku, mis ei sisaldaks mõnesugusel hulgal kas või ühte nendest heksoosidest. Nagu me pärastpoole näeme, moodustavad nad selle põhimaterjali, mida protoplasma kasutab temale omases paratamatult tarvilikus hingamisprotsessis, ja nad võtavad osa veel paljudest teistest tähtsatest biokeemilistest protsessidest.

Disahhariidid on kahe monosahhariidi-molekuli eetritaolised ühendid. Nende tekkimist võib skemaatiliselt kujutada järgmise valemiga:

$$2C_6H_{12}O_6 \longrightarrow C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$$

ja järelikult sellega käib kaasas ühe veemolekuli eraldumine. Kõige rohkem on taimedes levinud sahharoos ehk roosuhkur, disahhariid, mille liitmolekul koosneb ühest glukoosimolekulist ja ühest fruktoosimolekulist. See kergesti kristalliseeruv ja intensiivse magusa maitsega suhkur koguneb sageli tagavara-ainena mitmesugustesse taimede elunditesse ning teda toodetakse hiigelhulkadel suhkru-

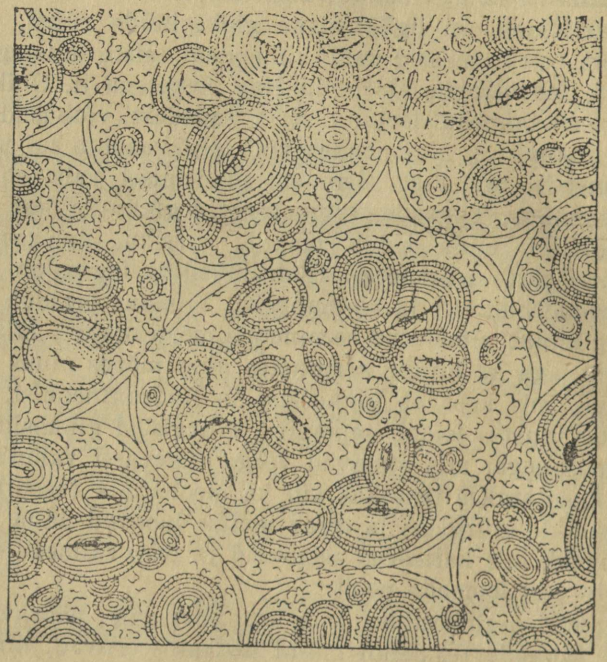
peedi juurtest (sisaldavad kuni 20—25% sahharoosi), suhkruroost, suhkruvahtrast ja mõningatest teistest taimedest. Lahjade hapete mõjul või erilise fermendi — invertaasi — toimel sahharoos allub kergesti hüdrolüüsile, s. o. liitudes ühe veemolekuliga, ta lagundub võrdselt d-glukoosiks ja d-fruktoosiks. Seda protsessi kutsutakse inversiooniks. Varemalt — tuginedes mitte küllalt täpsele suhkruanalüüsi metoodikale — arvati, et taimedes on veel laialdase levikuga teine disahhariid, nimelt maltoos, mis hüdrolüüsil lagundub 2 glukoosi-molekuliks. Kuid praegusel ajal on täpsemate analüüside ja uurimuste põhjal (D a v i s, 1915—1916 jt.) kindlaks tehtud, et maltoosi leidub väga harva taimede lehtedes, enamasti ta aga puudub seal hoopis.

Disahhariididele on ligilähedane glükosiidide rühm, mis kujutavad enesest eetrisarnaseid suhkruühendeid teiste ainetega, näiteks alkoholidega, fenoolidega, aldehüüdidega, hapetega jt. Glükosiidid on väga laialdaselt taimedes levinud. Eriti sagedasti võib neid leida tagavara-ainete mahutites, ning nendele võib isegi vaadata kui isesugustele tagavara-ainetele, milledest seemnete idanemisel vabaneb suhkruga seostatud kompleks. Taimedes enam levinud glükosiididest võib nimetada amügdaliini, mida leidub mandli, virsiku, aprikoosi, ploomi, õuna jt. roosõieliste seemnetes. Hüdrolüüsil ta lagundub glukoosiks, bensoehappe-aldehüüdiks ja sinihappeks. Viimane eraldub kõige kergemini ning annab nimetatud seemnetele mõru maitse. Mitmesuguste puude koores, aga ka lupiini seemnetes ning mõnes muus taimes leidub arbutiini, mis koosneb glukoosist ja hüdrohinoonist, kuna paljude taimede juurtes leidub saponiine, mürgiseid glükosiide seni selgitamata koostisega, mis annavad veega tugevasti vahutavaid lahuseid, mida kasutatakse tehnikas kui ka meditsiinis (seebijuur). Paljude glükosiidide mürgisus ja terav maitse lubavad näha nendes erilisi kaitseaineid, mis kaitsevad seemneid ja teisi taimede osi söömise ja vigastuste eest loomade poolt.

Eristatakse α-glükosiide, mis on paremale pööravad ja mis pärmseente rakkude fermendi mõjul hüdrolüseeruvad, ning β-glükosiide, vasemale pööravaid, mida lagundab emulsiin, mis aga sugugi ei avalda mõju α-glükosiididele. Vahet nende mõlema glükosiidide tüübi vahel seletatakse sellega, et α-glükosiidide koostisse kuulub tugevamini pöörav glukoosi modifikatsioon, nn. α-glukoos, kuna β-glükosiidide koostisse kuulub nõrgalt pöörav β-glukoos.

Taimedes esinevatest tagavara-ainetest on suurima levikuga kolloidsed polüsahhariidid, millede liitmolekul koosneb võrdlemisi suurest arvust monoosimolekulidest. Suuremolekuliliste ja kolloidsete

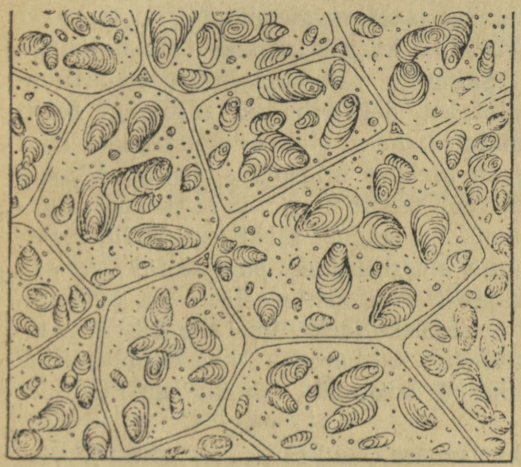
polüsahhariidide ladestamine tagavara-ainetena evib taimedes seda paremust, et nende kuhjumine pole seotud ülemäärase osmootse rõhu suurenemisega rakkudes, mis järk-järgulisel seemnete kuivamisel pidanuks veelgi suurenema. Selles suhtes on isegi disahhariididel paremusi monosahhariidide ees: ühe ja sama protsendilise sisalduse juures (kaalu järgi) nende lahustes on ühes mahuühikus disahhariidide osakesi peaaegu kaks korda vähem kui monosahhariidide osakesi ja nad kutsuvad järelikult ka peaaegu kahekordselt väiksema osmootse rõhu esile. Sellega ühenduses leidubki, nagu ülemal tähendatud, monosahhariide taimede tagavara-ainete mahutites palju väiksemas ulatuses kui di- ja polüsahhariide.



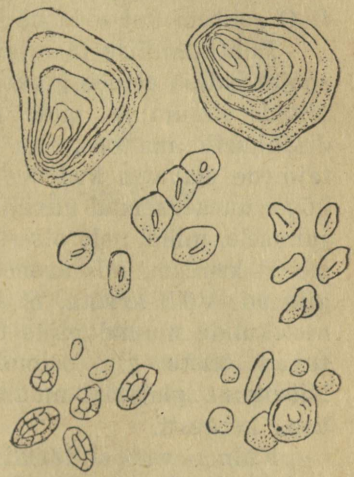
Joon. 84. Tärklisterad herneseemne idulehtede rakkudes.

Kõikidest polüsahhariididest on taimedes kõige rohkem levinud tärklis, vees lahustumatu polüsahhariid empiirilise valemiga $C_6H_{10}O_5$. Teda leidub niisugustes kudedes, kuhu süsivesikud kogutakse vaid ajutiselt, näiteks lehtede assimilatsioonikudedes päevastel tundidel, kus assimilaatide ülejäägid ladestatakse tärklisena, kuni need pole veel suutnud edasi liikuda varresse, — ka kohtades, kuhu

asetatakse tagavarasid pikemaks ajaks, näiteks seemnetes (joon. 84), puidus, maa-alustes mahutites (joon. 85), mis sageli on tulvil tärklist. Kuna tärklis on vees lahustamatu, siis teda korjub rakkudesse mitmesuguse suurusega ja kujuga terakestena, mis on iseloomustavalt erinevad igal taimeliigil. Seepärast on mikroskoobi abil tärklisterade ehituse järgi võimalik kindlaks määrata, missugusele taimele need terad kuuluvad, mis ongi üheks tähtsamaks võtteks jahu originaalsuse ning mitmesuguste lisandite määramisel (joon. 86). Oma sisseehituse poolest on tärklisterad sfärokristallid, mis koosnevad väga peenikestest, vastastikku tihedasti kokkusurutud ning radiaalselt asetatud kristalsetest nõelakestest (trihhiitidest).



Joon. 85. Tärklisterad kartulimugula rakkudes.



Joon. 86. Tärklisterad: üleval — kartulil, keskel — maisil ja oal, all — riisil ja nisul.

Valem $C_6H_{10}O_5$ ei väljenda täpselt tärklise koostist. Kõik molekulaarse kaalu määramisviisid viitavad kaheldamatult sellele, et tema molekul peab olema palju suurem ja tema valemit tuleb kirjutada $(C_6H_{10}O_5)$ n. Eriti suure tärklisemolekuli annab krüoskoobiline määramisviis, ja mitmesugused autorid annavad n suurusele mitmesuguseid arvulisi tähendusi, alates 30 ning lõpetades 108, 149 ja isegi 638.[1])

[1] Staudinger'i ja Husemann'i (1937) viskosimeetriliste mõõtmiste järgi on n suurus 600—900. Mõnede teiste autorite andmetel veelgi suurem. Toim. märkus.

Kuuludes polüsahhariidide hulka, suhkrustub tärklis lahjendatud hapete toimel ning annab glukoosi, mille tõttu tema molekuli võib kujutada kui mõnesuguse glukoosimolekulide arvu liidet, kusjuures vesi on eraldunud; seepärast võib tärklise tekkimist glukoosist väljendada järgmise üldvalemiga:

$$nC_6H_{12}O_6 - (n - 1)H_2O \longrightarrow (C_6H_{10}O_5)n.H_2O,$$

ja tärklise suhkrustumist võib kujundada kulgevana järgmise skeemi järgi:

$$(C_6H_{10}O_5)n.H_2O + (n - 1)H_2O \longrightarrow nC_6H_{12}O_6$$

Need valemid näitavad, et tärklisemolekul sisaldab ühe molekuli H_2O rohkem, kui seda väljendatakse tavalise valemiga $(C_6H_{10}O_5)n$.[1])

Puhtkeemilise tärklise hüdrolüüsi korral (näiteks teda hapetega soojendades) eelneb glukoosi tekkimisele vees lahustuvate polüsahhariidide ilmumine, mida nimetatakse dekstriinideks, seejärgi tekib disahhariid maltoos, mis lagundub kaheks glukoosimolekuliks. Kuid taimede elavates kudedes kulgeb tärklise hüdrolüüs, nagu näitavad kõige uueaegsemad uurimused, veidi teisiti ning viib sahharoosi kuhjumisele, millel pole otsest keemilist ühendust tärklisega. Selle reaktsiooni kemism, mis areneb ainult elusrakkudes, pole senini veel selgitatud. Võib arvata, et sahharoosi tekkimisele eelneb osa glukoosimolekulide muundumine fruktoosimolekulideks, mis siis hiljem seostuvad teiste glukoosimolekulidega sahharoosi kaksikmolekuliks. Niisugune glukoosi muundumine fruktoosiks toimub elusrakkudes üsna kergesti.

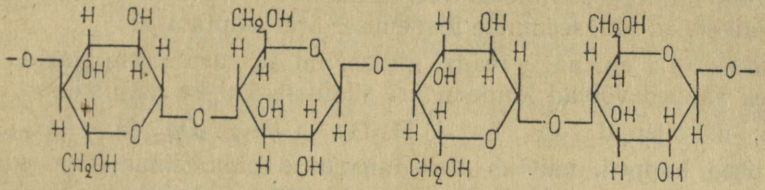
Külmas vees on tärklis lahustumatu, kuid ta paisub selles, imedes endasse kuni 40% vett. Seda vett ta hoiab kinni väga tugevasti ning sisaldab seda isegi õhkkuivas olekus veel kuni 15%. Tärklise erikaal on küllalt suur (1,5—1,6) ja ta sadestub kergesti loksutamise järel, missugust asjaolu kasutatakse tema puhastamisel. Tärklistera koostisse kuuluvad kaks tärklise erinevat komponenti: üks nendest lahustub kergesti soojendamisel ning hüdrolüseerub ka kergemini, seda nimetatakse granuloosiks (amüloosiks) ja see moodustab tärklistera põhimassi; teine komponent — farinoos (amülopektiin) — on vähem lahustuv ja ta jääb pärast granuloosi lahustumist järele õrna toesena. Mõlemad komponendid annavad tärklisele omast tüübilist joodireaktsiooni kusjuures siiski granuloos omab enam sinist ja farinoos rohkem lillakat tooni.

---

[1] See vaade pole veel lõplikult tõestatud. Toim. märkus.

Tärklisele lähedaseks süsivesikuks on tselluloos ehk kestaine, mis on rakuseinte põhiaineks ning omab samasugust empiirilist valemit $C_6H_{10}O_5$ nagu tärkliski. Kuid tselluloos on tärklisest palju vastupidavam: nimelt ei lahustu ta palavas vees ning hüdrolüseerub raskesti lahjendatud hapete mõjul. Tselluloosi hüdrolüüsi lõppsaaduseks on samuti kui tärklisel ainult glukoos, kuna vaheproduktideks on ka disahhariid, kuid mitte maltoos, vaid tsellobioos.

Tsellobioosi-molekulide asetus tselluloosis on samasugune, nagu maltoosimolekulide asetus tärklises, nimelt aheliku-kujuline, kusjuures need ahelikud on üsna pikad (joon. 87).



Joon. 87. Aheliku-kujuline tsellobioosi-molekulide asetumine tselluloosis.

Tugevasti väljavenitunud taimerakkudes, näiteks niinekiudude rakkudes, asetuvad kõik need ahelikud üksteisega rööbiti ning samal ajal raku pikitelje suhtes pisut viltu. Selle tulemusena on spiraalselt suunduvad fibrillid, mida võib kergesti näha nii ultramikroskoobi kui ka röntgeni kiirte abil, kuid mõnikord ka harilikus mikroskoobis nähtava nn. vöödilisusena.

Oma keemilise vastupidavuse tõttu moodustab tselluloos rakukestade põhitoese ning ei esine sisuliselt tagavara-süsivesikuna. Tagavara-ainena esineb aga küll tema teisend — poolkestaine ehk hemitselluloos, mida teisiti nimetatakse veel ka tagavara-tselluloosiks. See ladestub endospermis või idulehtedes paljudel taimedel väga paksude rakukestade näol, mis annavad vastavale koele üsna suurt vastupidavust. Niisugune on näiteks mõnede palmide (*Phytelephas* ja *Coelococcus*) sarvjas endosperm, mida nimetatakse taimeliseks elevandiluuks ning millest valmistatakse nööpe; samasuguse ehitusega on datlite kivikesed, kohvi, pojengi, lupiini, mungalille jt. taimede seemned. Pooltselluloosi keemiline koostis pole veel täielikult selgitatud ja see pole kõikidel taimedel ühesugune. Tema koostise hulka kuuluvad mitmesugused pentosaanid, s. o. polüsahhariidid, mis koosnevad pentoosidest, kõige sagedamini ksüloosist ja arabinoosist ja mida sellele vastavalt nimetatakse ksülaanideks ja arabaani-

deks, aga ka heksosaanid — mannaanid ja galaktaanid, s. o. polüsahhariidid, mis lagunduvad hüdrolüüsimisel mannoosiks ja galaktoosiks. Tagavara-tselluloosi hüdrolüüs toimub väga kergesti, sageli isegi kergemini kui tärklise hüdrolüüs, ja tagavara-tselluloosi poolest rikaste taimeseemnete idanemisel lahustub see aine õige kiiresti.

§ 54. Tagavara-rasvad. Lipoidid ja fosfatiidid. Orgaanilised happed.

Rasvad ja õlid esinevad peaaegu kõikides seemnetes, kuuludes idandi rakkude protoplasma koostise hulka. Kuid peale selle leidub enamiku taimede seemnetes veel üsna suuri rasvainete hulki tagavara-ainetena, mis seemnete idanemisel ära kasutatakse.

Rasvad on, nagu teada, glütseriini ja rasvhapete estrid, kus juures happed võivad kuuluda nii piirilisse kui ka alapiirilisse ritta, mille üldvalemid on — $C_nH_{2n}O_2$, $C_nH_{2n-2}O_2$ ja $C_nH_{2n-4}O_2$. Piirilised happed, näiteks stеariinhape ja palmitiinhape, moodustavad tahkeid rasvu, alapiirilised, nagu näiteks oleiinhape, linoolhape ja linoleenhape, aga peamiselt vedelaid rasvu. Looduslikud õlid, mida leidub seemnetes, on enamasti mitmesuguste rasvade segud; seejuures on huvitav märkida, et soojema kliima taimedel esinevad rasvad, mille sulamistäpp on kõrgemal, nagu näiteks kakaoõli, kookosõli jt., kuna parasvöötme taimedel, näiteks päevalillel, kanepil, linal, magunal jt., on enamuses vedelad, küllastamatud õlid. Küllastamatud õlid hapenduvad hõlpsasti õhu käes, liites hapniku kahelisesideme kohale, ning nende pinnale tekib siis kõva kile. Neid nimetatakse kuivavateks õlideks ning kasutatakse õlivärvide valmistamisel.

Leeliste ja hapete toimel hüdrolüseeruvad rasvad kergesti isegi madala temperatuuri juures, liitudes kolme molekuli veega ja lagundudes glütseriiniks ja rasvhappeks. Nii näit. kulgeb palmitiini hüdrolüüs järgmise valemi järgi:

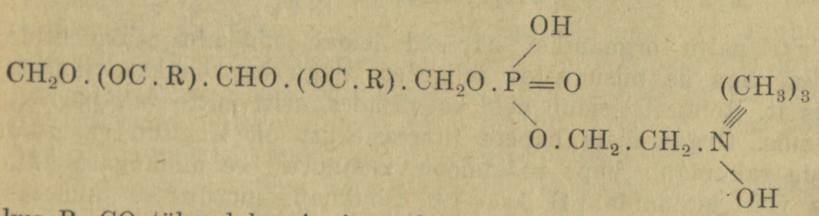
$$\underset{\text{palmitiin}}{C_3H_5(C_{16}H_{31}O_2)_3} + 3H_2O \rightarrow \underset{\text{glütseriin}}{C_3H_5(OH)_3} + \underset{\text{palmit.-hape}}{3C_{16}H_{32}O_2}$$

Seda protsessi kutsutakse seebistumiseks ning kasutatakse tehnikas seebi ja glütseriini valmistamisel.

Tagavara-ainetena on rasvadel süsivesikute ees rida tähtsaid paremusi. Olles lahustumatud vees, nad kõrvalduvad tagavara-ainetena reaktsiooni sfäärist ega saa puudutatud teiste rakkudes toimuvate protsesside poolt. Vedelatena nad võivad tihedasti täita tagavara-ainete mahutid, kuid samal ajal nad ei sisalda hügroskoobilist vett

mis moodustab 15—20% tagavara-süsivesikutest ning osutub kuivades seemnetes liigseks ballastiks. Lõpuks nad sisaldavad väga vähe hapnikku, ning seepärast nende põlemisel tekib kaaluühiku kohta väga palju energiat; nii saadakse 1 g rasva põletamisel keskmiselt 9,3 Kal., 1 g valgu puhul — 5,7 Kal. ja 1 g tärklise põletamisel 4,1 Kal. energiat. Energia tootmise materjalina mida vajatakse eluprotsessides, on rasvad seega väga tulusad. Kõik nimetatud omadused teevad rasvad väga väärtuslikeks tagavara-aineteks, ja me juba nägime, et 90% taimede seemnetest kuuluvad õliseemnete tüüpi. Ainukeseks tagavara-süsivesikute paremuseks on vaid see, et need ilma suuremate keemiliste muutusteta võivad muunduda niisuguseks universaalseks taimede kasutusaineks, nagu seda on glukoos ja üldse monosahhariidid, kuna aga rasvad peavad selleks läbi tegema üsna keerulised muundumised.

Rasvadele lähedase aineterühma moodustavad lipoidid ehk rasvataolised ained. Kõige tähtsamaks selle rühma esindajaks on letsitiin — glütseriini, kahe rasvhappe ja fosforhappe ester, mis omakord on seostatud lämmastikku sisaldava tugeva orgaanilise alusega — holiiniga. Letsitiini üldvalem on:



kus R . CO tähendab mingi rasvhappe jääki.

Letsitiinid esinevad kõikides elusrakkudes, nii taimelistes kui ka loomalistes, ega ole tagavara-aineteks, vaid nad kuuluvad protoplasma vajaliste algosiste hulka. On põhjusi oletamiseks, et nad kuhjuvad protoplasma pinnale — nn. plasma pindkihisse, ja Overton, nagu nägime (vt. § 7), omistab neile väljapaistvat osa plasma osmootsete omaduste määramisel. Mõned autorid, näit. Palladin, omistavad letsitiinidele ja nende lähedastele ainetele, nn. fosfatiididele, tähtsat osa hingamise juures toimuvates hapendumiseprotsessides. Lõppeks — omades võimet moodustada väga kergesti kompleksühendeid väga mitmesuguste ainetega, eriliselt ka valkudega, lipoidid võivad omandada suurt tähtsust rakkudes toimuvate sünteetiliste protsesside juures. Kõik need oletused on aga ainult hüpoteetilise iseloomuga, kuna täiesti täpseid eksperimentaalseid andmeid, mis seletaksid lipoidide ja fosfatiidide tähtsust, meil veel ei ole.

Päris-rasvadele on lähedased vahataolised ained nii oma rasvalise konsistentsi kui ka eetris lahustuvuse poolest. Need on rasvhapete ja üheaatomiliste kõrgemate alkoholide estrid, kõige sagedamini tserüülalkoholi, tsetüülalkoholi ja meritsüülalkoholi või isegi fütosterooli ühendid. Vahataolised ained on laialt levinud taimedes. Nende pea-ülesanne on muuta rakukesti veele läbipääsematuks, mille tõttu neid leidub kõige sagedamini varte, lehtede ja viljade pindadel, kus nad immutavad nii kutiikulat kui ka korkkudet ning kindlustavad nende kaitsefunktsiooni.

Taimede rakumahlas on väga levinud — nii vabas olekus kui ka sooladena — kahealuselised orgaanilised happed. Kõige tavalisemateks nende hulgas on oblikhape COOH . COOH, õunhape COOH . CH_2 . CHOH . COOH ja viinhape COOH . CHOH . CHOH . COOH.

Kolmealuselistest hapetest on levinud sidrunhape

$$\begin{array}{l} CH_2 \cdot COOH \\ \cdot \\ C(OH) \cdot COOH \\ \cdot \\ CH_2 \cdot COOH \end{array}$$

Eriti palju orgaanilisi happeid leidub lihakates sukulentide lehtedes, aga ka niisugustes taimedes, nagu hapuoblikas, jänesekapsas jt. Rohkesti leidub neid ka viljades, eriti mitte veel päriselt valminuis. Orgaaniliste hapete juuresolekust on tingitud enamiku taimede rakumahla hapu reaktsioon, kusjuures see mõningates taimedes võib küündida pH 1,6—1,3. Oblikhape moodustab taimedes alati esinevate kaltsiumi-ioonidega oblikhapukaltsiumi-soola kristalle, mis on mitmesuguse kujuga: üksikkristallid, druusid, rafiidid, mida üksikasjalisemalt kirjeldatakse taimeanatoomias. Oblikhappekaltsiumi kristallide ilmumine rakkudesse on tavaliselt tunnuseks rakkude vananemise kohta, ja neid kuhjub eriti rikkalikult surevatesse kudedesse.

Orgaaniliste hapete tekkimine taimerakkudes on tihedas ühenduses hingamisega ja nendele võib vaadata kui hapendumisprotsesside kõrvalproduktidele. Lähteaineteks nende tekkimisel on suhkrute lagundumise vaheproduktid — püroviinamarja-suhkur ja äädikhappealdehüüd —, mis puudulikul hapendumisel koguvad endisse karboksüülrühmi ning moodustavad kahealuselisi orgaanilisi happeid (Butkevitš, Bernhauer). Üheks niisuguse pooliku hapendumise põhjuseks võib olla puudulik hapniku juurdepääs, ning orgaanilised happed kogunevadki peamiselt lihakate lehtedega

(sukulendid) taimedesse, aga ka valmivate viljade lihasse. Hilisematel valmimisastmetel vabad happed, liitudes alkoholidega ja süsivesikutega, moodustavad estreid ja glükosiide, mis põhjustavad viljade spetsiifilise maitse ja aroomi.

§ 55. Tagavara-valgud ja nende hüdrolüütilise lagundamise saadused.

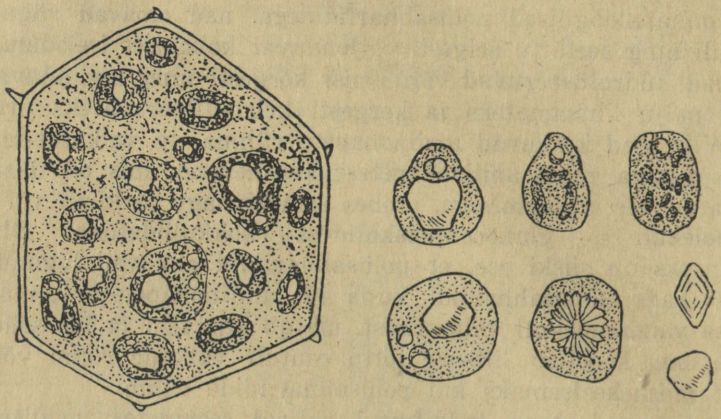
Taimede lämmastikku sisaldavateks varuaineteks on peaaegu eranditult ainult valkained. Selle rühma ained on väga liitse ehitusega ning koosnevad vähemalt viiest elemendist: süsinikust, hapnikust, vesinikust, lämmastikust ja väävlist, kuid sageli ka fosforist. Lämmastik moodustab nendes 15—19%. Mitmes suhtes valkained on analoogilised polüsahhariididega, nad omavad väga suurt molekuli ning seetõttu selgesti väljenduvat kolloidset iseloomu, peale selle nad hüdrolüseeruvad võrdlemisi kergesti ning lagunduvad seejuures palju lihtsamateks ja kergesti kristalliseeruvateks produktideks. Viimased kuuluvad amiinohapete rühma, ja valkaine-molekuli võib kujutada reast amiinohapetest koosnevana, mis on üksteisega ühendatud vee eraldamisega, umbes samuti nagu tärklise- või tselluloosimolekuli — glukoosimolekulidest kokkuliidetuna. Oluliseks erinevuseks on siiski see, et polüsahhariidid annavad lagundumisel üks või kaks monosahhariidi, kuna aga amiinohapete arv, mis võtavad osa valgumolekuli ehitamisest, ulatub kümneni ja üle selle. Seesuguse oma koostise liitsuse tõttu osutub valkude rühm võrreldamatult mitmekesisemaks kui polüsahhariidide rühm.

Tagavara-ainetena ladestuvad valgud seemnetes tavaliselt eriliste terakestena, mida nimetatakse aleuroonideks ja mis on õieti ärakuivanud rikka valgulahusega vakuoolid (joon. 88).

Paljudes aleuroonterakestes võib üsna hästi näha küllalt selgeid valgukristalle, millest nähtub, et kolloidne iseloom võib ühenduda kristalliseerumisvõimega. Üksikasjalisemat aleuroonterakeste kirjeldust võib leida taimeanatoomia kursustes. Mullaalustes tagavarade mahutites, näiteks kartulimugulates, omavad tagavara-valgud samuti kristalset kuju.

Valkaineid võib kergesti ära tunda mõningate värviliste reaktsioonide abil, millistest kõige tähtsamaks osutub biureedi reaktsioon, nimelt omadus anda sinilillat või punakaslillat värvust sööbenaatriumi-lahuse ja mõne tilga nõrga vasevitrioli-lahuse lisandamisel. Koondatud lämmastikhappega kuumutamisel annavad valgud helekollase värvuse (ksantoproteiini reaktsioon), ning lämmastikhappe-elavhõbedaoksüüdiga keetmisel lämmastikushappe juuresolekul — tellispunase värvuse (Millon'i reaktsioon).

Tuleb märkida, et kõik need reaktsioonid — peale biureedi reaktsiooni — ei ulatu mitte tervele valgumolekulile, vaid ainult mõnele selle kõige iseloomulikumale osale. Neid algosiseid on kõige parem tundma õppida valgumolekuli hüdrolüütilisel lagundamisel, milleks tavaliselt tuleb valke pikaajaliselt keeta lahjendatud mineraalhapetega. Seejuures nad lagunevad neid moodustavateks amiinohapeteks, mis kõik kuuluvad a-amiinohapete rühma, s. t. et NH_2-rühm on liitunud sama süsiniku-aatomiga, mille juurde kuulub ka COOH-rühm. Muu osas on nende süsinikutoes vägagi mitmekesine, ning seal võib kohata mitte üksi rasvade, vaid ka aromaatilise rea ühendeid. Kõik nad on — peale glükokooli (amiinoäädikhappe) — optiliselt aktiivsed.



Joon. 88. Rakk *Ricinus'e* endospermist aleuroonteradega. Paremal — üksikud aleuroonterad koos valgukristallidega.

Tähtsamateks valkude molekuli ehitusest osavõtvateks amiinohapeteks on järgmised:

I. Rasvade rida:

1. Monoamiinohapped:

glükokool (amiinoäädikhape) $CH_2NH_2 . COOH$
d-alaniin (amiinopropioonhape) $CH_3 . CHNH_2 . COOH$
d-leutsiin (amiinoisobutüüläädikhape)

$$\begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix} \!\!> CH . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

l-asparagiinhape (amiinomerivaikhape)

$$COOH . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

d-glutamiinhape (amiinoglutaarhape)

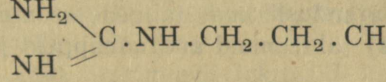
$$COOH . CH_2 . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

2. Diamiinohapped:

d-lüsiin (diamiinokaproonhape)

$$CH_2NH_2 . CH_2 . CH_2 . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

d-arginiin (guanidiinamiinopalderjanhape)



3. Oksüamiinohapped:

l-seriin (amiinooksüpropioonhape) $CH_2 OH . CHNH_2 . COOH$

4. Thioamiinohapped:

l-tsüstiin (diamiinodithiodilaktüülhape)

$$COOH . CHNH_2 . CH_2S . SCH_2 . CHNH_2 . COOH$$

II. Aromaatne rida:

1. l-fenüülalaniin (fenüülamiinopropioonhape)

$$C_6H_5 . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

2. l-türosiin (p-oksüfenüülamiinopropioonhape)

$$C_6H_4OH . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

III. Heterotsüklilised ühendid:

1. l-proliin (pürrolidiinkarboonhape)

$$(C_4H_7NH) . COOH$$

2. l-trüptofaan (indoolamiinopropioonhape)

$$(C_8H_5NH) . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

3. l-histidiin (imiidasoolamiinopropioonhape)

$$(C_3H_2N_2H) . CH_2 . CHNH_2 . COOH$$

Üksikasjalik valkude ja nende hüdrolüüsiproduktide vaatlemine ei kuulu meie ülesannete hulka, ja seda võib leida orgaanilise keemia ja biokeemia kursustest. Piirdume vaid märkega, et türosiini aromaatne tuum põhjustab ksantoproteiini ja Milloni reaktsioone, et tsüstiin on just selleks ühendiks, mille näol tuleb valgumolekuli koos-

tisse väävel ja et me temale võlgnemegi tänu selle väävelvesiniku eest, mis alati eritub valkude täielikul lagunemisel mädanemisprotsessis. Peale amiinohapete kuulub valkude hüdrolüüsiproduktide hulka veel vähene hulk ammoniaaki ja sageli veel süsivesikud.

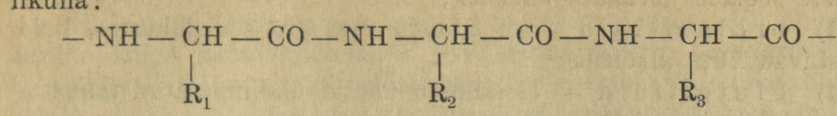
Mitmesuguste amiinohapete protsendiline vahekord mitmesugustes valkudes osutub erinevaks. Võib isegi öelda, et nimelt need erinevused amiinohapete vahekordades ongi valkainete hiigelsuure mitmekesisuse algpõhjuseks. Nii näiteks sisaldavad järgmised tagavaravalgud mitmesuguste põllumajanduslikkude taimede seemnetest järgmistel hulkadel (protsentides) tähtsamaid amiinohappeid ja ammoniaaki:

Amiinohapped	Legumiin hernes	Faseoliin aedoas	Gliadiin nisus	Edestiin kanepis
Alaniin	2,08	1,80	2,00	3,60
Leutsiin	8,00	9,65	5,61	20,90
Proliin	3,22	2,77	7,06	1,70
Fenüülalaniin	3,75	3,25	2,35	2,40
Türosiin	1,55	2,84	1,20	2,13
Asparagiinhape	5,30	5,24	0,58	4,50
Glutamiinhape	16,97	14,54	37,33	14,07
Arginiin	11,71	4,89	3,16	14,17
Lüsiin	4,98	4,58	0,00	1,65
Histidiin	1,69	2,62	0,61	2,19
Ammoniaak	2,05	2,06	5,11	2,28

Kõiki neid amiinohappeid võib saada valkudest hüdrolüüsi teel, nähtavasti ilma suuremate muutusteta nende molekulide ehituses, mis viib oletusele, et nad on üksteisega ühendatud sel viisil, et ühe amiinohappe COOH-rühm astub seosesse teise happe NH_2-rühmaga. Amiinohapped on amfoteersed ühendid, mis võivad reageerida kui nõrgad happed ja kui nõrgad leelised. Selle tulemusena koguneb valgumolekulisse rida rühmi CO — NH — CH, mis annavadki biureedi reaktsiooni. Seda reaktsiooni ei anna aga ükski amiinohape üksikult.

Lähtudes nendest oletustest, Emil Fischer (1906) katsus teostada valkude molekuli sünteesi. Ühendades üksteisega amiinohappeid, algul kahekaupa, siis kolmekaupa ja lõpuks 18—19-kaupa kokku, ta sai liitkehad, mida ta nimetas polüpeptiidideks, mis andsid biureedi reaktsiooni ja omasid üldse mitmeid valkude omadusi.

Polüpeptiidide ehitust võib skemaatiliselt kujutada järgmise ahelikuna:



kus R_1, R_2 jne. on mitmesuguste amiinohapete jäägid, mis seostuvad põhiaheliku CH lülidega külgahelikkude kujul. Fischeri teooria järgi pole tõelised valgud muud midagi kui väga liitse koostisega polüpeptiidid, mis on ehitatud sama tüübi eeskujul nagu kunstlikud polüpeptiididki.

E. Fischeri uurimused tekitasid epohhi valkude uurimistes ja ülaltoodud valgumolekuli ehituse skeemi tunnustati kaua aega üldiselt. Viimaste aastate uurimused aga näitavad, et peale peptiidsete seoste esinevad valgumolekulides veel anhüdriidse iseloomuga seosed, mis viivad ringikujuliste ja mitte ahelikuliste ühendite kujunemisele. Kõige tõenäolisemateks tuleb pidada diketopiperasiinse iseloomuga seoste olemasolu valgumolekulis (A b d e r h a l d e n, C a r r e r). Siit tuleb teha järeldus, et valkude molekul on ehitatud keerulisemalt, kui see algul paistis olevat E. Fischeri hiilgavate tööde järgi.

Vastavalt sellele arvatakse praegusajal, et valgumolekul omab hiigelsuurust ja et valkainete molekulaarne kaal vastab kümnetele ja sadadele tuhandetele. Niisugune molekuli suurus põhjustab seda ammu tuntud fakti, et valkude lahused on alati kolloidse iseloomuga ja et nende juures kaob ära vahe molekuli ja mitselli vahel.

Ratsionaalne valkainete klassifikatsioon peaks põhinema nende koostisele, s. o. nende koostisse kuuluvate amiinohapete hulgalisele vahekorrale. Niisugust klassifikatsiooni pole senini veel välja töötatud ja tavaliselt kasutatakse vana klassifikatsiooni, mis põhineb valkude erineval lahustuvusel vees ja soolalahustes.

Põhijoontes see klassifikatsioon on järgmise kujuga: kõige enne eristatakse lihtvalke ehk p r o t e i i n e liitvalkudest ehk p r o t e i i d i d e s t. Viimased kujundavad enestest tavalise valgumolekuli ühendit mingisuguse teise kompleksiga. Kui see kompleks on süsivesiku iseloomuga, meie saame g l ü k o p r o t e i i d i d, millede hulka kuuluvad paljud limaained. Kui see aga on nukleiinhapete kompleks, siis saame n u k l e o p r o t e i i d i d, mis on tähtsamad rakutuuma ained.

Lihtvalgud jagatakse omakorda järgmisteks rühmadeks:

1) a l b u m i i n i d — lahustuvad vees;

2) globuliinid — vees lahustumatud, kuid lahustuvad neutraalsete soolade nõrkades lahustes;

3) prolamiinid — ei lahustu vees ega soolalahustes, kuid lahustuvad 70% alkoholis;

4) gluteliinid — ei lahustu üheski ülalnimetatud lahustajas, kuid lahustuvad nõrkades leelistes.

Seemnete tagavara-valgud kuuluvad lihtvalkude hulka. Nendest albumiinid ei esine peaaegu üldse taimedes. Ainult väga väikestes hulkades on neid leitud teraviljade seemnetes ja hernestes. Globuliinidest võib nimetada legumiini ja vitsiliini — tagavara-valgud herne ja mõne teise liblikõielise taime seemnetes, faseoliini — aedoa seemnetes, konglutiini — lupiini seemnetes, edestiini — kanepi seemnetes. Prolamiinidest on suurema tähtsusega gliadiin, mis kuulub nisu teriste pihkaine hulka, hordeiin — odra teristes, ja tseiin — maisi seemnetes. Gluteliinidest tuleb märkida gluteniini — teist pihkaine komponenti nisu terises.

Valkained on elusmateeria kõige tähtsamad ja iseloomulisemad algosad. Nad on paratamatult tarvilikud protoplasma loomisel, ja ülalpool (§ 52) toodud limaseene protoplasma analüüs näitab, et hulgaliselt on valkained kõige tähtsamateks protoplasma osisteks. Kuid oleks suureks veaks arvata, et terve elu saladus peitub ainult valgumolekuli ehituses.

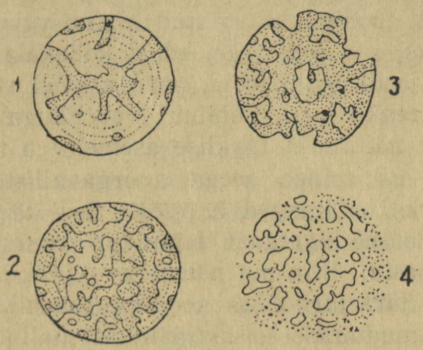
Lipoidid ja süsivesikud, aga ka elektrolüüdid, moodustavad sama tähtsa ning tarviliku elusaine osise, ja elu kui uus omadus, mis eristab organismid surnud kehadest ja mis loob nendes rea uusi tähtsaid seaduspärasusi, pole seotud mitte üheainsa orgaanilise aine rühmaga, vaid kõikide nende liitse kompleksiga, mis moodustabki protoplasma. Üksikult võetuna valkained ei avalda mingisuguseid elu tunnuseid, eriti tähtsamat nendest tunnustest — nimelt pidevat ainetevahetust, ja rakust eraldatud tagavara-valgud, nagu edestiin või gliadiin, moodustavad samuti nagu tärklis või rasv — ainult materjali elusprotoplasma ehitamiseks.

§ 56. Tagavara-süsivesikute ja -rasvade hüdrolüütiline lagundamine seemnete idanemisel. Seda lagundamist teostavad fermendid.

Täiesti kuivades ja puhkavates seemnetes on kõik praegu vaadeldud ainete rühmad võimelised hoiduma muutumatuina pika aja vältel, mispärast kuivad seemned ongi väga sobivaks algmaterjaliks nimetatud ainete saamisel ja uurimisel. Ent kui niisutame seemneid, siis algab nendes kohe terve rida keerulisi biokeemilisi protsesse,

mis moodustavad seemnete idanemise algastmed ning teevad seemnete idude kasvamise ja arenemise võimalikuks idulehtedesse või teistesse mahutitesse paigutatud tagavara-ainete arvel. Nende protsesside kõige iseloomulikumaks jooneks on liitsete tagavara-ainete lagundumine algosadeks: polüsahhariidid lagunduvad monosahhariidideks, rasvad — rasvhapeteks ja glütseriiniks, valgud — amiinohapeteks ja ammoniaagiks. Kõik need lagundamisreaktsioonid toimuvad vee liitumisel ning kuuluvad üldisesse hüdrolüütiliste reaktsioonide tüüpi.

Et tutvuda hüdrolüüsi-reaktsiooni üldkäiguga idanevates seemnetes ning üldse elusrakkudes, peatume esiteks tähtsaima tagavarasüsivesiku — tärklise — juures. Juba mikroskoopiline vaatlemine



Joon. 89. Tärklisterade järk-järguline söövitamine diastaasi poolt.

näitab, et esimestest idanemispäevadest alates tärklis allub sügavale keemilisele ümbertöötamisele. Esiteks tekivad tärklisterade pindadele väikesed vaondid, mis järk-järguliselt süvenduvad teradesse, meenutades mõne putuka uuristuskäike, mis ühtivad üksteisega, moodustavad õõnsusi; ja mõne aja pärast osutub tärklistera niivõrd läbipuurituks, et laguneb pisikesteks kildudeks, mis lõppude-lõpuks täielikult lahustuvad (joon. 89). Kadunud tärklise asemele koguneb idanevasse seemnesse suhkrut, nimelt glukoosi. Seda suhkru kogunemist on kerge avastada mitte üksi spetsiaalsete reaktiividega, nagu Fehling'i lahustega, vaid ka lihtsalt maitsmisega. Nii näiteks on mitte-idanenud odraterised maitselt jahused, idanenud terised aga tunduvalt magusad; neid kutsutakse (kuivatatult) linnasteks.

Idaneval seemnel pole neid vahendeid, millede abil keemik harilikult esile kutsub polüsahhariidide hüdrolüüsi, nimelt kangeid hap-

peid ja kõrget temperatuuri. Ent tema valduses on erilised ained, mis on võimelised teostama niisugust hüdrolüütilist lagundamist juba hariliku temperatuuri juures. Neid aineid nimetatakse üldnimega fermentideks ehk ensüümideks, ning üheks esimestest niisugustest ainetest, millised taimedes avastati, oli tärklist lahustav ferment, mida nimetatakse diastaasiks ehk amülaasiks.

Diastaasi võib kergesti kätte saada idanevatest teristest, näiteks linnastest. Selleks on tarvis kuivad peeneks jahvatatud linnased leotada veega, saadud leotis kurnata kõvade osakeste eraldamiseks ja filtraadist diastaas sadestada alkoholiga. Saadakse valge helbeline sade, mida võib kurnamise teel lahusest eraldada ning uuesti vees lahustada. See lahus avaldab tärliskliistrile valatult tärklisele väga energilist hüdrolüütilist mõju, nimelt hakkab juba lühikese aja pärast tärklise iseloomulik joodiga saavutatud sinine värvus muutuma: ta läheb esiteks lillaks, siis punaseks, edasi kollakaks ning lõppeks ei anna lahus enam joodi reaktsiooni, selle asemel võib aga lahusega saavutada selgelt reaktsiooni Fehlingi vedelikuga. Üksikasjalikum keemiline uurimine näitab, et tärklise asemele on tekkinud maltoos.

Diastaasi tegevus erineb seega anorgaaniliste katalüsaatorite tegevusest, millisteks on kanged happed. Seal tärklisemolekul või õigemini selle kolloidne agregaat lagundub kuni hüdrolüüsi lõppsaaduseni — glukoosini. Siin me näeme aga järk-järgulist lagundumist, mis ilmneb järk-järgulises joodiga saadud värvireaktsiooni kadumises ning lagundumise seismajäämises maltoosi astmel. Seega osutub diastaasi tegevus palju peenemaks ning järk-järgulisemaks. Vähendades samm-sammult kolloidagregaadi — tärklistera — mõõtmeid, teiste sõnadega — suurendades dispersiooni-astet, diastaas annab esiteks vaheprodukte, mis vees lahustuvad ja mida nimetatakse dekstriinideks, ja seejärgi alles maltoosi, millega tema tegevus ka lõpeb. Kuid maltoosilist seost kahe glukoosi molekulide vahel ei suuda diastaas enam purustada.

Peale oma järk-järgulise toime diastaas erineb anorgaanilistest katalüsaatoritest veel oma spetsiifilisuse poolest. Ta võib mõjuda ainult tärklisele, kuid ta ei avalda mingisugust mõju tagavara-tselluloosile, mis hapete mõjul hüdrolüseerub mitte raskemini tärklisest. Samuti ei mõju ta ka inuliinile ega roosuhkrule.

Puhkavates seemnetes leidub väga vähesel hulgal diastaasi, mispärast esimestel idanemisastmetel tärklise lahustumine läheb üsna aeglaselt. Kuid juba paisumisajal suureneb diastaasi hulk seemnes tunduvalt ning esimestel idanemispäevadel see suurenemine progresseerub väga kiiresti. Juba nädal pärast idanemise algust osutub dias-

taasi hulk 3—4 korda suuremaks, kui see oli seemnete paisumise algul.

See diastaasi hulga suurenemine vastavalt idanemiskäigule toimub aga, nagu on selgunud, ainult küllaldase hapniku juurdepääsu puhul ja on kõige tihedamas ühenduses seemnete idanemisel väga energiliselt toimuva hingamisprotsessiga. Hapniku puudumisel jääb diastaasi moodustamine kohe seisma.

Kõrreliste teristes, näiteks nisul ja maisil, on diastaasi tekkimise keskkohaks peamiselt seemne idu, eriliselt selle kilbike (joon. 90) ja endospermi piirav aleuroonikiht. Seal tekkiv diastaas difundeerub endospermi koesse ning kutsub esile koesse tagavaraks kogutud tärklise lagundumise. On huvitav märkida, et endospermi tärklise suhkrustamine läheb lõpuni ainult sel juhul, kui endosperm jääb tihedasse ühendusse kilbikesega ning selle külge liibuva noore idandiga, mis pidevalt imeb ja kasutab tärklise hüdrolüüsil tekkinud suhkrut. Kui aga need osad kõrvaldada, siis jääb tärklise suhkrustamise protsess niisuguses isoleeritud endospermis väga ruttu lahustuvate reaktsiooni produktide kuhjumise tagajärjel seisma.



Joon. 90. Pikilõik läbi nisuterise alumise osa (skeem): End — endosperm, Al — aleuroonikiht, Em — idu, Sc — kilbike

Üheaegselt tärklise lahustumisega muutuvad tunduvalt õhemaks ka endospermi rakkude seinad — sinna kogutud hemitselluloosi kihtide lahustumise tagajärjel. Esialgu oletati, et see lahustamine toimub sama diastaasi mõjul, mis lahustab tärklisteri. Üksikasjalisemad uurimused on aga näidanud, et siin töötab teine ferment — tsütaas, mida võib saada võrdlemisi puhtal kujul idanevatest lupiini seemnetest või datlipalmi viljadest. Samuti nagu diastaas, töötatakse ka tsütaas välja idu poolt, ja näiteks datlipalmi viljade endospermi rakkude paksude kestade lahustumine peatub kohe pärast idu kõrvaldamist.

Peale fermentide, mis lagundavad polüsahhariide, töötavad seemnete idanemisel veel fermendid, mis hüdrolüüsivad disahhariide ja glükosiide. Väga levinud ning võrdlemisi hästi tundmaõpitud fermendid on invertiin ehk sahharaas, mis kutsub esile roosuhkru lagundamise glukoosiks ja fruktoosiks (inversioon). Invertiini võib kergesti saada pärmist, mille seened hüdrolüüsivad tema poolt mitte-kääritavat sahharoosi. Selleks tuleb pärmseened väheses soojas vees räniliiva abil peeneks hõõruda ning kurnata. Saadakse

täiesti selge filtraat, mis on tugeva inverteeriva toimega. Alkoholiga võib invertiini sadestada ning saada sel viisil invertiini kuivpreparaadi, mis vees kergesti lahustub ning mille toimevõime püsib kaunis kaua. Glükosiide hüdrolüüsivatest fermentidest on tähtsamaks emulsiin ehk β-glükosidaas, mis hüdrolüüsib kõiki β-rühma glükosiide, ning mida saadakse tavaliselt kibemandli seemnetest. Teine, temale lähedane ferment on α-glükosidaas, mis hüdrolüüsib α-glükosiide. Teda leidub koos invertiiniga pärmseente leotises.

Õliseemnetes on tähtsamateks lämmastikuvabadeks tagavara-aineteks taimerasvad. Seemnete idanemisel kuluvad nendes peituvad õlitagavarad kiiresti. Nii pani Münz tähele, et 20 g magunaseemnetes leiduvast 8,9 g rasvast, mis leidus seal enne seemnete idanemist, 2 päeva pärast idanemise algust jäi järele 6,8 g, 4 päeva pärast 3,9 g. Sellele rasva kasutamisele eelneb tema seebistumine, mis nähtub sellest, et vabade rasvhapete hulk, mida seemnetes leidub väga vähe, tõuseb idanevates seemnetes väga kiiresti. Nii moodustasid vabad rasvhapped magunaseemnetes enne idanemist kõigest 10% rasvadest; kahe päeva pärast, idanemise algusest arvates, aga — 53%, ja 4 päeva pärast — 97%. Kuid glütseriini kogunemist pole seejuures võimalik tähele panna, kuna see väga kiiresti ümber töötatakse.

Rasvade hüdrolüüs toimub idanevates seemnetes eriliste fermentide kaasabil, mida kutsutakse üldnimega lipaasideks. Lipaasi võib kergesti saada idanevatest riitsinuseseemnetest, neid glütseriinis puruks hõõrudes; ta toimetab väga energiliselt rasvade lagundamist glütseriiniks ja rasvhapeteks. Kuna tema toime märgatavalt kiireneb hapus keskkonnas (optimaalne pH = 5) ja kuna seebistumisel just kuhjub vabu happeid, siis lipaasi tegevus on autokatalüütilise iseloomuga, s. o. see toimub algul üsna aeglaselt, kuid siis kiireneb ikka rohkem ja rohkem.

§ 57. Tagavara-valkude hüdrolüüs seemnete idanemisel. Proteolüütilised fermendid.

Tagavara-valkained seemnetes alluvad idanemisel samuti hüdrolüütilisele lagundumisele, millest võtavad osa spetsiifilised fermendid, mida nimetatakse proteolüütilisteks fermentideks ehk proteaasideks. Nende fermentide tegevuse lõpptulemuseks on amiinohapete ja ammoniaagi kogunemine. Nii näiteks Joddi' (1925) analüüside järgi on maisiteristes enne idanemist 96% kõikidest lämmastikainetest valkude kujul. Kahe päeva pärast, idanemise algusest arvates, langes valkude hulk 78%-le, nelja päeva pärast 61%-le ning kaheksa

päeva pärast 57%-le — ühes samaaegse peptiidide ja amiinohapete hulga vastavalt suurenemisega.

Proteolüütilistest fermentidest õpiti esimestena tundma neid, mis töötavad loomade seedekanalis, kusjuures tehti kindlaks neist kaks tüüpi: pepsiin, mida eritavad mao seinad ning mis teostab võrdlemisi pinnalist valkude lagundamist kuni nn. peptoonideni, ja trüpsiin, mida eritab kõhunääre ning mis lagundab valgud ja peptoonid edasi kuni amiinohapeteni. Peptoonid on veel üsna liitsed kehad kolloidse iseloomuga, kuid nende dispersiooniaste on juba palju suurem kui päris-valkudel.

Harilikult arvatakse, et peptoonid on esimesed valgumolekuli laguproduktid, kuid viimasel ajal on kogunenud andmeid arvamise kasuks, et peptoonide tekkimisel meil pole tegemist veel üldse molekuli lagundumisega, vaid ainult suuremate kolloidagregaatide, mis koosnevad mitmest valgumolekulist, lagunemisega. Igal juhul pole peptoonid mitte mingisugused täiesti kindlaloomulised keemilised ühendid. Omalt keemiliselt koostiselt kui ka omadusilt nad seisavad kõige lähedamal polüpeptiididele, mida Emil Fischeri meetodiga võib saada mitme amiinohappe liitmisel üksteisega.

Edasine peptoonide lagundamine toimub — peale trüpsiini — veel spetsiaalse fermendi erepsiini mõjul, mis erineb selle poolest, et ta pole suuteline hüdrolüüsima muutumatuid valke. Niiviisi toimub valkude hüdrolüüsimine loomade seedekanalis kolme fermendi — pepsiini, trüpsiini ja erepsiini — kaasabil, mis oma tegevuses üksteist nagu täiendavad.

Taimedes avastati proteolüütilised fermendid palju hiljemini ja need olid kuni viimase ajani vähe uuritud. Tugevamõjulistest taimelistest proteaasidest on kõige rohkem tuntud papaiotiin, mida saadakse melonipuu (*Carica Papaya*) viljade mahlast. Seda kirjutatakse ravimina haigetele, kellel on seedimisrikked. Proteaaside eraldamine idanevatest seemnetest on palju raskem kui diastaasi kättesaamine, kuna need veega leotamisel ei lähe lahusesse, ja nende mõju õpitakse tundma autolüüsi kasutamisel, s. o. seemnete valkainete „iseseedimise" abil, milleks leotatakse vees peenekshõõrutud seemneid kloroformi või mõne teise neutraalse antiseptiku juuresolekul, mis takistaksid leotises mikroorganismide sigimist ning surmaksid veel vigastamatud rakud seemne idus.

Viimaste aastate uurimused, eriti praegusaegse suurima biokeemiku Richard Willstätter'i ja tema õpilaste omad, on toonud suuri muudatusi meie kujutlustesse proteolüütiliste fermentide kohta. Neid jagatakse nüüd kahte suurde rühma: proteinaasid, mis

mõjustavad muutumatuid kollolidseid valkaineid, ja ereptaasid, millede tegevusala piirdub peptoonidega ja polüpeptiididega. Proteinaase jagatakse omakorda veel kolme rühma: 1) pepsinaasid, mis mõjuvad tugevhappelises (pH = 2) keskonnas, nende seas eeskätt kõhumahla pepsiin, 2) papainaasid, mis mõjuvad nõrkhapus või neutraalses (pH = 4—7) keskkonnas, mille kõige rohkem tuntud esindajaks on papaiotiin, ja 3) trüptaasid, mille tegevus avaldub leeliseses keskkonnas (pH = 8—9). Sellele jagamisele vastab printsipiaalne erinevus tegevusviisis: pepsiin jagab osadeks hapus keskkonnas tekkinud valkude katioonid, trüpsiin — leeliseses keskkonnas tekkinud valkude anioonid, kuna papaiotiin lagundab isoelektrilisi valke.

Pepsinaasid ja trüptaasid on levinud peamiselt loomariigis, seedenäärmete sekreetides, ning nad töötavad väljaspool rakke — seedekanalis. Need fermendid esinevad taimedes ainult erandjuhtudel, näiteks putukatoidulistel taimedel, mis püüavad ja seedivad oma saaki erilistes õõnsustes või kokkukeerdunud lehtede kannudes, kusjuures erilised näärmed eritavad seedemahla. Valdavas enamuses töötavad taimede proteolüütilised fermendid rakkude sisemuses ega ole võimelised ümbritsevasse keskkonda erituma. Neid nimetatakse seepärast endofermentideks. Neid fermente arvati kaua aega trüptaaside hulka, kuid praegusel ajal on selgitatud, et neid tuleb arvata papainaaside rühma. Rakusiseste fermentide hulka kuuluvad veel taimelised ereptaasid. Loomorganismis vastab taimede papaiinile samuti rakusiseselt töötav katepsiin.

§ 58. Fermentide üldised omadused, nende eraldamise ja puhastamise meetodid.

Fermente määratletakse tavaliselt kui orgaanilisi katalüsaatoreid, mida elusrakud välja töötavad ja mis oma mõju võivad avaldada ka elutus keskkonnas ning millede spetsiifiline tegevus ulatub ainult teatavatele kindlatele ainetele.

Katalüsaatoriteks nimetatakse aineid, mis nähtaval viisil ei võta osa ühestki keemilisest reaktsioonist, kuid sellele vaatamata oma juuresolekuga kiirendavad väga selle kulgemist. Reaktsiooni lõpp-produktide hulgas neid ei leidu ja reaktsiooni käigus neid ei kulutata, kuid nende osavõtt vahepealsetest reaktsioonidest on väga tõenäolik, mõnel juhul isegi täiesti kindlasti tõestatud. Tüübiliseks anorgaaniliseks katalüsaatoriks on peenendatud plaatina, mis vääveldioksiidi tootmisel kontaktmenetlusel võib hapendada piiramatud

väävelhapendi hulgad, ise seejuures aga märgatavalt mitte muutudes. Tema tegevus põhineb peamiselt sellel, et ta oma suure adsorptsiooni-võimega koondab reageerivaid gaase oma ääretu suurele pinnale ning sellega kiirustabki toimuvat reaktsiooni.

Niisuguse katalüüsi näiteks, kus katalüsaator kaheldamatult võtab osa vaheproduktide tekkimisest, võib olla nn. vääveleetri tekkimine väävelhappe mõjul alkoholist. See reaktsioon koosneb kahest faasist. Esiteks tekib väävelhappe ühend alkoholiga koos ühe veemolekuli eraldumisega:

$$C_2H_5OH + SO_2(OH)_2 \rightarrow C_2H_5O.SO_2OH + H_2O.$$

Siis astub reaktsiooni teine alkoholi-molekul, moodustub eeter, ja väävelhape vabaneb uuesti:

$$C_2H_5O.SO_2OH + C_2H_5OH \rightarrow C_2H_5O.C_2H_5 + SO_2(OH)_2.$$

Niiviisi on võimalik ühe ja sama väävelhappe hulgaga töötada ümber eetriks suured alkoholi hulgad, kui hoolitseda tekkiva vee kõrvaldamise eest.

Fermentidele vaadatakse tavaliselt nagu orgaanilistele kolloidse iseloomuga katalüsaatoritele, mis oma dispeerse oleku tõttu omavad väga suurt adsorptsiooni pinda ning seepärast kiirendavad tunduvalt nende kaasabil toimuvaid reaktsioone.

Samal ajal nad võtavad ka ise reaktsioonidest osa, moodustades ebapüsivaid vahepealseid ühendeid nende ainetega, mida nad mõjustavad.

Kuuludes kolloidainete hulka, ilmutavad fermendid rea oma oleku ebapüsivuse tunnuseid. Nad tarretuvad keetmisel ning kaotavad seejuures oma teovõime. Ka nende lahused kaotavad pikaajalisel seismisel oma töövõime — arvatavasti fermendi pideva lagundumise tõttu. Neid on võimalik kergesti sadestada vesilahustest mitmesuguste vett-äravõtvate ainetega, nagu alkoholiga või atsetooniga, ja neid on võimalik pärast seda uuesti lahustada.

Paljud elusplasmale tugevasti mürgised ained, nagu näiteks tümool, kloroform, toluool jt., ei avalda fermentide tegevusele kahjulikku mõju, ja seepärast neid lisandatakse harilikult orgaaniliste ainete lahustele fermentatiivsete protsesside tundmaõppimisel, et kõrvaldada mädanemist ning käärimist tekitavate mikroorganismide mõju, mis võiks segada fermentide tegevust. Seega osutuvad fermendid keemiliselt palju püsivamaiks neid väljatöötavast protoplasmast. Kuid rida aineid, nagu raskemetallide soolad, formaldehüüd jt. antiseptilised ained, „surmavad" ka fermente, s. o. tekitavad nende tagasipöördumatu sadestuse ning täieliku funktsioonikaotamise.

Üheks kõige raskemaks ja senini mitte veel lõplikult lahendatud küsimuseks on fermentide keemilise koostise või vähemalt nende keemilise iseloomu küsimus. Väga kaua arvati fermente valkainete hulka, sest et tavaliselt nende eraldamise meetodid vesilahustest — näiteks väljasadestamine alkoholi või atsetooniga, aga ka tanniiniga — langevad ühte valkude sadestamise meetoditega. Kuid üksikasjalisemad uurimised sundisid juba ammu kahtlema fermentide kuuluvuses valkude hulka ning kutsusid esile oletuse, et valkained oma kalgendumisel lihtsalt haaravad enestega fermente ühes, just samuti nagu nad viivad endaga ühes kolloidse iseloomuga värvaineid, peent muda jne. Sellel valkude võimel võtta kaasa lahustest mitmesuguseid lisandeid põhineb tuntud võte — selgitada sogaseid ja tumedaid vedelikke kanamuna-valgu abil.

Ainult viimastel aastatel on Willstätter'i ja tema kaasuurijate töödega suudetud astuda mõnevõrra ligemale fermentide keemilise iseloomu selgitamisele. Willstätter kasutas selleks mõningate ainete, näiteks savimulla ja kaoliini valikadsorptsiooni menetlust fermentide eraldamiseks. Nimetatud ainete kõrge adsorptsioonivõime tõttu neelduvad fermendid lahustest palju kiiremini kui valgud, kummivaigud jt. kolloidid, mille tõttu korduva lahustamise ja adsorptsiooni teel on võimalik neid üsna tugevasti kontsentreerida, aga ka lisaainetest puhastada. Kõige paremaid tulemusi on andnud niisugune läbitöötamine pärmseente invertaasiga, mis pärmseentest vee abil eraldamisel annab iseenesest juba üsna puhta aine. Willstätteril läks korda kontsentreerida invertaasi kuni 1600-kordseks ning seejuures kindlaks teha, et niisugune kontsentreeritud ja peaaegu puhas invertaasi preparaat ei sisalda fosforit ega anna ühtki valgu ega süsivesikute reaktsiooni. Kuid isegi niisugune preparaat ei osutu veel täiesti puhtaks, ja selle analüüs ei anna veel õiget kujutlust fermentide keemilisest iseloomust.

Puhastatud fermendid on väikese püsilikkusega, ja harilikkudes tingimustes on fermentide molekulid alati adsorbeeritud mingi kolloidse aine osakeste poolt. Neid kolloidseid osakesi nimetab Willstätter kolloidseks fremendikandjaks, ja just selle kandja omadused määravadki suure osa selle või teise fermendi lahuse füüsiko-keemilistest omadustest. Täielikku fermendi ja tema kandja omaduste piiritlemist pole senini läinud korda läbi viia, ja paljud vasturääkivused väga laiaulatuslikus fermente käsitavas kirjanduses on seletatavad sellega, et uurijad pole uurinud mitte fermendi enda, vaid peamiselt selle kandja omadusi. Selline oli näiteks mõningate fermentide saamine kristalsel kujul (Semper — ureaasid, Nortrop —

pepsiin jt.), mis üksvahe äratas suuri lootusi nende täieliku keemilise analüüsi teostamiseks. Kuid hiljem selgus, et kristalliseerunud polnud mitte ferment, vaid ainult selle kandja, mis nimetatud juhtudel oli valgu iseloomuga.

Neil juhtudel, kui fermendid, nagu näiteks taimelised papainaasid, pole võimelised rakkudest välja tulema ümbritsevasse keskkonda ja kui isegi peeneks hõõrutud organitest neid pole võimalik viia üle vesilahusesse, on nende kolloidseteks kandjateks arvatavasti protoplasma-osakesed ise.

Kuni puudub võimalus eraldada fermente täiesti puhtal kujul ning määrata nende keemilist koostist, me pole suutelised muidugi ka arvestama täpselt nende hulki. Nende juuresoleku üle meie otsustame ainult nende tegevuse järgi ja nende hulga üle otsustame vastava ajaühiku jooksul ümbertöötatud ainehulga järgi. Kuid isegi toorete ja puhastamatute fermentide preparaatide kasutamisel on läinud korda selgitada nende üht olulisemat omadust — nimelt, et väike fermendihulk võib ümber töötada hiigelsuured orgaaniliste ainete hulgad. Veel teravamini tuleb see omadus ilmsiks puhastatud preparaatide kasutamisel, näiteks 1 g invertaasi abil võib kutsuda esile miljon korda suurema sahharoosi, s. o. 1 tonni peedisuhkru hüdrolüüsimine. Siit muidugi ei tule järeldada, et fermendi hulk ei mängi seejuures mingisugust osa. Vastupidi, kui arvestada hüdrolüüsi kiirust, siis näeme, et (substraadi küllaldaselt suure hulga juures) see on võrdeline kasutatava fermendi hulgaga. Seepärast juhtudel, kui on tarvis kutsuda esile mingisuguse aine kiiret lagundamist, tuleb kasutada korraga suuremat fermendihulka.

Väga tähtis ja huvitav on küsimus fermentatiivse tegevuse ümberpööratavusest. Füüsikalise keemia üldseadusega kooskõlaliselt katalüsaatorid, mis kiirendavad reaktsiooni käiku, ei muuda siiski tasakaalupunkti asendit lähte- ja lõpp-produktide vahel. Ja kuna hüdrolüüsi reaktsioon on pööratav, s. o. suure hulga lagundusproduktide ja vaba vee seostamise puhul võib panna tähele vastupidist kondensatsiooniprotsessi, siis — lähtudes teoreetilistest kujutlustest — võib oodata, et ühed ja samad fermendid peaksid kiirustama organismides nii liitsete varuainete lagundamist kui ka sünteesi. Enamik fermentatiivsetest reaktsioonidest, näiteks tärklise hüdrolüüs diastaasi mõjul, ei vasta aga sellele teoreetilisele nõudele, ja neil juhtudel, kui läks korda saavutada fermentide abil sünteesi, selle produktid osutusid paremal juhul vaid isomeerseteks lähteainega. Niisugune oli näiteks Kroft-Hill'i (1898) poolt teostatud süntees maltaasi abil: kontsentreeritud glukoosi lahusest ta sai mitte maltoosi, vaid

isomaltoosi. Hiljem siiski läks prantsuse teadlasel Bourquelot'l korda sünteseerida fermentide abil tervet rida glükosiide nende lagundusproduktidest ja sellega on fermentatiivse sünteesi võimalus ümberlükkamatult tõestatud.

Samuti on täie kindlusega tõestatud rasvade sünteesi võimalus glütseriinist ja rasvhapetest sellesama fermendi — lipaasi — abil, mis kutsub esile seemnetes varurasvade hüdrolüüsi. On võimalik seepärast suure tõenäolisusega oletada, et taimerakkudes nii tavalised polüsahhariidide, rasvade ja valkude sünteesid toimuvad nende samade fermentide mõjul, mis kutsuvad esile ka nende lagundumise. Kuid meie ei tunne veel praegu täiesti täpselt neid tingimusi, millistel niisugused sünteesid toimuvad. Igal juhul on selleks vajalik pidevalt vett kõrvaldada reaktsiooni piirkonnast. Niisugused tingimused on näiteks olemas valmivates seemnetes, kus sünteseeritaksegi need tagavara-ained, mis pärast niisutamisel ja seemnete idanemisel hüdrolüütiliselt lagunduvad.

Fermendid on tähtsamad rakkude keemilised tööriistad. Rea omaduste tõttu, eriti kerge hävimise tõttu soojuse mõjul ja mürkide toimel nad osutuvad lähedasteks elusplasmale, kuid samal ajal nende võime korduvalt lahustuda ja uuesti sadestuda sunnib asetama neid elutute ainete hulka. Peenemate surmamismeetodite kasutamisega, näiteks kuivatamisega, külmutamisega, antiseptiliste ainete — näiteks kloroformi — mõjul, on võimalik surmata taimede rakke, hävitamata nendes peituvaid fermente. Mõne niisuguse meetodiga läbitöötatud taimi nimetas Palladin tapetuiks, eraldades neid surnud taimedest, milledes — näiteks keetmisega — pole surmatud mitte üksi plasma, vaid ka kõik fermendid.

Ettevaatlikult surmatud taimedes jätkavad kõik nende rakkudes olevad fermendid esialgu nendele omast tegevust, mispärast seda võtet kasutatakse sageli nende tegevuse tundmaõppimiseks. Kuid väga ruttu ilmneb nende tegevuses rida korratusi ning kõrvalekaldumisi, kusjuures mõned fermendid lakkavad üldse tegutsemast. Selle põhjuseks on asjaolu, et surmatud rakkudes kaob kooskõla üksikute fermentide tegevuse vahel, sageli ühed nendest hakkavad lagundama teisi, muutub keskkonna reaktsioon, mis avaldab suurt mõju fermentide tegevusele jne. Toimub nähtus, mida nimetatakse autolüüsiks ehk rakkude eneseseedimiseks, mispuhul kõige kauemini töötavad harilikult proteolüütilised fermendid.

Kuidas nimelt saavutatakse elusrakus fermentide tegevuse kooskõlastamine, sellest oleme seni väga vähe teadlikud.

Oparin'i (1934) arvamust mööda etendavad siin suurt osa fermentide adsorbeerimise nähud kolloidide poolt, eriti valkainete poolt, ning nende tagasilahustumine (elutsioon). Pideval elusrakus toimuval kolloidide vahelduval tarretumisel ning uuesti lahundumisel areneb fermentide tegevuses kord nõrgenemine või isegi tegevuse seismajäämine (kolloidide tarretumisel) või jälle jõulisemaks muutumine (kolloidide tagasilahustumisel). Nähtavasti on rakkudes alati fermentide-tagavara olemas, mis on adsorbeeritud tugevasti kolloidsete ainete poolt, ning tegevuses on vaid kas suurem või väiksem osa sellest tagavarast, mis ajutiselt läheb üle lahustunud olekusse. Samasugust vastastikuste suhete pilti fermentide ja protoplasma vahel kujutas ette ka Palladin, kui ta luuleliselt väitis, et fermendid — need on protoplasma mustatöölised, tema poolt sünnitatud ja tööle läkitatud tarvidust mööda, kuid siis halastamatult kütkestatud või hävitatud, kui nende töö järele pole enam vajadust.

§ 59. Keskkonna tingimuste mõju fermentide tegevusele. Fermentide tegevuse suunatavus ja spetsiifilisus. Fermentide klassifikatsioon.

Ümbritseva keskkonna tingimused avaldavad väga suurt mõju fermentide tegevusele. Üks ja sama ferment avaldab ühtedes tingimustes väga aktiivset tegevust, kuna ta teistes osutub täiesti tegevusvõimetuks.

Välisingimustest, mis avaldavad õige suurt mõju fermentsete reaktsioonide kiirusele, on tarvis kõige enne nimetada temperatuuri. Temperatuuri mõjul fermentide tegevusele on palju sarnasust temperatuuri mõjuga eluprotsesside käigule: nimelt temperatuuri tõusuga reaktsioon kiireneb esiteks ikka enam ja enam, sellele järgneb mingisugune optimaalne temperatuur, mille juures reaktsioon läheb kõige kiiremini; edasisel temperatuuri tõusmisel reaktsioon hakkab muutuma aeglasemaks ja lõppeks võib panna tähele fermendi lagunemist. Niiviisi leiduvad fermentatiivse tegevuse kõveral samad kardinaalpunktid, nagu teistelgi eluprotsessidel: minimaalne, mille juures reaktsioon alles hakkab märgatava kiirusega edenema, optimaalne, mille juures see kulgeb kõige kiiremini, ja lõppeks maksimaalne, millest kõrgemal reaktsioon juba peatub (üksikasjalisemalt kardinaalpunktide kohta vt. § 79). Oluliseks vaheks fermentide ja elusplasma vahel on siiski see, et nende optimaalsed punktid asetsevad plasma omast märgatavalt kõrgemal, nimelt 45—50° juures, mõningatel koguni 60° piiril, kuna aga elusrakkudel optimum ei ületa harilikult 25—35°, ja temperatuur 45—50° osutub nendele juba

surmavaks. Täielik fermentide lagunemine aga toimub veelgi kõrgema temperatuuri juures ning tavaliseks fermentatiivse tegevuse lõpetamise võtteks on keetmine, s. o. soojendamine kuni 100°.

Fermentide aktiivsust määravad suures ulatuses ka ümbritseva keskkonna füüsiko-keemilised mõjud. Eriti suure tähtsusega on siin vesiniku-ioonide kontsentratsioon. Proteolüütiliste fermentide vaatlemisel me juba nägime, et iga nende rühm võib töötada ainult kindla pH suuruse juures ning väljaspool neid suurusi muutub tegevusetuks. Samuti on ka teiste fermentide kohta kindlaks tehtud vastavad optimaalsed pH määrad, millede juures ilmneb nende suurim aktiivsus. Amülaasi (diastaasi) jaoks, mis saadud linnastest, on see pH 4,6—5,2, maltaasile pH 6,1—6,8, invertaasile (sahharaasile) pH 4,2 jne. juures. Tuleb siiski märkida, et need pH arvud pole absoluutse tähendusega, kuna nad väga tugevasti muutuvad sõltuvuses mitmesugustest lisanditest, millistest fermentide lahuseid on väga raske puhastada, kui ka kolloidseist fermentide-kandjaist.

Suure füsioloogilise tähtsusega on fermentide aktiivsuse muutumine mitmesuguste aktivaatorite ja paralüsaatorite mõjul. Nii nimetatakse aineid, millede sageli hoopis pisikeste hulkade lisandamine avaldab fermentide tegevusele väga suurt mõju. Eriti hästi on tundma õpitud proteolüütiliste fermentide aktivaatoreid, kusjuures on selgunud, et mitmesugused proteaaside rühmad aktiveeritakse isesuguste ainetega. Nimelt fermendid papainaasi rühmast aktiveeruvad sinihappe ja väävelvesiniku mõjul, eriti hästi aga looduslike ühendite kaastoimel, mis sisaldavad SH-rühma, millistest ainetest on tähtsamad glutatioon ja tsüsteiin (tuletusprodukt tsüstiinist, mis sisaldab S amiinohappes ja mida alati tekib valkude hüdrolüüsil). Trüptaasid aktiveeritakse seni selgitamata iseloomuga aktivaatori — enterokinaasi — poolt, mille esmakordselt avastas I. P. Pavlov ning mida eritab soolte limakiht, kuna HCN, H_2S ja glutatioon ei avalda nendele mingisugust soodustavat mõju või nad peatavad neid. Lõppeks — peptaaside rühma kohta pole senini teada vastavaid aktivaatoreid.

Aktivaatoritele lähedased on nn. kofermendid, mille juuresolekut paljud autorid peavad tarvilikuks selleks, et fermentatiivne reaktsioon võiks üldse toime tulla. Kofermendi tegevust kujutletakse sageli niisugusena, et see astub reaktsiooni selle ainega, mis siis allub fermendi tegevusele, ja et ferment võib oma mõju avaldada ainult kofermendiga ühinenud ainele, kunagi aga mitte puhtale lähteainele. Antifermendid seevastu takistavad fermentide tegevust, kuna nad viivad lähteaine sellisesse ühendisse, millele ferment ei saa

mõjuda. Siiski on kofermentide ja antifermentide tegevuses veel palju selgitamatut ning nende erinevus aktivaatoritest ja paralüsaatoritest pole täiesti kindlaks tehtud.

Väga suurt huvi äratab küsimus tingimustest, mis määravad fermentatiivse tegevuse suuna. Nagu juba märgitud, võib üks ja sama ferment kutsuda esile mingisuguse ühendi hüdrolüüsi, näiteks sahharoosi inversiooni ja selle hüdrolüüsiproduktide vastassuunalise sünteesi. A. I. Oparin'i poolt väljatöötatud teooria järgi võivad elusrakkudes fermendid esineda kahel kujul — lahustunult ja adsorbeeritult. Lahustunud olekus fermendid avaldavad ainult hüdrolüüsivat toimet, seepärast võib nende fermentide tegevust tähele panna mitmesugustes taimeosadest ja elunditest saadud leotistes ning fermentide lahustes. Et ferment võiks avaldada sünteetilist tegevust, ta peab olema adsorbeeritud raku struktuursete moodustiste poolt, mispuhul hüdrolüütiline mõju suuremal või vähemal määral maha surutakse. Fermentide sünteetilist tegevust võib seepärast tähele panna ainult elavais ja vigastamatuis rakkudes, ja selle uurimiseks on Oparini laboratooriumis välja töötatud nn. vaakuum-infiltratsiooni erimenetlus. Nimetatud menetlus seisab selles, et uuritav taime elund, näiteks leht, asetatakse mõnda hüdrolüüsile allutatavasse ainelahusesse (näiteks sahharoosilahusesse), või jälle hüdrolüüsiproduktide lahusesse (näiteks glukoosi- ja fruktoosilahuste segusse). Seejärgi asetatakse lahus vaakuum-eksikaatorisse ja moodustatakse selles tugeva pumba abil tunduv õhuhõrendumine, mille tagajärjel peaaegu kõik õhk rakuvahelistest ruumidest välja imetakse. Seejärel lastakse aeglaselt eksikaatorisse õhku tungida, ja nüüd uuesti suurenenud õhurõhu mõjul surutakse lahus rakuvahelistesse ruumidesse ning ta täidab need peaaegu täielikult (infiltreerub lehesse). Järgneval ettevaatlikul kuivatamisel sunnitakse lahust minema rakuvahelistest ruumidest rakkudesse, kus ta allubki seal leiduvate fermentide tegevusele. Suhtelisest monosahhariidide ja sahharoosi hulkade muutusest võib siis otsustada sünteetilise või hüdrolüütilise tegevuse valdava esinemise üle.

Seda meetodit saab esialgu kasutada ainult nende ainete juures, mis tungivad kergesti läbi rakkude seinte, ja suurem hulk uurimusi on selle meetodiga tehtud sahharoosi hüdrolüüsiva fermendi invertaasiga. Need uurimused on näidanud, et terve rida füsioloogilisi tunnuseid on taimedel tihedalt seostatud selle suhtega fermentide hüdrolüüsiva ja sünteesiva tegevuse vahel, mida on olnud võimalik tähele panna taimerakkudes. Nii on suhkrupeedi võime koguda oma juuresse suured hulgad roosuhkrut seostatud juurerakkudes

ülekaalukalt esineva sünteetilise tegevusega. Vastupidi on varaküpsevuse puhul tegemist tavaliselt domineeriva hüdrolüütilise tegevusega. Tunduv vee kaotamine lehtede kaudu viib vahekordade nihkumisele hüdrolüüsi kasuks, kuna veega varustamine soodustab sünteesi.

Väga iseloomulikuks fermentide omaduseks on nende tegevuse spetsiifilisus. Me nägime juba, et tärklis suhkrustatakse ainult diastaasi mõjul, tselluloos — ainult tsütaasi toimel, ja peale selle, et disahhariidide — maltoosi ja sahharoosi — hüdrolüüs kutsutakse esile samuti eri fermentidega, maltaasi ja invertaasiga. Sellele vastavalt on esitatud ka fermentide nomenklatuur. Nimelt koostatakse fermendi nimi tavaliselt selle aine nimest, mida antud ferment lagundab, suffiksi -aas lisandamisega, kuna ainult juba ammu kirjeldatud fermentidele, nagu diastaas, invertiin, pepsiin jt., on alles jäetud nende ajaloolised nimed.

Fermentatiivse tegevuse spetsiifilisust ei tule mõista selles mõttes, et iga ainet, näiteks iga disahhariidi või polüsahhariidi, iga valku, iga rasva lagundab tingimata eri ensüüm. Vastupidi — on kaheldamatult kindlaks tehtud, et fermente on palju vähem, kui neid sageli kirjeldatakse, ja et näiteks terve rida mitmesuguseid valke lagundatakse ühe ja sama fermendi poolt. Fermentatiivse tegevuse spetsiifilisus seisab selles, et iga ferment on võimeline katkestama mingisugust kindla iseloomuga seost orgaaniliste ühendite liitses molekulis, ja peale selle veel selles, et kahe optilise isomeeri — parema ja vasema — olemasolu korral iga ferment võib mõju avaldada ainult ühele nendest isomeeridest.

Kuna me praegu ei tunne veel üksikute fermentide keemilist koostist ja otsustame nende üle vaid nende tegevuse järgi, siis ka fermentide klassifikatsioon on oma aluselt õieti fermentatiivsete reaktsioonide klassifikatsioon. Päris kindlat ning ühtlast fermentide klassifikatsiooni pole senini veel olemas, ja eri autorid tunnustavad eri süsteeme. Kõige järjekindlamaks fermentide klassifikatsiooniks on hiljuti Neuberg'i ja Oppenheimer'i poolt esitatud klassifikatsioon. Selle klassifikatsiooni järgi jagatakse kõik fermendid kahte suurde rühma: hüdrolaasid ja desmolaasid. Hüdrolaasid katalüseerivad hüdrolüüsiprotsesse, s. o. niisuguseid protsesse, mille puhul purustatakse seos süsiniku-aatomite vahel ühelt poolt ja hapniku või lämmastiku vahel teiselt poolt, kusjuures katkemiskohtadesse liidetakse vee-osised. Desmolaasid on aga niisugused fermendid, millede mõjul katkevad süsiniku-aatomite ahelikud, s. o. toimub nn. desmolüüs.

Igaüks nendest suurtest rühmadest jaguneb omakorda alamrühmadeks. Hüdrolaaside rühma kuuluvad kõik senini vaadeldud fermendid, nimelt: 1) karbohüdraasid, mis lagundavad liitseid süsivesikuid: disahhariide (invertaas, maltaas) ja polüsahhariide (diastaas, tsütaas jt.); 2) amidaasid, mis lagundavad valkaineid (papainaas, peptaas, trüptaas jt.), aga ka teissuguseid ühendeid, millede molekulide põhiosad on ühendatud sama tüübi järgi nagu valkudes (ureaas, mis lagundab kusinikku, arginaas — lagundab arginiini, jt.); 3) glükosidaasid, mis lagundavad glükosiide; 4) esteraasid — kutsuvad esile niisuguste ühendite lagundamise, mis on ehitatud estrite (liiteetrite) tüübi järgi, näiteks rasvained (lipaas), ja 5) mõningad ülejäänud fermendid.

Tähtsamateks desmolaasi-rühma esindajateks on fermendid, millede abil teostatakse hingamis- ja käärimisprotsesse, mis on organismide elutegevusel vajatava vaba energia allikateks. Nendega meie tutvume hiljemini nimetatud protsesside vaatlemisel VI osas.

§ 60. Sünteetilised protsessid idanemisel. Süsivesikute ja rasvade muundumine idanevates seemnetes.

Orgaaniliste ainete muundumised, mis on ühenduses seemnete idanemisega, ei lõpe tagavara-ainete hüdrolüüsi lõpp-produktide moodustamisega, nimelt tärklisest ja teistest polüsahhariididest lihtsuhkrute, rasvadest — glütseriini ja rasvhapete ning valkainetest — mitmesuguste amiinohapete segu saamisega. Kõik need lagunduprotsessid lähevad hiljem otseselt üle sünteetilisteks protsessideks, kuna ka seemnete idanemine ise pole mitte ainult kogutud tagavara-ainete kulutamine, vaid ka noorte ja elujõuliste organite taastekitamine. Väliselt avaldub see vastastikune suhtumine lagundamise ja sünteesi vahel idanemise juures selles, et ühed seemnete osad, mis olid peamiselt varuainete mahutiteks, nimelt idulehed ja endosperm, järkjärguliselt tühjenevad, tõmbuvad kortsu ning kuivavad, kuna aga teised, mis moodustavad seemne idu embrüonaalsed osad, hakkavad kiiresti oma mõõtmeilt suurenema ning moodustavad lõppude-lõpuks noore taime vegetatiivsed organid, tema juured, varred ja lehed. Selleks, et eraldada idanemisel toimuvaid lagundusprotsesse ja uurida neid puhtal kujul, kasutatakse juba ammust ajast, nagu nägime, idanevate seemnete ettevaatlikku surmamist, hoides võimalikult rikkumata selle fermentset aparaati. Seda saavutatakse autolüüsi-menetluse abil, mille puhul leotatud ja peeneks purustatud seemned jäetakse seisma mõnesse antiseptilisse ainesse, nagu

kloroform või toluool, mis ei hävita fermentide tegevust (vt. § 58). Sünteetiliste protsesside uurimine idanemisel osutub palju raskemaks, kuna me ei suuda luua niisuguseid tingimusi, millede juures sünteetilised protsessid kulgeksid normaalselt, kuid lagundamisprotsessid oleksid peatatud. Seepärast on võimalik sünteetiliste protsesside üle idanemisel otsustada ainult võrdluse teel, kõrvutades muundusi keemilises koostises nii idanemisel kui ka autolüüsil, kuid niisugune võrdlus ei anna alati küllalt selget pilti, sest et idanemisel tumestab hüdrolüüsi- ja sünteesiprotsessi väga intensiivne orgaanilise aine hapendumisprotsess — hingamine. Kõik see teeb meie teadmised sünteetiliste protsesside kohta idanevates seemnetes ja teistes taimeorganites palju vähem täpseteks ning kindlakujulisteks, kui on meie teadmised valkude hüdrolüütilisest lagundamisprotsessist. Ainult viimasel ajal on hakatud fermentatiivse sünteesi tundmaõppimisel rakendama vaakuum-infiltratsiooni meetodit, mille üle oli meil juttu eelmises paragrahvis, kuid see menetlus on rakendatav ainult väheste ainete juures.

Kõige selgemad on need sünteetilise iseloomuga muutused, mida idanemisel läbi teevad süsivesikud. Glukoos, kui kõige sagedamini esinev süsivesikute rühma hüdrolüüsi lõpp-produkt, on peamiseks materjaliks, mida kulutatakse hingamisel, seepärast nendel taimedel, milledel põhiliseks lämmastikuvabaks tagavara-aineks on tärklis või teised polüsahhariidid, võib märgata nende idanemisel pimedas üsna kiiret üldise süsivesikute hulga vähenemist. Nii näiteks kadus I o k u m a tähelepanekute järgi nisuteriste idanemisel kolme päeva jooksul 20% teristes leiduvatest süsivesikutest, kuue päeva jooksul — 35%, üheksa päeva jooksul — 63% ja kaheteistkümne päeva jooksul—81%. Kuid kui jälgida ligemalt üksikute süsivesikute rühmade saatust, siis nähtub, et kõige kiiremini väheneb tärklise hulk, mis mõne idanemispäeva jooksul kaob täielikult; glukoosi ja üldse monosahhariidide hulk kasvab alguses kiiresti, siis aga väheneb, kuna kiudaine hulk kõik aeg pidevalt suureneb. Viimane on ühenduses rakkude arvu pideva suurenemisega uute organite moodustamisel, mis omakorda on ühenduses ikka suurema rakukesta-massi tekkimisega.

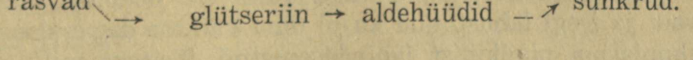
Üheaegselt süsivesikute muundumisega idanemisel muutub aga ka neid hüdrolüüsivate fermentide aktiivsus. Nii on B a c h'i ja O p a r i n'i kvantitatiivsed määramised näidanud, et kui puhkavate nisuseemnete amülaasi (diastaasi) aktiivsust märkida arvuga 1, siis kolme päeva idanemise järele vastab see aktiivsus 3, kuue päeva järele — 20, kaheksa päeva pärast — 23. Niiviisi on tärklise pea-

aegu täieliku lahustumise momendiks diastaasi aktiivsus tõusnud enam kui 20 korda. Kas siin on tegemist fermendi hulga suurenemisega uuesti tekkiva arvel või seemnetes peituva „tagavara" fermendi aktiveerimisega selle kasutamist mööda, sellele küsimusele pole võimalik anda praegu kindlat vastust, kuid nähtavasti osutub tõenäolisemaks viimane oletus.

Rasvade muundumine osutub palju keerulisemaks kui süsivesikute muundumine. Rasvade küllaltki energiliselt toimuv hüdrolüüs ei vii kuigi suurele rasvhapete ja glütseriini kuhjumisele. Need rasvade lagundamise produktid alluvad edasistele muundustele ja nende asemele tekivad suhkrud. Nii pani Miller (1910) päevalille seemnete idanemist uurides tähele järgmisi muudatusi nende keemilises koostises. Lähtematerjaliks oli 100 mitte-idanenud seemet, mis sisaldasid 4,0 g rasva ja 0,3 g suhkruid. Neljandal idanemise päeval oli rasva (ja rasvhappeid) 3,2 g ja suhkruid 0,08 g, seitsmendal päeval rasva 1,5 g ja suhkruid 0,55 g, neljateistkümnendal päeval rasva 0,55 g ja suhkruid 0,21 g. Nagu näha, vähenevad suhkrud idanemise algpäevadel kiiresti nende energilisel kasutamisel, kuid hiljemini nende hulk tõuseb väheneva rasva arvel. Idanemise lõpul oli kadunud üle 80% rasvast ja ka suhkrute hulk hakkas uuesti kahanema. Glütseriini ei läinud idanevates seemnetes üldse korda tähele panna, kuna see kiiresti ümber töötatakse.

Rasvahapete muundumisprotsess suhkruteks seemnete idanemisel toimub taimedes väga suure hõlpsusega, samuti kui ka vastupidine rasvade tekkimine valmivates seemnetes lehtedest juurdevoolavate süsivesikute arvel. Kunstlikult pole aga seda muundumist senini läinud korda teostada, ja ka selle protsessi keemiline külg on jäänud senini puudulikult selgitatuks. Võib ainult märkida, et oma põhimuselt on rasvade muundumine suhkruteks hapendumisprotsess ja et sellega kaasas käib hapniku neeldumine.

S. L. Ivanov'i uurimuste järgi võib seda muundumist kujutada järgmise skeemina:



On huvitav märkida, et taimedes ja isegi loomades toimub see protsess väga libedasti, kuna aga kunstlikes tingimustes see teostub väga suurte raskustega ning terve rea abireaktsioonide kaasabil.

§ 61. Valkude muundumine idanemisel. Lagundamis- ja sünteesiprotsessid, ammoniaagi ja asparagiini tähtsus. Tagavara-ainete muundumise üldpilt seemnete idanemisel.

Valkainete muundumised, nagu eespool mainitud, algavad idanemisel väga energiliselt tagavara-valkude lagundamisega ning kergesti lahustuvate kristalsete laguproduktide — amiinohapete kogunemisega.

Eriti hõlpus on jälgida valkude lagundumist seemnetes, kui lasta seemned idaneda pimedas, et kõrvaldada valguse kaasmõjul toimuvaid sünteesiprotsesse. Seejuures ilmneb, et enam kui 2/3 kõikidest valkudest läheb üle lihtsamate ühendite vormi, vaatamata sellele et idanemine ka pimedas on seostatud idude kasvamisega ning elavate rakkude arvu tõusuga, järelikult — ka üldise elusprotoplasma massi suurenemisega. Nii leidis Prjanišnikov (1895) ühes oma katsetest pimedas idanevate vikiseemnetega, et 10-päevase idanemise järel osutus kõikidest seemnete tagavara-valkudest mittelagundunuks 54%, 20 päeva pärast — 40%, 30 päeva pärast — 33% ja 40 päeva pärast, kui idandid hakkasid juba nälga surema — 32%. Need arvud näitavad, et isegi väga tugeval nälgimisel üks osa protoplasma valkainetest säilitatakse kangekaelselt. Muidugi on kõik seemnetes peituvad tagavara-valkained selleks ajaks lõplikult lagundunud. Need nälgimiselgi mittelagunduvad protoplasma valkained kuuluvad peamiselt nukleoproteiidide hulka, s. o. liitvalkude hulka, mis on lihtvalkude ühendid nukleiiniga.

Vastavalt sellele energilisele valkude lagunemisele idanemisel võib täheldada proteolüütiliste fermentide aktiivsuse tõusu. Bach'i ja Oparin'i (1923) andmetel on proteaasi aktiivsus 3. päeval idanemise algusest arvates 6 korda suurem kui mitteidanevatel seemnetel, 6. päeval — 30 korda suurem ja 8. päeval — 45 korda suurem. Pärast seda proteaasi aktiivsuse tõus jääb mõnevõrra aeglasemaks.

Idanemisel toimuva valkude lagundumise füsioloogiline tähtsus seisab selles, et need valgud tuleb kõige enne muuta kergestiliikuvaiks, kuna neid on tarvis üle viia tagavara-mahutitest, milleks osutuvad idulehed ja endosperm, areneva idu kasvavatesse osadesse. Seejuures on aga tagavara-valgud väga vähe või hoopiski mitte vees lahustuvad, ja isegi lahustunud kujul oma väikese dispersiooni-astme tõttu rakuplasma pindkihist läbipääsematud. Teiseks mitte vähema tähtsusega valkainete lagundumise järelduseks kuni amiinohapeteni on nende isepärasuse kaotamine. On teada, et iga valku iseloomustab tema isepärane amiinohapete kombinatsioon, mispärast polegi või-

malik muuta otseselt üht valku teiseks, vaid neid tuleb enne lagundada nende algosisteks — amiinohapeteks — ja siis nendest uuesti kombineerida uus molekul. Seda saavutataksegi valgumolekuli sügava lagundamisega kuni hüdrolüüsi lõpp-produktideni.

Uute valgumolekulide ehitamisel tagavara-valkude laguprodukti-dest jääb osa tekkinud amiinohapetest järele — valkude koostise erinevuse tõttu. Need „üleliigsed" amiinohapped lagunduvad edasi — ammoniaagiks ja lämmastikuvabaks ühendiks — erilise fermendi desaminaasi mõjul. Seepärast leidubki seemnete idanemisel amiinohapete laguproduktide hulgas alati ammoniaaki, kuigi seda ei kogune seal kunagi suuremal hulgal, sest et pärast valkude lagundumise viimse lõppastme saavutamist algab idudes otsekohe ka sünteetiline tegevus, mis muudab lämmastikainete üldise muundumispildi idanemisel palju keerulisemaks. Juba Boussingault (1864) juhtis tähelepanu sellele faktile, et idanevates seemnetes — eriti tagavara-valkude poolest rikaste liblikõieliste seemnetes — koguneb suur hulk asparagiini (asparagiin- ehk amiinomerivaikhappe ebatäielik amiid) $CO(NH_2).CH_2.CH(NH_2).COOH$, ja esitas oletuse, et asparagiin on analoogne selle amiidiga, mida koguneb loomade veresse, nimelt kusinikuga $NH_2.CO.NH_2$, ja et see on ammoniaagi seostamisvõte, kuna viimase kuhjumine vabal kujul ähvardaks organismi mürgistada.

See Boussingault' oletus leidis hiljem täpse eksperimentaalse kinnituse Schultze (1875) töödes, kes näitas, et igal juhul see asparagiin pole terves ulatuses valgumolekuli lagundamise primaarseks produktiks, kuna seda koguneb seemnetesse palju rohkem, kui oli asparagiinhapet tagavara-valkudes, ja et see asparagiini kuhjumine — eriti idanemise hilisematel astmetel — toimub teiste amiinohapete hulga vähenemise arvel. Nii näiteks, võrreldes ühe nädala vanuste herne-idandite koostist kolme nädala vanustega, Schultze leidis järgmised muutused tähtsamate amiinohapete ja asparagiini hulkades:

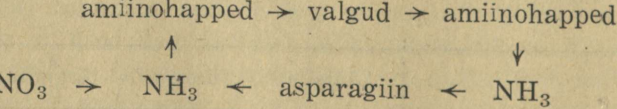
	Leutsiin	Türosiin	Arginiin	Asparagiin
Esimesel nädalal	Palju	Vähe	Olemas	Pole
Kolmandal nädalal	Hoopis vähem	Kadunud	Peaaegu kadunud	Väga palju

Lõpptulemusena võib asparagiini hulk (aga ka temale lähedase glutamiini — $CO(NH_2).CH_2.CH_2.CH.(NH_2).COOH$), mida kuh-

jub idanditesse, moodustada kuni 60—70% kõigest valkude hulgast, mis leidus seemnetes enne nende idanemist, kuna aga kõige suurem asparagiinhappe hulk nendes (koos temale ligidase glutamiinhappega) ei ületa 20—25%.

Seega on asparagiin mitte ainult primaarseks laguproduktiks, vaid ka liitsete lämmastikuühendite sünteesi tulemuseks ammoniaagist ning süsinikuahelikest. See vaade leidis lõplikku kinnitamist Prjanišnikov'i katsetes, kellel läks korda tähele panna asparagiini sünteesi seemnetes mitte üksi idanevates seemnetes esinevate amiinohapete arvel, vaid ka seemnele väjaspoolt antava ammoniaagi arvel, nimelt seemnete idandamisel amooniumisoolade lahustes. On huvitav seejuures märkida, et mitte kõik seemned ei soorita niisugust sünteesi ühesuguse kiirusega. See süntees toimub kergesti sellistes seemnetes, mis on rikkad lämmastikuvabadest ühenditest — süsivesikute ja rasvade poolest — näiteks kõrreliste teristes ning kõrvitsaliste seemnetes. Liblikõieliste taimede seemned, milledes leidub väga palju tagavara-valke, kuna süsivesikute tagavarad on võrdlemisi väikesed, võivad ehitada asparagiini ammooniumisoolade arvel ainult sel juhul, kui neile üheaegselt antakse süsihappekaltsiumi, mis seostab seejuures tekkiva vaba happe. Lõppeks — lupiini seemned, mis on äärmiselt vaesed lämmastikuvabade varude poolest, pole üldse võimelised ehitama asparagiini väljaspoolt antavast ammoniaagist, sest et neil pole selleks vajalikke süsinikuahelikke. Nende juures võib tähele panna koguni asparagiini sünteesi langemist väljaspoolt antavate ammooniumisoolade juuresolekul. Kuid kui anda lupiini seemnetele süsivesikuid, kõige parem idandades neid valguse käes, siis võib ka nende juures täheldada asparagiini sünteesi tõusu NH_4Cl juuresolekul, s. o. väljaspoolt antava ammoniaagi arvel.

Prjanišnikov illustreerib valkainete, asparagiini ja ammoniaagi vastastikuseid suhteid järgmise skeemiga:



Vasem pool sellest skeemist annab pildi valkude sünteesist taimedes, kusjuures suund HNO_3 — NH_3 — amiinohapped — valgud — näitab primaarset valkainete-sünteesi mullast saadavate nitraatide arvel, kuna aga suund asparagiin — NH_3 — amiinohapped — valgud — näitab nende taastekkimist laguproduktidest. Parempoolne skeemi osa kujutab valkude lagundamist. See skeem näitab piltlikult

kahe vastupidise protsessi — valkude lagundamise ja sünteesi — ühtsust ning asparagiini kui seostava lüli osa lagundamise ja sünteesi vahel.

Mis aga puutub ammoniaagisse, siis Prjanišnikovi piltliku väljenduse järgi tuleb teda pidada alfaks ja omegaks valkainete muundumisel taimedes. Ta vabaneb amiinohapetest nende lagundumisel ning on viimseks lämmastikuühendiks selles protsessis. Tema on aga ka esimeseks lämmastikuühendiks, millega algab lämmastikuühendite sünteés taimedes lämmastikuvabadest ainetest, kusjuures esimeseks seesuguse sünteesi produktiks on asparagiin.

Mõningatel taimedel, eriti seentel, mis on rikkad valkude ning kehvad lämmastikuvabade ainete poolest, on asparagiini asemel valkude-vahetuse vaheproduktiks kusinik, nii et need taimed selles suhtes osutuvad veelgi lähedamaiks loomorganismidele. Eriti palju kusinikku kuhjub murumuna viljakehadesse, kus nad moodustavad kuni 10% üldisest kuivaine kaalust. Taimedel, millede rakumahl on väga rikas orgaaniliste hapete poolest, kuhjuvad asparagiini asemel nende hapete ammooniumisoolad.

Eelpool märgitud analoogia asparagiini ja kusiniku juures kriipsutab alla väga tähtsat füsioloogilist erinevust loom- ja taimorganismide vahel. Loomorganism seostab kusiniku näol valkude sügava lagundumise puhul tekkiva ammoniaagi, et seda siis eritada oma kehast kui kõlbmatut ainet. See pole temale enam tarvilik, sest loomorganism pole suuteline vastupidiseks amiinohapete ja valkude sünteesiks ammoniaagist ning lämmastikuvabadest ühenditest. Seevastu taimorganism omab kõrget sünteetilist võimet ja ta seostab ammoniaagi asparagiini kujul, mis tervelt jääb taime kehasse ning osutub seejärele algmaterjaliks edaspidistel sünteesidel, lülitades seejuures enda küljest lahti vajalikku ammoniaaki. Asparagiin on esimeseks sünteetiliseks produktiks, mis alati käib kaasas idanemisel esineva ainete lagundumisega; ja ka idanemine ise on kahepalgeline protsess: ühelt poolt — ainete lagundumine, mis on säilitatud seemnetes emataime poolt, teiselt poolt aga — nende ainete süntees, mis on materjaliks noore taime uute arenevate osade ehitamisel. Jälgides süsivesikute muundumist seemnete idanemisel märkasime, et kohe süsivesikute sügava lagundumise kannul — peamiselt tärklise hüdrolüüsi järel kuni lihtsuhkruteni — toimub tselluloosi süntees, mida on tarvis uuesti tekkinud noorte rakkude kestade valmistamiseks. Samuti on lugu ka valkudega: tagavara-valgud lagundatakse, tekivad kristalsed laguproduktid — amiinohapped, siis toimub edasine nende produktide lagundamine ühes ammoniaagi tekkimisega; seejärel seostatakse

ammoniaak süsinikuahelikuga ja ta muutub plasmale kahjutuks asparagiiniks; ja edasi — amiinohapete, asparagiini ja lämmastikuvabadest ühenditest, mis ühinevad asparagiini küljest lahti lülitatud ammoniaagiga, ehitatakse uued valkained uuesti tekkinud rakkude tarvis, ehitatakse nende uued elusad komponendid — protoplasma ja rakutuum.

Rakutuuma ja protoplasma hulka kuuluvad valkained erinevad väga oluliselt tagavara-valkudest seemnetes. Enamik nendest kuulub liitvalkude ehk proteiidide hulka. Nendest on kõige rohkem uuritud nukleoproteiide, mis moodustavad — niipalju kui seda on võimalik olnud kindlaks teha — peaosa tuuma kromatiinainest. Nukleoproteiidid on väga liitsed kompleksid. Kõhumahlas leiduv pepsiin lülitab nende küljest lahti valgurühma, jättes järele seeditamatu nukleiini. Edaspidine hüdrolüüs võib kutsuda esile ka nukleiini lagundumise, kusjuures tema küljest uuesti lahti lülitub valgurühm ja jääb järele nukleiinhape, millel pole enam midagi ühist valkudega. Veel sügavama hüdrolüüsi puhul võib esile kutsuda lõppeks ka nukleiinhappe lagundamise, kusjuures laguproduktideks osutuvad fosforhape, süsivesikute rühm ning puriin- ja pürimidiinalused.

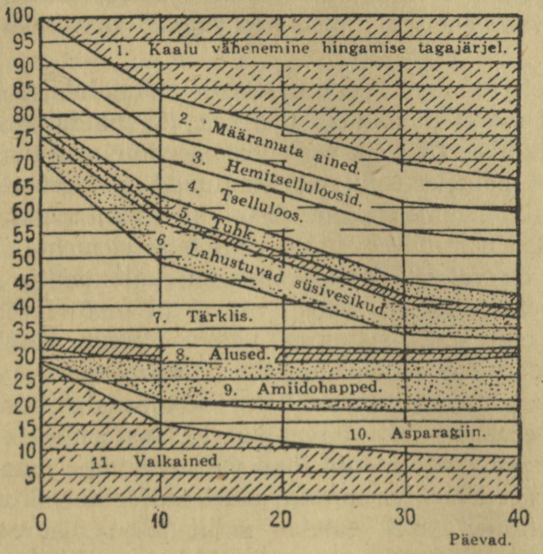
Puriin ja pürimidiin on heterotsüklilised ühendid, mida üksikasjalisemalt vaadeldakse orgaanilises keemias. Nende tuletusproduktid on aluselise iseloomuga ning ühinevad seepärast väga vastupidavalt fosforhappega. Süsivesiku-rühmadest esineb kõige sagedamini pentoos, nimelt d-riboos $C_5H_{10}O_5$. Nukleoproteiidide lagundumisel loomorganismis tekib puriiniderivaatidest kusihape.

Protoplasma valgud on seni vähe läbi uuritud. Nendes leidub väga sagedasti glükoproteiide — liitvalke, mis hüdrolüüsimisel endilt eraldavad süsivesiku-rühma. Eriti rikkad glükoproteiidide poolest on seened. Peale selle kuuluvad protoplasma valkude hulka veel fosforit sisaldavad valkained, mis aga ei kuulu nukleoproteiidide hulka ja mida kutsutakse plastiiniks. Paljud autorid, näit. Lepeškin, oletavad, et protoplasma valgud (valgud on enesest juba väga keerulise ehitusega) elusrakkudes on veel keemiliselt seostatud lipoididega ning moodustavad komplekse hiigelsuurte molekulidega, mis on võimelised kõige mitmekesisemateks biokeemilisteks reaktsioonideks. Ühel ajavahemikul oletati, et plasma elusvalgud erinevad surnud valkudest selle poolest, et nendes ei esine lämmastik mitte amiino-NH_2-rühmana, vaid tsüaanirühmana C ⋮ N, mis annab neile erilise ebapüsilikkuse ning võime mitmesugusteks muundumisteks, mis ongi elu üheks olulisemaks tunnuseks. Selle teooria esitas esmakordselt Pflüger ja teda toetasid kaua Loew ja Bokorny, kes püüd-

sid erilise aldehüüd-reaktsiooni abil eraldada keemilisel teel elusvalke surnud valkudest.

Uusimad biokeemilised andmed ei kinnita neid oletusi, ja meil pole põhjust arvata, et plasma valgud erineksid eriti ebapüsilikkuse ning muutlikkuse poolest. Vastupidi — näiteks fermentide suhtes, aga ka paljude keemiliste reaktiivide vastu nad osutuvad palju rohkem vastupidavateks kui tagavara-valgud.

Samasugused tagavara-valkude lagundumisprotsessid ning protoplasma konstitutsiooniliste valkude sünteetilised nähtused esinevad ka teissuguste tagavaramahutite idanemisel. Nii näiteks kuhjub asparagiini suurel hulgal aspari (*Asparagus*) maa-alustesse võsunditesse, kust see aine oma nimetusegi on saanud. Küllaltki suuri aspa-



Joon. 91. Vikiseemne toiteainete tagavarade muutumise skeem seemne idanemisel.

ragiinihulki võib leida puutaimede pimedas puhkenud lehe- ja õiepungades. Valguse käes võtavad aga ka siin varsti ülekaalu sünteetilised protsessid, mis toimuvad uuesti-tekkinud süsivesikute arvel.

Seemnete idanemisel toimuva tagavara-ainete muundumise üldpilti kujutab skeem joon. 91, mille oleme laenanud Prjanišnikov'ilt. See skeem näitab selgesti, et seemnete idanemisel jääb

üldine lämmastikainete hulk püsima ühele tasemele isegi õige pika — kuni 40-päevalise — pimedas idanemise korral, kuigi valkude lagundumine areneb siin väga energiliselt. Kõik selles rühmas toimuvad muutused seisavad peamiselt selles, et lagundunud valkude asemele kogunevad amiinohapped ja asparagiin. Hoopis teissugune on pilt süsivesikute rühmas. Siin esineb ka väga kiire tärklise lagundumine. Kuid lahustuvate suhkrute kogunemist, mis vastaks amiinohapete kuhjumisele, pole siin märgata ja nende hulk jääb peaaegu muutumatuks. Selle nähtuse põhjuseks on asjaolu, et tärklise hüdrolüüsil tekkinud suhkrud kasutatakse kiiresti ära hingamisprotsessil, mis idanevate seemnete juures on eriliselt energiline. Ja peaaegu terve kuivaine kadu idanevates seemnetes, mis toimub idanemisaja vältel ja mis on kujutatud skeem-joonisel ülemises osas tumeda kiiluna, näitabki just hingamisel ärakulutatud süsivesikute hulka, mille asemel idandid said vaba energiat, mida nad vajasid kasvamiseks ja elutegevuseks.

Idanemisel toimuv tagavara-ainete muundumise üldpilt oleks puudulik, kui me ei puudutaks siin kas või lühidaltki nn. mineraalainete muundumist. Ükskõik missuguse seemne analüüs näitab meile, et peale nelja põhielemendi, mis kuuluvad süsivesikute, rasvade ja valkude koostisse, nimelt peale süsiniku, vesiniku, hapniku ja lämmastiku nendes peitub veel terve rida teisi elemente. Kõige tähtsamad nendest on väävel, fosfor, kaalium, kaltsium ja raud. Mõningad nendest elementidest, nimelt väävel ja fosfor, võtavad otseselt osa valkude ehitusest, kusjuures väävlit leidub kõikides valkudes ilma erandita, fosfor — õigemini küll fosforhape — aga on vajalikuks protoplasma konstitutsiooniliste valkude algaineks. Peale selle, nagu näeme edaspidi, nii väävel kui ka fosforhape etendavad ülitähtsat osa hingamisel, mis on idanevate seemnete juures väga energiline. Seepärast leidub seemnetes alati fosforiühendite tagavarasid, kusjuures juhtudel, mil valgud säilitatakse aleuroonterakestena, võib mikroskoobi all tähele panna nende hulgas kehakesi, mida nimetatakse g l o b o i d i d e k s ja mis koosnevad peaaegu puhtalt fütiinist, s. o. inosiitfosforhappest. Seemnete idanemisel globoidid lahustuvad. Teiste mineraalelementide tähtsus seisab idanemise puhul peamiselt nende ioonide reguleerivas tegevuses rakkudes toimuvate kolloid-keemiliste protsesside juures. Eespool on olnud juba juttu katioonide tähtsusest hüdrosoolide koagulatsiooni ja püsilikkuse küsimuste puhul. Suuremaid katioonide tagavarasid seemnetes ei leidu, sest et looduslikes idanemistingimustes — niiskes mullas — tulevad vajalikud katioonid küllaldasel hulgal ümbritsevast keskkonnast

seemnesse. Kuid destilleeritud vees seemneid idandades võib sageli märgata teravat mineraalkatioonide puudust ja siis võib vajaliste soolade lisandamine olla suure tähtsusega.

§ 62. Orgaaniliste ainete liikumine taimedes ja nende kogumine tagavaraks.

Nii lehes primaarse sünteesi protsessis väljatöötatud kui ka seemnetes ja teistes varukohtades varuks pandud orgaanilised ained on tarvis juhtida nende tarvituskohtadesse. Üheks esimeseks tingimuseks nende liikuma panemisel on nende hüdrolüütiline lagundamine rohkem mobiilseteks ühenditeks, millest oli juttu eespool. Samuti on läbi vaadatud veelgi keerulisemad muundused, mis toimuvad rasvadega ja valkudega. Taime põhilisteks tarvitusaineteks, mis vabalt tema kehas liiguvad, on suhkrud ja amiinohapped, viimaste hulgas eriti asparagiin.

Kõikide nimetatud ainete primaarne süntees toimub lehtedes, ja lihtsate katsete abil pole raske veenduda, et kohe sünteesi järel toimub nende ainete pidev äravool lehest. Seda on võimalik tõestada sama poollehe-meetodiga, mille abil võib uurida ka ainete kogumist fotosünteesiprotsessi puhul. Nimelt kui lõigata üks pool lehte ära ja kuivatada õhtul ja teine — hommikul, siis lehe pindühiku kaal osutub hommikul väiksemaks; nii näiteks juba Sachs pani tähele, et 1 dm^2 päevalille lehepinnast kaalus õhtul 0,8 g, hommikul aga kõigest 0,7 g; niiviisi oli öö jooksul lehest välja voolanud 0,1 g orgaanilisi aineid iga ruutdetsimeetri lehepinna kohta, s. o. 0,2 g tervest lehest, kui võtta päevalille keskmiseks lehepinna suuruseks 2 dm^2. Siit nähtub, et varajastel hommikutundidel on taimelehed vaesemad orgaaniliste ainete poolest kui õhtustel tundidel. See ainete äravool lehtedest toimub muidugi mitte üksi öösel, vaid ka päeval, ja nähtavasti peaaegu võrdse kiirusega. Kuid päevast äravoolu ülekaalustab assimilaatide ülejääk. Seda võib märgata, kui ainult võrrelda taime küljes olevate lehepoolmete kaalu juurdekasvu nende lehepoolmete omaga, mis on taime küljest ära lõigatud, kuid asetatud soodsatesse assimilatsiooni-tingimustesse (hea veevarustus, niiske õhk); sel korral nähtub, et äralõigatud lehed koguvad endisse palju rohkem, mõnikord kuni kaks korda rohkem aineid kui taime külge jäetud lehed, ja see vahe näitab, kuipalju ainet liigub päeva jooksul lehest varresse.

Sügisel enne lehtede varisemist toimub lehtedes peale pideva assimilaatide äravoolu, mis assimilatsiooni nõrgenedes kord-korralt väiksemaks jääb, veel palju kindlamini seostatud ühendite äravool, mis on nähtavasti ühenduses rakkude pideva vananemisega ja osalt

nende konstitutsiooniliste ainete lagundumisega. Nii osutuvad varisenud lehed märgatavalt vaesemaks lämmastiku, fosfori ja kaaliumi poolest kui elujõulised lehed. Ainult kaltsiumi soolad jäävad täies ulatuses varisenud lehtedesse.

Samasugust ainete ümberasetamist võib tähele panna ka üheaastastel taimedel, kus seemnete valmimise ajaks kõik teised taime osad — lehed, varred ja juured — järk-järguliselt ainetest tühjenevad ning surevad. Nii näitavad katsed maisitaimede vesikultuuridega, et pärast õitsemist võib neid taimi üle viia destilleeritud vette, kus sellele vaatamata toimub normaalne seemnete arenemine. Nähtavasti seejuures kõik need seemnetesse säilitatud lämmastiku, fosfori, väävli ja teiste elementide ühendid on laenutatud vegetatiivsetest osadest. Isegi süsinikuühendeid laenutatakse arenemisaja lõpul rohkem vanadest osadest kui luuakse uusi. Tähelepanekud näitavad, et näiteks ühe nisutaime keskmine kuivkaal, mis on võetud põllult teriste piimvalmivuse algusest kuni täisvalmivuseni, peaaegu sugugi ei muutu — vaatamata teriste kaalu kiirele suurenemisele, mis moodustab lõppude-lõpuks ligikaudu $^1/_3$ kogusaagist; on ilmne, et selle suuruse võrra pidi teiste taimeorganite kaal vähenema.

Lehtedest äravoolanud ained jagunevad pärast seda kõikide taimeosade vahel. Ühed nendest kasutatakse ära kasvavate osade poolt — noorte arenevate varte ja lehtede ning mullasse tungivate ning kasvavate juuretippude poolt. Osa nendest suundub valmivatesse viljadesse ja seemnetesse, maa-alustesse mahutitesse, või siis puutüve elusatesse kudedesse, kus nad ladestuvad tagavaradena. Kuid ladestumisel tagavara-aineteks esinevad protsessid, mis on hoopis vastupidised nendele, mis esinevad idanemisel: nimelt moodustatakse siin juurdevoolavatest ainetest — suhkrutest ja amiinohapetest — polüsahhariide (peamiselt tärklist), rasvaineid ja varuvalke. Nende sünteetiliste protsesside kemism on senini vähem tuntud kui samade tagavara-ainete lagundumisprotsesside keemiline külg. Võib ainult tähendada, et kõik need protsessid kulgevad vee eritumisega, ja seepärast seemnete valmimisprotsess või sügisene puidu valmimisprotsess (puidu valmimiseks nimetatakse selle ettevalmistumist talviseks puhkeperioodiks) toimub edukamalt suurema õhukuivuse juures, mil liigne vesi pidevalt kõrvaldub.

§ 63. Orgaaniliste ainete liikumismehhanism taimes. Münch'i teooria.

Lehtedes väljatöötatud orgaanilised ained juhitakse mitte mõnes kindlas suunas, vaid alati sinna, kus neid vajatakse või kus neid

ladestatakse varuks. See ainete vool võib minna vart mööda üles — edasikasvavasse tippu või valmivatesse viljadesse, või jälle alla — kasvavatesse juurtesse või maa-alustesse toiduainete tagavarade mahutitesse. Ainete liikumine on seega seotud nende tarvitamisega.

Põhiliselt toimub see liikumine siiski koore floeemelementide kaudu alla, ja juba esimesed botaanikud-füsioloogid, nagu nägime § 18, eristasid laskuvat voolu, mis kandis edasi lehtedes väljatöötatud orgaanilisi toiteaineid, ja tõusvat voolu, millega liiguvad lehtedesse juurte abil mullast vastuvõetud anorgaanilised ained.

Tõusva voolu liikumismehhanismi taimedes võib praegusel ajal lugeda juba põhiliselt selgitatuks. Tõusev vool liigub tühjade ja surnud puiduelementide õõnsuste kaudu. Tema liikumapanejaks on juurerõhk ja vett auravate leherakkude imemisjõud. Nende kahe jõu koostööd kindlustab veel sooni ja trahheiide täitva vee koospüsivustung. Palju keerulisem on asi laskuva voolu mehhanismi tundmaõppimisega. See liigub peamiselt sõeltorude elusrakkude kaudu ja osaliselt parenhüümkoe elusrakkusid mööda, kuna seadused, mis juhivad neid liikumisi, on senini veel puudulikult tundma õpitud.

Kuna orgaaniliste ainete voolul tuleb läbida suur arv rakke, mis on üksteisest eraldatud rist-vaheseintega, siis võiks arvata, et selle voolu põhiliseks liikumapanejaks on difusiooniprotsess — suurema koondisega orgaaniliste ainete lahusega rakkudest, kus need ained on välja töötatud, s. o. klorofüllikandva parenhüümkoe rakkudest, nendesse rakkudesse, kus need ained ära tarvitatakse ning kus seetõttu nende koondis on väiksem. Kuid difusiooniprotsess toimub liiga aeglaselt; arvutused näitavad, et absoluutselt liikumatus vees difusiooni teel 1 mg suhkru edasiliikumiseks 10% suhkrulahusest 1 m kaugusele vette kuluks 2 aastat ja 7 kuud, kuid lahustunud valgu puhul — umbes 14 aastat. Ent orgaaniliste ainete edasiliikumine taimedes toimub küllaltki suure kiirusega. Nii Mezon'i ja Levin'i (1926) täpsete arvutuste järgi on kuivaine juurdekasv bataatide mugulates üle 45 g nädalas ühe taime kohta, millest 42,7 g kuulub orgaanilise aine osale. Üldine sõeltorude ja soonte ristlõik varres võrdus keskmiselt 0,57 cm^2, millest sõeltorude osa on ca 20%, s. o. 0,11 cm^2. Võttes suhkru koondise sõeltorudes võrduvana 25%, Mezon ja Levin arvutasid, et lahuse liikumise kiirus pidi olema mitte vähem kui 88 cm tunnis, see on suurus, mida ei saa kuidagi kõrvutada difusiooni kiirusega seisvas vees. Samalaadseid arvutusi on tehtud ka teiste autorite poolt assimilaatide väljavoolu kiiruse määramiseks lehtedest, suhkrute liikumise kiiruse määramiseks viljade vartes jne., mis on annud samasuguseid tulemusi. Nii võib pidada

päris kindlaks, et ainuüksi difusioonist ei piisa orgaaniliste ainete liikumapanemiseks taimedes.

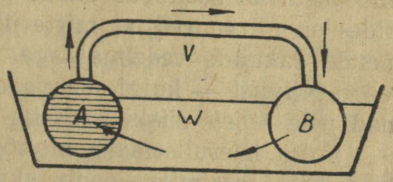
Kuigi kõik uurijad on üksmeelselt nõus sellega, et difusioonist ainuüksi on vähe orgaaniliste ainete liikumisel, siis püüded leida teisi liikumapanevaid jõude laskuva voolu tarvis pole annud üksmeelseid tulemusi, ja siiani pole olemas täiesti rahuldavaid ning üldiselt vastuvõetavaid teooriaid, mis seletaksid orgaaniliste ainete liikumist floeemis ning üldse taimes. Aastate eest esitas väga teravmeelse teooria saksa botaanik-metsateadlane M ü n c h (1929). Selle teooria aluseks on kujutlus, et kõik vedel sõeltorude ja teiste juhtrakkude sisaldis liigub orgaaniliste ainete tarvituskohtadesse nende rakkude rõhu mõjul, milledes orgaanilised ained välja töötatakse. Pärast nende ainete ärakasutamist ülejääv vesi surutakse puiduelementidesse ning viiakse nende kaudu tagasi varresse, ning niimoodi luuakse tingimused orgaaniliste lahuste pidevaks liikumiseks kindlas suunas.

Et saada selget kujutlust nende orgaaniliste ainete lahuste liikumapanevatest jõududest, tuleme tagasi § 4 vaadeldud osmomeetrite juurde. Kui kujutleda, et osmomeetri reservuaar on asetatud vette, kuna osmomeeter on täidetud mingisuguse lahusega, siis, nagu nägime, niisugune osmomeeter imeb endasse vett senikaua, kuni vee tasapind tema torus ei tasakaalusta tervet osmomeetri poolt väljendatavat rõhku, kusjuures torus ei ole mitte vesi, vaid osmomeetrit täitev lahus. Kui me nüüd mingil viisil, kas või vee juurdevalamisega torusse ülevalt, tõstame vee nivoo torus veel kõrgemale, siis lühikese aja pärast see langeb uuesti tagasi endisele tasemele, kuna saavutatud ülemäärase hüdrostaatilise rõhu toimel, mis polnud enam tasakaalus osmomeetri rõhuga, sunniti osa vett osmomeetrist filtreeruma läbi osmomeetri seina välja.

Kujutame nüüd ette, et meil on kaks ühesugust osmomeetrit A ja B (joon. 92), mis on omavahel ühendatud klaastoruga, mida mööda nende sisaldis võib liikuda. Osmomeeter A on täidetud kontsentreerituma lahusega ja osmomeeter B — nõrgema lahusega, kusjuures selguse mõttes värvime tugevama lahuse mingisuguse värvainega. Kui asetame mõlema osmomeetri reservuaarid ühisesse veega täidetud vanni (W), siis näeme, et nende sisaldis hakkab kohe liikuma: osmomeeter A hakkab vett juurde imema, süsteemi sees tekib tugev hüdrostaatiline rõhumine, mille tugevus ületab B-osmomeetri osmootse rõhu, selle tagajärjel surutakse vesi läbi teise (B) osmomeetri seinte välja ümbritsevasse veevanni. Selle tulemusena osa osmomeetris A olevast lahusest hakkab liikuma toru mööda osmomeetrisse B ja asendab väljatõrjutud vee. See liikumisprotsess kes-

tab senikaua, kuni lahuste kontsentratsioonid osmomeetrites A ja B muutuvad võrdseks. Siis osutub osmootne rõhk mõlemas ühesuguseks ja terve süsteem jääb tasakaalustatult seisma.

Samasugune tulemus — s. o. kontsentratsioonide ühesuguseks muutumine reservuaarides A ja B — võib toimuda ka lahustunud aine difusiooni teel, kuid ainult ühe väga olulise erinevusega: nimelt, kuna rõhu all vedelikkude liikumisel kontsentratsioonide ühtlustamine toimub kiiresti — mõne tunni jooksul, kulub selleks difusiooni puhul (mis võiks toimuda näiteks sel korral, kui reservuaarid A ja B oleksid klaasist) palju aastaid. Münchi arvutuste järgi, kui osmootsete rõhkude vahe osmomeetrites oleks 1 atmosfäär, siis voolu kiirus rõhu all ületaks difusiooni kiiruse isegi 1 mm vahekauguse korral 10 miljoni kordselt.



Joon. 92. Skeem, mis selgitab orgaaniliste ainete liikumist taimes. A ja B — osmomeetrid, mis asetatud vanni koos neid ühendava toruga. A lahuse koondis on kõrgem kui B.

Lähme nüüd üle füüsikalise skeemi juurest taime juurde. Osmomeetriks A on siin kõrge osmootse rõhuga lehe assimilaatsioonikoe rakud, milledes päikeseenergia kaasabil pidevalt luuakse osmootselt aktiivseid aineid, peamiselt suhkruid. Ühendustoruks, mida mööda liiguvad surve all suhkru ja teiste orgaaniliste ainete lahud, on sõeltorud — floeemi põhilised juhtelemendid. Nõrgema rõhuga osmomeetriks B, millest ühendusteede kaudu sinna tulnud vesi välja surutakse, on tarvitajad-rakud, milledes alaliselt püsib vähendatud rõhk hingamis- ja kasvamisprotsesside mõjul (kasvavad embrüonaalsed rakud) või siis lahustuvate ainete ülemineku mõjul lahustumatuiks ühendeiks, näiteks suhkru muutumisel tärkliseks (tagavara-kudede rakud seemnetes või mulla-alustes mahutites). Lõpuks reservuaariks, kuhu surutakse liigne vesi, on vett-sisaldavad surnud koed, puidu sooned, mis alati floeemiga kaasas käivad ja on järelikult mitte ainult veevarustamiseks, vaid ka liigse vee ärajuhtijaks ning seega võimaldavad pidevat toitelahuse voolu. Tavaline soontes valitsev alarõhk (§ 21) soodustab tunduval määral seda liigse vee väljaimemist tarvitavatest rakkudest.

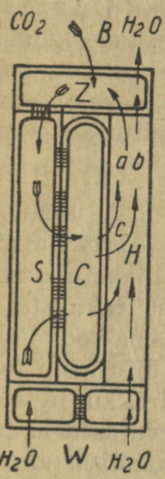
Võrreldes ülaltoodud füüsikalist mudelit taimega, esineb elustaimes üks väga oluline erinevus, nimelt: ühe terve ühendava klaastoru asemel kahe osmomeetri vahel on siin rida rakke, mis on üksteisest eraldatud vaheseintega ja — mis eriti tähtis — protoplasma läbitungitamatute pindkihtidega. Ka sõeltoru ise koosneb teatavasti reast

lülirakkudest, mis on üksteisest eraldatud sõelplaatidega. See erinevus aga M ü n c h'i kinnitust mööda ei purusta veel seda skeemi, vaid teeb selle mõistmise pisut keerulisemaks. Vaatamata vaheseintele, moodustavad sõeltorud siiski ühe üldise õõne, kuna poorid sõelplaatides on nii suured, et mitte üksi iga lüliraku protoplasma, vaid ka nende rakkude vedelmahlaga täidetud õõned kujundavad ühe terviku. Niiviisi — kuigi sõelplaadid takistavad veidi vedeliku liikumist, nad pole sellele siiski tõsiseks piduriks.

Palju keerulisemaks muutub asi orgaaniliste ainete lahuste üleminekuga assimilatsioonirakkudest sõeltorudesse või sõeltorudest tarvitavatesse rakkudesse või üldse ühest elusrakust üleminekul teise elusrakku. Nagu me juba nägime § 5, on elusrakud peaaegu täiesti mitteläbitavad suuremale hulgale lahustunud ainetest, ja nimelt see ainete läbipääsematus ongi põhjuseks, miks nendes rakkudes valitseb kõrge osmootne rõhk. Seejuures suhkrud, mis nii kergesti taimedes edasi liiguvad ja mis Münchi analüüside kohaselt moodustavad sõeltorude mahlast peaosa, kuuluvad eriti raskesti rakkudesse pääsevate ainete hulka. Väljapääsu sellest raskusest arvab Münch leidvat p l a s m o d e s m i d e s, peenimates plasmajuhtmetes, mis tungivad läbi rakukesta pooride ja ühendavad sel viisil üheks tervikuks (sümplastiks) kõik taime protoplastid. Nende plasmodesmide kaudu toimubki rõhu all lahuste filtratsioon ühest rakust teise, kusjuures plasmodesmide plasmajuhtmete pindade kattumine läbitungitamatu plasma pindkilega takistab korrapäratut orgaaniliste ainete difusiooni igas suunas, juhtides nende voolu edasi sõeltorudesse ja siis tarvituskohtadesse.

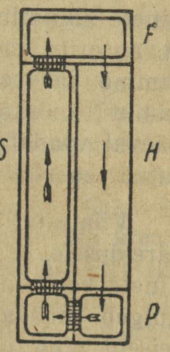
Orgaaniliste ainete edasiliikumist puutüvedes, kus peamiseks nende ainete kasutajaks on kambiumikiht, mis eraldab floeemi ksüleemist ning mis pidevalt moodustab nende uusi elemente, võib piltlikult kujutada järgmise Münchi skeemi abil (joon. 93). Lehe parenhüümkoe rakud (B), mis neelavad õhkkonnast CO_2 ja puidu soontest vett, töötavad välja orgaanilist ainet — suhkrut (Z). Suhkru koondise tõusmine tõstab osmootset rõhku, mis surub suhkrulahuse plasmodesmide kaudu sõeltorudesse S ning sealt samuti plasmodesmide kaudu edasi kambiumirakku C. Kambiumirakk kasutab suhkru kasvamisprotsessiks, mispärast osmootne rõhk temas langeb ja ülejääv vesi filtreerub tagasi soonesse (skeemi ülemine osa). Sama suhkrulahus sõeltorudes imeb endasse veel vett juurerakkudest W ning annab selle läbi kambiumirakkude, mis sisaldavad orgaanilisi aineid, edasi juure ja varre soontele, tekitades sel viisil juurerõhu (skeemi alumine osa). Sõltumatult sellest vee aurumine lehe paren-

hüümkoe rakkudest tekitab transpiratsioonivoolu (mis on märgitud sirgete nooltega skeemi parempoolses osas), mis kutsub esile vee venitavuse soontes ning soodustab seega liigse vee eemaldumist kambiumirakkudest.



Joon. 93. Mahlade liikumise skeem taimedes. B — lehe parenhüümkoe rakk, kus CO_2-st ja H_2O-st tekib suhkur (Z). S — sõeltorud, C — kambiumi rakk, H — puidu soon, W — juure rakk. Lihtnooled — veevool, sulitatud nooled — orgaaniliste ainete (suhkru) vool. Kahekordsed piirjooned B, S, C ja W tähistavad protoplasmat (Münchi järgi).

Ainete liikumine valmivates viljades, kus pole või peaaegu pole assimilatsiooni ega ka transpiratsiooni, võib olla kujutatud lihtsama skeemi abil (joon. 94). Parenhüümkoe rakud P lehes ja varres mis loovad suhkrut või töötavad seda välja varem kogutud vähem lahustuvatest tagavara-ainetest, imevad enda juurde vett puidust H, sünnitavad osmootse rõhu, seega suhkruvool suundub läbi plasmodesmide sõeltorudesse S ja sealt edasi viljarakkudesse F, kus monosahhariidid osaliselt kulutatakse ära kasvamiseks, osalt aga ladestatakse varuks polüsahhariididena või disahhariididena. Lahuse koondis langeb ja vabaks (liigseks) muutunud vesi kõrvaldatakse puiduelementide kaudu, mis viljades — kus vesi peaaegu ei auru — on peamiselt vett ärajuhtivateks ning mitte juurdetoovateks kanaliteks.



Joon. 94. Mahlade liikumine valmiva vilja toitumisel (skeem): F — vilja rakk, S — sõeltoru, H — puidu soon, P — lehe või varre parenhüümkoe rakk, mis on plastilise aine allikaks; kõik muu nagu joon. 93. (Münchi järgi).

Münchi skeem on põhjendatud rea teravmeelsete kaalutlustega ning täpsete arvutustega ja on ühendatud Dickson'i (1901) koospüsivuseteooriaga; ta annab lõpliku pildi mahlade liikumise kohta taimedes, mis mõnel määral analoogiline vereringe pildiga inimorganismis. Täiesti tõestatuks teda kahjuks siiski tunnistada ei saa; väga nõrgaks kohaks temas on oletus orgaaniliste ainete liikumise kohta läbi plasmodesmide.

Peale selle võib tema vastu üles tõsta väga tõsiseid vastuväiteid. Kui ta oleks õige, siis peaks mahalõigatud ja alumiste otstega vette

pistetud vartest toimuma üsna energiliselt orgaaniliste ainete eritumist sõeltorudest vette. Tegelikult aga pole seda märgata: orgaaniliste ainete väljauhtumine katkilõigatud sõeltorudest jääb õige pea seisma. Münchi teooria pole samuti kõrvutatav selle ammu-tuntud faktiga, et floeemi mööda võib toimuda üheaegselt mitmesuguste ainete liikumine mitmes erisuunas. Ja lõpuks — hiljutised Curtis'e jt. autorite katsed, mis näitasid, et lehevarte või varreosade külmutamine jääveega peatab orgaaniliste ainete liikumise nendes, pole samuti kooskõlas Münchi teooriaga. Seepärast tuleb sellele tänapäeval vaadata kui teravmõttelisele hüpoteesile, aga mitte kui tõestatud teooriale.

Viimastel aastatel tuleb ikka suurem ja suurem hulk uurijaid järeldusele, et üheks põhiliseks — kui mitte peamiseks — orgaaniliste ainete voolu liikumapanejaks on protoplasma ringlev liikumine, mis kulgeb mööda sõeltorude lülirakkude pikiseinu ühest raku otsast teiseni ning pöördub siis uuesti tagasi. See protoplasma-vool veab enesega kaasa temas peituvad orgaanilised ained, mis difusiooni teel üle antakse ühest lülirakust läbi sõelplaadi teise lülirakku ja seal uuesti haaratakse kaasa protoplasma ringlemisega. Arvutused näitavad, et protoplasma liikumise kiirusest jätkub orgaaniliste ainete liikumiskiiruse seletamiseks floeemis, ja selle liikumise lakkamine madala temperatuuri juures teeb mõistetavaks need resultaadid, mis on saadud Curtise poolt varje külmutamisega. Viimase teooria nõrgaks punktiks osutub siiski see, et pole midagi teada nende jõudude kohta, mis panevad liikuma protoplasma, ja peale selle pole meil elusas ja vigastamatus varres kuidagi võimalik näha protoplasma liikumist sõeltorudes — seda võib näha vaid õige õhukestes pikilõikudes.

On olemas veel ka teisi teooriaid orgaaniliste ainete liikumise kohta taimedes, kuid need osutuvad veelgi vähem põhjendatuiks ja tõestatuiks kui ülalkirjeldatud, mispärast meie nende juures ei peatu.

Lõpptulemusena peame tunnistama, et küsimus orgaaniliste ainete liikumisest taimedes, mis on huvitanud botaanikuid taimeanatoomia rajamisest saadik Malpighi (1675) poolt ja mida esmakordselt eksperimentaalselt uuris Hales (1727) oma klassikaliste puuokste rõngastamise katsetega, missugused katsed moodustavad sel ajal tekkinud taimefüsioloogia põhivara, on praegugi veel üsna kaugel oma lõplikust lahendusest.

§ 64. Viljade ja seemnete valmimine ja sellega kaasas käivad biokeemilised protsessid. Kunstlik valmimise kiirendamine.

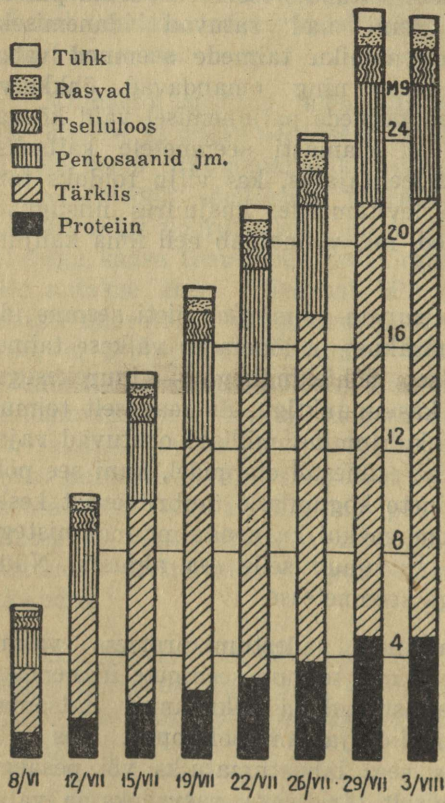
Viljade ja seemnete valmimine ei seisa mitte üksnes nendesse toiteainete ladestumises ning nende vastavate mõõtmete saavutamises, mis on omased igale taime liigile ja isegi sordile. Nendes toimub seejuures rida keerulisi morfoloogilisi muutusi ning rida sügavaid biokeemilisi muundumisi. Seemne valmimise lõppetapiks on selle puhkeolekusse jõudmine, missuguses seisundis seemned võivad püsida üsna pika ajavahemiku vältel, kuni nad satuvad idanemiseks soodsatesse tingimustesse. Suure enamiku taimede seemned vabanevad seejuures järk-järgult veest ning omandavad õhkkuiva oleku. Teised vilja osad etendavad taimede paljunemisel vaid kõrvalist osa. Kuivadel viljadel nad on enamasti seemnetele kaitseks; lihakatel viljadel loomade juurdemeelitajaiks, kes vilju toiduks tarvitades aitavad kaasa seemnete levitamisele, kusjuures niisuguste viljade seemned on paksukestalised, mis võimaldab neil ilma kahjuta läbida loomade seedekanalit.

Morfoloogilisest küljest on seemnete valmimine õieti seemne idu arenemine, alates sugutatud munarakust ja lõpetades väikese taimekesega kõikide tema embrüonaalsete põhielunditega — juurekesega, esimeste lehekestega ning varre kasvupunktiga. Samaaegselt toimub seemnes vajaliste tagavara-ainete kuhjumine, millised osutuvad vajalikeks väikese taimekese kasvamise esimestel etappidel, kuni see pole veel üle läinud iseseisvale toiteainete kogumisele ümbritsevast keskkonnast. Nende tagavarade iseloomuga kui ka nende muundumistega seemnete idanemisel oleme juba tutvunud selle osa alguses. Nüüd tutvume nende ainete kuhjumisega seemnetesse.

Põhiolemuselt on tagavara-ainete ladestumisprotsess valmivates seemnetes vastupidine sellele, mis toimub seemnete idanemisel. Seemnetesse voolavad kergesti-lahustuvad ja liikuvamad lihtsamad ühendid, peamiselt monosahhariidid ja amiinohapped, mis siin muunduvad kõrgemolekulaarseiks vees lahustumatuiks või peaaegu lahustumatuiks ühenditeks, peamiselt tärkliseks, rasvadeks ja valkaineteks. Seejuures seemnete kuivkaal valmimisel tõuseb kiiresti, kuna aga — vastupidi — vee hulk pidevalt langeb, kusjuures valmimise lõpul vee kadu võtab ülekaalu endale, nii et lõpptulemusena üldine seemnete tooreskaal võib koguni langeda. Nii näiteks leidis Novatski (1870) nisuteriste valmimisel järgmised muutused nende kaalus (grammides iga 100 terise kohta):

	Üldkaal	Kuivkaal	Vesi
Piimküpsuse alguses . .	5,89	2,86	3,03
Piimküpsuse lõpul . . .	7,23	3,58	3,65
Vahaküpsuse ajal . . .	5,65	4,19	1,46
Täisküpsusel . . .	4,59	4,22	0,37

Üksikute ainete kogumise käik valmivates nisuteristes on näidatud järgmisel diagrammil (joon. 95), mis on laenatud Teacher'ilt (1913).

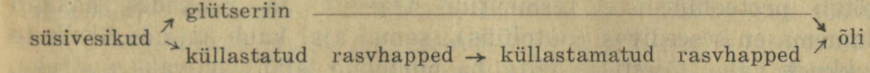


Joon. 95. Ainete kuhjumise käik (mg) nisuteriste valmimisel.

Tärklisseemnetes toimub tärklise moodustamine monosahhariididest väga kiiresti, mispärast isegi varajasematel arenemisstaadiumidel suhkrute sisaldus valmivates seemnetes ei ületa 1—2%. Õliseemnetes vajab juurdevoolavate süsivesikute muundamine rasvadeks nende ainete palju keerulisemat ümbertöötamist, ja sageli võib leida varajastel arenemisastmetel nendes mitte üksnes monosahhariidide, vaid isegi tärklise kuhjumist, mis hiljem, täieliku valmimise ajaks, muudetakse ümber rasvadeks. Nii näiteks pani Leclerc du Sablon tähele sarapuu vilja valmimisel järgmisi muutusi üksikute ainete sisaldustes: 6. juulil sisaldasid seemned — 3% õli, 7,6% suhkruid ja 21,8% tärklist ja dekstriini; 1. augustil — 16% õli, 2,9% suhkruid ja 14,5% tärklist; kuna täisvalmimisel, 4. oktoobril, oli õlide hulk tõusnud 62%, suhkrute hulk langenud kuni 1,5% ja tärklise hulk kuni 2,6%.

Nagu on näidanud prof. S. Ivanov, muutub viljade valmimisel ka rasvade koostis. Valmimise alguses on enamuses küllastunud

rasvhapped, siis küllastamatud ja — valmimise lõpuks osutuvad seemned täidetuks neutraalsete rasvadega. Nende andmete põhjal ta esitab järgmise rasvade tekkimise skeemi seemnete valmimise puhul:



Nagu nähtub Teacheri diagrammist, toimub viljade valmimise ajal ka tuhkainete kogunemine. Seejuures üksikute valmimisfaaside möödudes muutuvad ka vahekorrad üksikute tuhaelementide vahel oluliselt; nimelt kaaliumi hulk väheneb suhteliselt, kuna magneesiumi ja eriti fosfori hulk järsku suureneb. Selles suures fosfori kogunemises valmivatesse seemnetesse leiab seletuse fosforväetiste suur mõju just terasaagile, kuna aga lämmastikväetised, nagu varemalt märgitud, avaldavad suuremat mõju taime vegatiivsete osade saagile. Fosfor tuleb seemnetesse anorgaaniliste fosfaatidena, kuid ladestatakse siin orgaaniliste fosforiühenditena, peamiselt fütiinina, aga ka lipoididena ja fosfatiididena.

Mahlarikaste viljade valmimine, samuti nagu seemnetegi valmimine, on seotud toiteainete kuhjumisega nendesse, kuid need toiteained ei kuulu toiduks seemneidule, vaid seemneid laialikandvatele loomadele. Seepärast leidub siin ülekaalukalt meeldiva maitsega aineid, peamiselt suhkruid ja estreid. Seejuures seemnete küpsusele vastab harilikult ka viljaliha küpsemisaeg; kuni seemned pole veel valminud, on viljaliha maitselt ebameeldivalt hapu või kibe, kuna selles leidub suurel hulgal orgaanilisi happeid ja parkaineid. Kuid valmimise kestel need ained annavad oma koha suhkrutele. Samal ajal toimuvad ka olulised muudatused viljade füüsikalistes omadustes: valmimatult kõvad, muutuvad viljad valmides pehmeteks seetõttu, et pektiinained, mis viljaliha rakke üksteisega seovad, muutuvad eriliste fermentide — pektinaaside — mõjul lahustuvateks rakukesti läbiimmutavas vees, mille tagajärjel rakud kaotavad nüüd kindla sideme üksteisega; nende kuju muutub seetõttu hulktahksest ümmarguseks. Niisugune pehmestunud kude annab palju kergemini järele närimisele suus kui ka seedevedelikkude toimele.

Õunte ja teiste lihakate viljade arenemise esimestel astmetel ladestatakse lehtedest sinna voolav suhkur viljaliha rakkudesse tärklisena, mis samuti tõstab viljaliha kõvadust ning põhjustab maitselt magususe puudumist. Hilisematel valmimisastmetel muutub aga tärklis suhkruks, mille hulk seetõttu kiiresti tõuseb. Nn. talisortidel toimuvad need tärklise muundumised alles pärast viljade

puude otsast mahavõtmist, nende järelvalmimise ajal, mil uute süsivesikute juurdevoolu enam pole.

Viljade liigakauasel hoidmisel hakkavad viljaliha rakkudes toimuma ülevalmimise ja suremise protsessid, kusjuures ülekaalu võtab proteolüütiliste fermentide tegevus, ja rakkudes hakkab ilmnema eneseseedivus (autolüüs); samal ajal kaob ka side üksikute rakkude vahel täiesti ja viljaliha muundub laialivalguvaks pudruks. Niisugused ülevalminud viljad on kergesti kahjustatavad hallitusseente ja bakterite poolt.

Looduslikul valmimisprotsessil aeglaselt kulgevaid tärklise suhkrustumist ja parkainete ning orgaaniliste hapete hapendumist on võimalik kunstlikult kiirendada eriliste stimulaatorite abil. Kõige suuremat tunnustust ning kõige laialisemat praktilist rakendamist on leidnud Harvey poolt Ameerikas väljatöötatud mittevalminud viljade mõjustamine gaasilise etüleeniga (kasutatakse peamiselt banaanide, tomatite jt. viljade valmimise kiirendamisel). Mõjustamine toimub 2—3 ööpäeva vältel õhukindlates ruumides või mahutites, kuhu lisandatakse õhule väga väike osa etüleeni, nimelt 1 osa etüleeni 1000 osa õhu kohta mahu järgi. Etüleeni toime seisab peamiselt selles, et ta suurendab protoplasma permeaablust ja kergendab hapniku juurdepääsu rakkudesse, mis tugevdab hapendumisprotsesse ning ühes sellega parkainete ja orgaaniliste hapete kadumist. Plasma permeaabluse suurenemine tõstab ka fermentide tegevust, mis kiirendab tärklise suhkrustumist, aga ka rakke siduvate pektiinainete lahustamist ning viljade pehmemaks muutumist. Peale etüleeni lisandamise õhule tuleb hoolitseda veel vastava temperatuuri eest (18—21°C) ja relatiivse õhuniiskuse eest, mis ei või olla alla 70—85%. Samasugust mõju viljadele avaldab ka propüleen ning märgatavalt nõrgemini — atsetüleen.

Olulisemaks vaheks viljade kunstliku ja loomuliku valmimise vahel on see, et seemned ei allu oma valmimise arengus mingisugusele kiirendavale mõjule. Muutused toimuvad ainult viljaliharakkudes.

Valminud viljades on ka seemned enamasti valminud ning järelikult valmis idanemiseks; nad on sageli ümbritsetud veerikka keskkonnaga, seepärast kerkib küsimus, miks pole märgata seemnete idanemist viljades. See mitte-idanemine võib olla põhjustatud mitmest asjaolust. Paljudes lihakates viljades, näiteks õuntes, pirnides, eriti viirpuu marjades, ka täiesti küpsedes viljades pole seemned saanud veel idanemisküpseiks ning vajavad veel üsna pikka järelvalmimisaega. Nagu teada, on neid selleks tarvis stratifitseerida,

s. o. hoida mitme kuu jooksul niiskes olekus temperatuuri juures pisut üle 0°. Teistel taimedel, näiteks arbuusidel, leiduvad viljalihas erilised idanemist peatavad hormoonitüüpi ained, ja siin hakkavad seemned idanema alles pärast viljalihast vabanemist, mis looduslikes tingimustes ka toimub, kui loomad viljaliha ära söövad ning seemned laiali puistavad. Samuti võib viljaliha-rakkudes esineva rakumahla kõrge kontsentratsioon takistada seemnete idanemist viljades.

Viljade ülevalmimisel nimetatud idanemist takistavad põhjused kaovad ning seemned omandavad võime idanemiseks. Kuid mõnikord võib tähele panna, et seni-selgitamatuil põhjustel lihakates viljades puuduvad seemnete idanemist takistavad vahendid, ja siis toimub isegi valmimatuis viljades massiline seemnete idanemine.

§ 65. Välistingimuste mõju valmimiskäigule. Teriste „näpistus" ja selle põhjused. Viljade ja seemnete keemilise koostise sõltuvus geograafilistest faktoritest.

Teriste paisumise ja valmimise edukus sõltub suurel määral valmimisperioodil valitsevatest välistingimustest, ja üldiselt on tuntud juhud, kus head väljavaated saagile nurjusid ning tõid kibedat pettumust halbade ilmastikutingimuste tõttu.

Eriti järsku mõju avaldab terise täitumisele kõrge temperatuur ja õhu suur kuivus, mida iseloomustavad nn. k u i v t u u l e d, mis toovad suurt kahju NSVL kagu- ja ida-oblastite põllumajandusele. Pärast kõigest 2—3 päeva kestnud kuivtuuli, mõnikord isegi mõnetunnilise kuivtuule mõjul, osutuvad terised enneaegselt valminuiks ning puudulikult täitunuiks, kortsunuiks, kuna oodatav saak on 2—3 korda tavalisest väiksem. Selle nähtuse algpõhjuseks on normaalse lehtedest valmivatesse seemnetesse toimuva toiteainete voolu katkemine. Seesuguse normaalse voolu alalhoidmiseks on tarvilik kõikide taimeorganite küllaldaselt turgestsentne seisukord, eriti lehtedel kui assimilaatide tekkeallikal. Kooskõlaliselt § 63 läbitöötatud M ü n c h'i skeemiga on plastiliste ainete voolu põhiliseks liikumapanejaks assimilaate tootvate rakkude turgoorne pingelisus, ja selle pinge langemisega kuivtuulte ajal katkeb ka assimilaatide juurdevool paisuvatesse seemnetesse. Ühtaegu katkeb ka veevool seemnetesse ning toimub nende kuivamine ning enneaegne valmimine. Seejuures on tähtis märkida, et ka pärast kuivtuulte lõppemist „näpistatud" taimed pole enam võimelised täiel määral taastama normaalset seemnete varustamist toiteainetega, mis viitab sellele, et seemnetes on toi-

munud mingisugused tagasipööramatud muutused, mida me veel ei tunne ja mis on täiesti uurimata. Lõpptulemusena jääb seeme kortsunuks ning halvasti täidetuks.

Seemnete „näpistus" võib tekkida mitte üksi rikutud veevarustamise tagajärjel taimedes. Tugev taimede kahjustamine roosteseente ja teiste parasiitseente poolt, mis ära tarvitavad taimelehtedes väljatöötatud assimilaadid ning takistavad seega nende ainete ülekandmist seemnetesse, toob samuti kaasa teriste kortsumise. Samasugused resultaadid kutsutakse esile veel päevalille juurtel elutsevate soomukate poolt. Ka tugev lehtede assimilatsioonipinna vähenemine röövikute, rohutirtsude ja teiste kahjurite rüüstete tagajärjel kutsub esile analoogilised järeldused.

Enneaegne seemnete valmimine „näpistuse" korral põhjustab ka muudatusi seemnete keemilises koostises. Kuna siin seeme ära kuivab palju varajasematel valmimisastmetel, ei jõua selles lõpule lahustunud süsivesikute muutumine tärkliseks. Selle tagajärjel tekivad jahuse terise asemel, mille rakud on täidetud tärklisega, klaasilise sisaldisega terised, kus tärklisterad on kokku kleepunud kuivamisel sarvjaks massiks muutunud dekstriinidega. Peale selle osutub ka proteiinide kogumisprotsess takistatuks, kuigi vähemal määral kui süsivesikute kogumine. Seepärast on „näpistatud" terised suhteliselt valgurikkamad kui hästi täidetud terised, s. o. nad sisaldavad suurema protsendi valku, kuigi 1000 terise kohta arvestatult nende valguhulk on palju väiksem.

Kuivema kliimaga oblastites, eriti mõnevõrra soolakulistel pinnastel, kus veevarustamise tingimused mullalahuse kõrge osmootse väärtuse tõttu on raskendatud, toimub teriste valmimine ka kõige parematel aastatel tingimustes, mis teriste täitumist takistavad, mille tõttu need osutuvad tärklisest vähem täitunuiks kui niiskema kliimaga oblastites, kuid seevastu võrdlemisi rikasteks valkude poolest. Niisugune viljateriste keemilise koostise muutumine põuasemates oblastites teeb nende teriste kasutamise väärtuslikuks leivatööstustes, eriti aga makaronitööstuses, ja Alam-Volga oblastite nisuterised on juba ammu leidnud kõrget hinnangut Itaalias kui ka teistes Euroopa maades ning moodustanud tähtsa väljaveoartikli.

Teriste kõrge proteiinide-sisaldus, mis on takistatud veevarustuse järelduseks, langeb harilikult kunstliku niisutuse kasutamisel, mis aitab kaasa teriste paremaks täitumiseks tärklisega. Kuid kuna ka kunstlikul niisutamisel taimed jäävad ikkagi kasvama õhkkonna põualistesse tingimustesse, siis ka niisuguste niisutatud põldude nisuterised osutuvad ikkagi valkude poolest palju rikkamateks kui niis-

kemates rajoonides kasvanud nisuterised, ja järelikult nad on paremate jahutööstus-leivaküpsetuse omadustega. Peale selle on võimalik võidelda valkude vähenemise vastu teristes sel teel, et lisandada kasteveele lämmastikväetisi, eriti niisutamiskordadel, mis toimuvad vegetatsiooni teisel poolel — enne teriste paisumist. Veel võib valkude languse vastu võidelda ka selektsiooni teel, kuna on teada, et mõningatel sortidel vähendavad niisutamised valkude-sisaldavust teristes vähem kui teistel.

Analoogilist mõju avaldavad kliimalised tingimused ka odrateriste valkude-sisaldavusele. Ka siin kuivem ja kontinentaalsem kliima mõjub soodustavalt valkude tõusule, kuna niiskem mereäärne kliima nende hulka teristes vähendab. Seepärast on NSVL loodepoolsetes oblastites kasvavad odrad enam sobivad õlletööstuse tarvis, kus hinnatakse just valkude-sisalduse vähesust, kuna kagupoolsete oblastite odrad vastavad rohkem toiteülesannetele. Kõrgmägede kliimas, mis erineb orgude omast suurema niiskuse ja madala temperatuuri poolest, kasvavad samuti paremad õlleodrad.

Mitmest rajoonist ja oblastist pärinevate teriste keemilise koostise võrdlus ei anna veel täiesti selget pilti selle koostise sõltuvuse kohta geograafilistest faktoritest, kuna erinevates rajoonides külvatakse erinevaid sorte, mis juba iseenesest ka täiesti ühesugustes tingimustes üles kasvatatult võivad omada erinevat keemilist koostist. Näiteks ühe ja sama katsejaama kultuurides (Gorki, Valge-Vene NSV) kõva nisu „hordeiphormae" andis keskmiselt 12% valke, kuna pehme sort „pseudohostianum" — 17%. Geograafiliste faktorite tähtsuse selgitamiseks on vaja kasvatada väga erinevais rajoones ühti ja samu sorte. See ongi teostatud suures geograafiliste külvide katsete hulgas, mis on läbi viidud Üleliidulise Taimekasvatuse Instituudi poolt akad. N. I. V a v i l o v'i juhatusel. Need katsed näitasid, et ühed ja samad sordid tõepoolest muutsid erinevates geograafilistes punktides järsult oma terise koostist. Nii näiteks seesama nisusort „hordeiphormae", mis Gorki katsejaama kultuurides sisaldas 12% valku, sisaldas Saraatovi kultuurides 19,6% valku; vähemat erinevust näitas sort „pseudohostianum" — 17% ja 19%. Kõrge valgusisaldusega on nisukultuurid Ida-Siberis, selle eriti karedalt kontinentaalses kliimas, kus valguprotsent tõuseb kuni 20.

Väga suure mõjuga on kliimalised tingimused ka õliseemnete keemilisele koostisele. Üldine õlide sisaldus seemnetes muutub mitmesuguste geograafiliste punktide kultuurides vähe, kuid õlide keemiline koostis muutub seejuures tugevasti. Nagu on näidanud S. L. I v a n o v'i uurimused, sisaldasid ühe ja sama linasordi seemned Moskva

lähedates kultuurides kergesti kuivavaid õlisid, mis koosnesid suures ulatuses küllastamatuist (kolmes punktis kahekordsed seosed) rasvhapetest, kuna aga Taškenti kultuurides — väga raskesti kuivavaid õlisid, mis sisaldasid küllastamatuid rasvhappeid vähe. Peateguriks siin pole mitte veevarustuse tingimused, vaid temperatuuri mõju. Nimelt — kui seemnete valmimisperioodil valitseb madalam ja muutlikum temperatuur, siis tekivad peamiselt küllastamatud rasvhapped. Vastupidi, kui seemnete valmimine toimub rohkem ühtlases ning kõrgemas temperatuuris, siis tekib küllastamatuid rasvhappeid vähem. Mägirajoonid liginevad oma mõjult õlitaimede kultuuridele põhjapoolsemates rajoonides. Praktiline järeldus kõigest sellest on, et parimad oliivisordid, millede juures on hinnatav just õlide kuivavus, võivad pärineda kõige põhjapoolsemates rajoonides kasvavatest õlipuusortide seemnetest või siis kõrgmägede kultuuridest.

Ka mahlarikaste viljade valmimisele avaldavad kliimalised tingimused samuti suurt mõju, kusjuures tähtsamaks faktoriks osutub siin temperatuur. Madalamate temperatuuride juures, samuti kui valitsevate pilviste ilmade korral, mis takistab viljade soojenemist otseste päikesekiirte mõjul, viljade valmimine esimestes valmimisjärkudes toimub aeglasemalt ja viljad sisaldavad rohkem happeid ja parkaineid, kuid vähem suhkrut. Vastupidi, soojemas ning päikeserikkamas kliimas, näiteks Kesk-Aasias, on viljad palju suhkrurikkamad. Kuid ka siin on sortide erinevus suure mõjuga viljade keemilisele koostisele.

VI osa

Taimede hingamine

§ 66. Hingamise tähtsus taimede elus ja selle protsessi olemus.

Hingamine on protsess, mis on tihedaimal viisil eluga seostatud. Oma põhimuselt ta on liitsete orgaaniliste ühendite, esimeses järjekorras süsivesikute hapenduslik lagundumine kuni lihtsamate lõppproduktideni — CO_2 ja H_2O, ja teda on võimalik väljendada järgmise summaarse valemiga:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O.$$

Valem näitab, et sellest hapenduslikust lagundumisest võtab osa õhust neelduv hapnik ja et selle protsessi tähtsaimaks produktiks on CO_2, mis eritub ümbritsevasse õhkkonda neeldunud hapniku asemele. See gaaside — hapniku ja süsihappegaasi — vahetus on kõige selgemini kindlakstehtav ja kergemini tundmaõpitav hingamise välistunnus, ja me näeme edaspidi (§ 67), et peaaegu kõik need meetodid, millede kaudu õpitakse tundma hingamisprotsessi intensiivsust, põhinevad keemiliste muutuste kvantitatiivsel arvestusel mitte elusobjektis eneses, vaid nimelt ümbritsevas atmosfääris.

Kuid on enesest mõistetav, et hingamise füsioloogiline tähendus ei põhine mitte nendel tema välistunnustel, mis ilmnevad gaaside vahetuses. Hingamisprotsessi olemus seisab orgaaniliste ainete hapendusliku lagundumise kaudu saadava vaba energia tootmises. Kõikide oma eluprotsesside tarvis, nagu kasvamiseks ja kasvamisega seostatud liikumisteks (milledega lähemalt tutvuneme edaspidi), mitmesugusteks endotermilisteks reaktsioonideks, mis on ühenduses sünteetiliste protsessidega jne., organism vajab vaba energiat just samuti, nagu vajavad seda meie vabrikute ja tehaste käivitusmehhanismid. Seda energiat saadaksegi süsivesikute hapendamisel, mille juures siiski, erinevalt kütteainete põletamisest tehaste küttekollettes, protoplasmas hapendumisel vabanev keemiline energia läheb otseselt üle uuesti teisteks keemilise energia vormideks ning ainult ümbertöötatud kujul eritub soojusenergiana. Need sisemised energia

muundumised hingamisel on senini veel vähe ja puudulikult selgitatud (vt. § 74), ja hingamisel saadava energia üldist summat mõõdetakse siiski tavaliselt tema soojusefekti abil.

Termodünaamika seaduste järgi üldine soojusehulk mingisuguse eksotermilise reaktsiooni puhul ei muutu sellest, missuguste vaheastmete kaudu kulgeb see protsess. Seepärast oleme õigustatud arvama, et süsivesikute ja teiste orgaaniliste ühendite füsioloogilisel hapendamisel saavutatav summaarne energeetiline efekt on hingamise juures võrdne selle soojusefektiga, mida saavutatakse nende ainete põletamisel kalorimeetrilises riistas. Ühe gramm-molekuli glukoosi (180 g) põletamisel vabaneb 674 kilokalorit energiat. Kui võtta hapendumise lähteaineteks mitte süsivesikuid, vaid valke ja rasvu, siis saame palju suuremad arvud. Keskmiste arvudena võib võtta, et 1 g süsivesikute täielikul ärapõlemisel vabaneb 4 kilokalorit energiat, 1 g valkude põletamisel — 5,7 kilokalorit ja 1 g rasva põletamisel — 9,2 kilokalorit energiat. Valkude ja eriti rasvade suurem kalorite-sisalduvus, võrreldes süsivesikutega, on seletatav sellega, et nende koostises on suhteliselt rohkem vesinikku ja vähem hapnikku kui süsivesikutes.

Nii loom- kui ka taimorganismis on hingamine oma põhimuselt üks ja sama ning seisab energia tootmises iga raku poolt temas olevate või sinna voolavate süsivesikute hapendamise arvel. Kuid loomorganismis, mis moodustab massiivse keha, kuhu vaba gaasiline hapnik sisse ei pääse, vajab iga rakukese hapnikuga varustamine väga keerukaid vahendeid, vajab vereringe arenemist ühes hapnikku siduvate ja edasikandvate punaste verelibledega ning erilisi hingamiselundeid, kus veri võiks küllastuda hapnikuga ning vabaneda sinna kogunenud CO_2. Nende lisaseadeldiste keerulikkus jättis enese taha varju hingamise tõelise tähtsuse, ja veel XIX s. alguses arvati, et hingamisliigutused ja vereringe ongi see oluline osa hingamisest; neid taimedes mitte leides eitati taimede hingamist üldse. Kulus palju jõupingutusi, et sisendada teadusesse selle tõe tunnustamist, et hingamine ei toimu mitte kopsudes ega veres, vaid igas elusrakus.

Taimorganismides on hingamisprotsessi väline seadeldis märgatavalt lihtsam kui loomadel. Oma laialiselt arenenud pindadega, mis on tihedasti seostatud toiduhankimisega õhust, leiab õhuhapnik kergesti otseselt juurdepääsu kuni iga taimkeha rakuni, ja rakkudes toimuvad hapendumisprotsessid pole mingisuguste väliste keeruliste seadeldiste poolt varjatud. Seepärast oli botaanikute-füsioloogide tähelepanu suunatud alati nende hapendumisprotsesside sisu-

lise külje selgitamisele, ja hingamise sisemise keemilise külje selgitamisele on just taimefüsioloogias pööratud eriliselt palju tähelepanu.

Siin on hingamisprotsesside uurimine seotud niisuguste suurimate taimefüsioloogide nimedega, nagu Pfeffer — Saksamaal, Bonnier — Prantsusmaal, Blackman — Inglismaal, I. P. Borodin, V. I. Palladin ja S. P. Kostõtšev — meil. Niisuguse suure tähelepanu pööramine hingamise uurimisele on seletatav sellega, et iga organismi elu on pidevalt seotud peatamatu energia kulutamisega, mida saavutatakse hingamisel. Seepärast ei ärata imestust, et hingamisprotsessi uurimine osutub üheks keskseks probleemiks üldfüsioloogias ja et võimalikult sügav selle protsessi keemilise ja energeetilise olemuse mõistmine lubab meil tungida ka nende nähtuste spetsiifilise kompleksi olemuseni, mida me nimetame eluks.

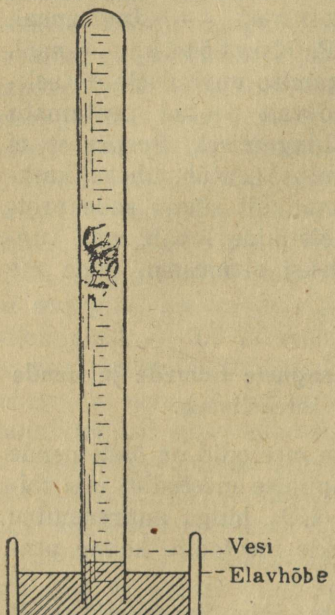
§ 67. Hingamise uurimise meetodid. Mitmesuguste taimede ja nende mitmesuguste osade hingamise intensiivsus.

Hingamisprotsessi intensiivsuse uurimise meetodid on õieti nende hulgaliste vahekordade muutuste tundmaõppimise meetodid, mis toimuvad taime ümbritsevas õhkkonnas, s. o. CO_2 hulga suurenemine ja O_2 vähenemine selles. Võib eristada nende meetodite kolme pearühma.

1. Esimesed uurimused hingamise kohta, juba Saussure'i poolt korraldatuna selle protsessi olemasolu tõestamiseks taimede juures, toimusid eudiomeetrites, s. o. gradueeritud ja ühest otsast suletud klaastorudes, milledesse paigutatakse uuritavate taimede osad, kõige sagedamini idanevad seemned. Nendesse torudesse suletakse nende alumise otsa asetamisega elavhõbedasse teatud kindel õhumaht (joon. 96), mida peale kindlaksmääratud katseaega analüüsitakse, milleks esiteks viiakse eudiomeetrisse sööbekaaliumi-lahust, mis neelab ära CO_2, ning pärast seda pürrogallooli-lahust, mis ühenduses leelisega neelab ära hapniku. Õhumahu vähenemine eudiomeetris kummagi reaktiivi kasutamise järele näitab, kuipalju olid taimed eritanud CO_2 ja kuipalju oli veel järele jäänud hapnikku; teades õhu esialgset koostist eudiomeetris, pole raske arvutada hingamisel kulutatud hapnikuhulka.

Praegusel ajal eelistatakse taimede hingamisel toimuva täieliku gaasidevahetuse uurimisel taimede või nende osade asetamist hermeetiliselt suletavasse anumasse, mis varustatud gaasijuhtmetega,

millede kaudu võetakse aeg-ajalt eriliste gaasipipettide abil katseanumast õhuproove ning analüüsitakse neid spetsiaalsetes seadmetes, mis võimaldavad väga suurt analüüsi täpsust (kuni sajandikuni ühest protsendist) niisuguse väikese gaasimahu puhul, mis ei ületa 1 cm^3.



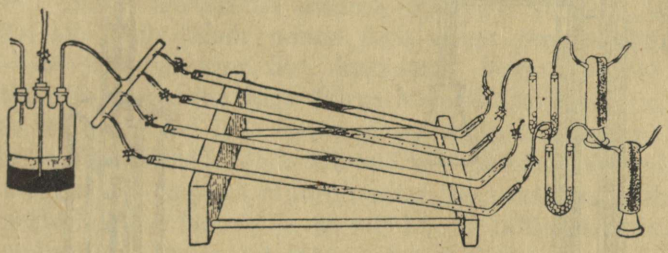
Joon. 96. Idanevate seemnete hingamise uurimine eudiometri abil.

Muidugi tuleb kõik katsed roheliste taimeosade hingamise uurimisel toimetada pimedas, et nendele tulemustele ei avaldaks mõju vastassuunaline CO_2 sarnastamisprotsess.

2. Sageli lepitakse hingamise arvestamisel ainult tema ühe poole määramisega, nimelt erituva CO_2 hulga kindlakstegemisega, mis on muidugi palju lihtsam kui täielikkude gaasianalüüside sooritamine. Selleks paigutatakse hingavad taimeosad mingisugusesse nõusse, millest juhitakse läbi CO_2 vabastatud õhuvool. Katsenõust väljuv õhk juhitakse läbi CO_2 neelamisaparaatide, milleks kasutatakse U-kujulisi torusid sööbeleelisega ja naatronlubjaga või jälle mitut süsteemi kaaliumiaparaate. Eritatud CO_2 hulka vastava ajaühiku jooksul määratakse nendel juhtudel CO_2 neelamisaparaatide kaalu suurenemise järgi, kusjuures õhuvool enne nimetatud aparaatidesse minekut peab olema kuivatatud (H_2O vabastatud). õige sageli kasutatakse CO_2 neelajana tiitritud barüüdi-lahust, kusjuures neelamisriistadena kasutatakse Pettenkofer'i torusid (joon. 97), mida õhuvool läbib pisikeste mullikestena, mis annavad ära baariumleelisele nendes leiduva CO_2. Süsihappegaasi hulk määratakse siin baariumleelise tiitrimistulemuste vahega katse algusel ja lõpul.

3. Hingamisprotsessi intensiivsust võib määrata ka neelduva hapnikuhulga järgi. Et teha hingava objekti hapnikutarvitamist kättesaadavaks vahendituks vaatluseks ning mõõtmiseks, asetatakse nõusse, millesse on paigutatud uuritavad taimeosad, väike klaasike sööbeleelisega, mis pidevalt neelab hingamisel erituvat CO_2 vastavalt selle tekkimisele. Niisugusel katsekorraldusel näitab nähtav gaasimahu vähenemine katsenõus hingamisel neelduvat hapniku-

hulka. Et oleks võimalik gaasimahu vähenemist täpsemalt mõõta, on katseanum varustatud külgmise gradueeritud peenikese toruga ja manomeetriga. Niisugust riista kutsutakse respiromeetriks (joon. 98). Seda riista loeti kuni viimase ajani võrdlemisi ebatäpseks ja teda kasutati peaaegu ainult kuulajatele hingamisel toimuva hapniku neeldumisfakti demonstreerimiseks; kuid seda riista on viimasel ajal tunduvalt täiendatud Barkroft'i ning hiljem Warburg'i poolt ja tema täpsus ning tundlikkus on viidud väga kõrgele tasemele. Väga tähtsad Warburgi uurimused taimede hingamise üle, millega tutvume veidi hiljem (§ 73), on sooritatud just seda tüüpi riistadega.



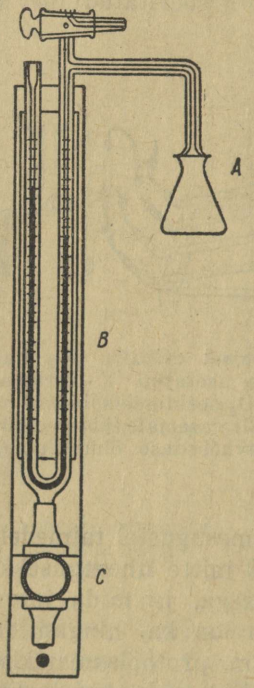
Joon. 97 Pettenkoferi riist hingamisel erituva CO_2 hulga määramiseks. Idanevad seemned on asetatud U - torudesse, millede ette on asetatud õhkonna CO_2 neeldumiskolonnid naatronlubjaga. Õhuvool läheb paremalt vasemale läbi poolküliti asetatud torude barüütveega ja elavhõbedase õhurõhu-reguulaatoriga.

Hingamisprotsessi intensiivsus mitmesugustel taimedel ja taimede mitmesugustel osadel osutub kaugeltki mitte ühesuguseks. Üldse on hingamine tihedalt seostatud kasvamisega, ja mida intensiivsemalt toimub kasvamine, seda intensiivsem on ka hingamine. Kiiresti kasvavates elundites, millede rakud on protoplasmarikkad, osutub hingamine taimede juures isegi intensiivsemaks kui loomade hingamine. Nii näiteks eritab inimene hingamisel 24 tunni jooksul seesuguse hulga CO_2, mis vastab ligikaudu 1,2% tema tervest kehakaalust; samasuguse intensiivsusega hingavad samasuguse 37° temperatuuri juures ka idanevad seemned, kuid veelgi intensiivsem on hallitusseente hingamine, mis eritavad nende kehakaalu ühikule arvestatult kuni 6% ja isegi kuni 10% CO_2 ööpäeva jooksul.

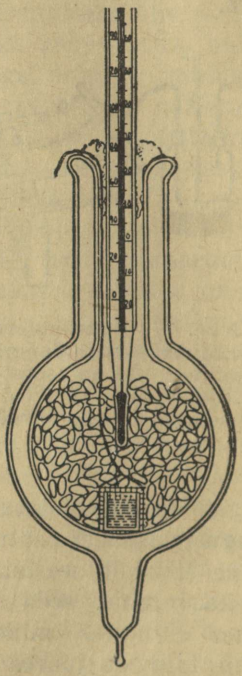
Järgnev tabel annab ülevaate CO_2 hulga kohta, mida eritavad 24 tunni jooksul toatemperatuuris mitmesugused taimed hingamisel 1 g kuivaine kohta:

Täiskasvanud lehed	12	kuni	24 cm³
Kasvavad juured	40	„	80 „
Puude pungad	35	„	70 „
Idanevad seemned	60	„	120 „
Kasvav seene mütseelium	270	„	1800 „

Väga intensiivselt hingavad ka õied, eriti puhkemisel. Nende hingamise intensiivsus ei jää maha idanevate seemnete hingamise intensiivsusest.



Joon. 98. Warburgi respiromeeter taimede hingamise uurimiseks. A — hingavate taimeosade mahuti, B — manomeeter, C — survekraan.



Joon. 99. Temperatuuri tõusmine idanevate seemnete hingamisel.

Taimede vananedes langeb hingamise intensiivsus nende mitmesugustes elundites kiiresti; nii näiteks leidsid Kidd, West ja Briggs (1921), et 22 päeva vanused päevalille lehed eritasid 1 g

kuivaine kohta 1 tunni jooksul 3 mg CO_2, 36 päeva vanused lehed — 0,81, 50 päeva vanused — 0,46, 64 päeva vanused — 0,34, 99 päeva vanused 0,25 ja 136 päevased lehed 0,08 mg. Seega vähenes hingamise intensiivsus vegetatsiooniperioodi lõpuks peaaegu 40 korda.

Taimede hingamise ülesandeks on energia vabastamine ainuüksi eluprotsessideks; hoida oma kehatemperatuuri kõrgemal ümbruskonna temperatuurist, missugune nähtus on omane soojaverelistele loomadele, ei ole aga taimede juures mõeldav nende hiigelsuure kehapinna ja suhteliselt vähe-intensiivse hingamisprotsessi juures. Kui aga koguda ühtekokku tugevasti hingavad taimeosad, näiteks idanevad seemned, õied või isegi lehed ja paigutada nad soojuse kadumise vastu hästi isoleeritud nõusse, näiteks Dewar'i anumasse (joon. 99), siis võib tähele panna üsna suurt temperatuuri tõusu, kuni 30—40° ja isegi kuni 50°, kusjuures lõppude-lõpuks toimub koguni taimede suremine liiga kõrge temperatuuri mõjul. Veelgi suurem on temperatuuri tõus seente ja bakterite hingamisel. Nii areneb niiskel mahaniidetud rohul kiiresti nii rikkalik mikrofloora, et rohi väga tugevasti soojaks muutub ning isegi tuliseks võib minna, kui teda mitte laiali ei laotata ja sel viisil tema jahtumist ning kuivamist ei saavutata. Üsna suurt temperatuuri tõusu võib leida mõningates küllaldaselt massiivsetes õites, näiteks *Victoria regia* õiel 12° üle õhutemperatuuri, või *Arum*'i, *Colocasia* jt. võhaliste õisikutes, kus temperatuur võib tõusta üle õhutemperatuuri 30° ja rohkem.

Osa hingamisel vabanevast energiast võib erituda valguse näol. Hiilgamist võib siiski tähele panna ainult alamate taimede — seente ja bakterite juures. Nende tegevusega ongi seletatav mädanevate kändude, mõnede merekalade, liha jm. hiilgamine. Ent hiilgamine pole alati hingamise järelduseks; ta võib esile tulla organismide poolt väljatöötatavate spetsiaalsete valguliste hiilgekehakeste hapendumisel õhu käes.

Gurvitš'i andmetel eritavad juurte tipud ja teised taime osad, kus toimub energiline rakkude paljunemine, isesuguseid „mitogeneetilisi" kiiri, mis võivad stimuleerida puhkeolekus olevate rakkude jagunemiseprotsessi. Need kiired kuuluvad väga lühilaineliste hulka (ligikaudu 2500 Å) ja nad asetsevad väljaspool nähtavat spektrit ultraviolett-kiirte osas.

§ 68. Hingamisel kulutatavad ained. Hingamise koefitsient.

Hingamisel kulutatavateks põhiaineiks on suhkrud ja eriti glükoos. Ülaltoodud summaarsest hingamise võrrandist

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$$

on näha, et hingamisel vahetuvate gaaside mahud, nimelt neelduva hapniku ja erituva süsihappegaasi mahud, peavad olema võrdsed, mispärast piiratud õhuruumi paigutatud taim ei muuda hingamisel selle õhu mahtu, kuigi ta muudab selle koostist, asendades hapniku süsihappegaasiga. Süsihappegaasi suhet hapnikuga hingamise juures — $CO_2 : O_2$ — nimetatakse hingamiskoefitsiendiks; kõige tüübilisemal juhul see võrdub 1.

Ent sellest üldreeglist on rida erinevusi, ja hingamiskoefitsient on väga sageli ühest väiksem, mõnikord aga ka sellest suurem. Põhjused selleks on väga mitmesugused. Väga sageli tekib hingamisel peale hapendumise lõpp-produktide — CO_2 ja H_2O — ka vähemal määral hapendunud ühendeid, nimelt orgaanilisi happeid, nagu oblikhape $C_2O_4H_2$, viinhape $C_4O_6H_6$ jt., mis sisaldavad hapnikku enam kui süsivesikud. Nende tekkimisel jääb osa hapnikku taimedesse ja hingamiskoefitsient $CO_2 : O_2$ osutub ühest väiksemaks. Teiselt poolt võib hapnikupuudusel — näiteks massiivsete organite hingamisel või pooleldi vee alla ulatuvate idanevate seemnete hingamisel — lisanduda normaalsele hingamisprotsessile veel alkoholilise käärimise protsess, millega kaasas käib, nagu näeme edaspidi, CO_2 eritumine ilma õhuhapniku neeldumiseta. Nendel juhtudel hingamiskoefitsient on ühest suurem.

Hingamiskoefitsient võib ühest tunduvalt kõrvale kalduda ka nendel juhtudel, kus lähteaineks hingamisel on mitte suhkrud, vaid mingisugused teised ained, mis sisaldavad enestes teissuguse hulga hapnikku ja vesinikku kui suhkrud. Kui niisugune aine on vesiniku poolest rikkam, nagu see näiteks esineb rasvade ja valkude kasutamisel, siis kulub osa hapnikku ära mitte süsiniku hapendamiseks, vaid liigse vesiniku hapendamiseks, ja hingamiskoefitsient langeb kuni 0,7—0,8. Nii näiteks steariinhappe hapendumisel kulgeb reaktsioon järgmise valemi järgi:

$$C_{18}H_{36}O_2 + 26O_2 \rightarrow 18CO_2 + 18H_2O$$

ja suhe $CO_2 : O_2$ võrdub $18 : 26 = 0{,}69$. Vastupidi — ainete hapendumisel, mis sisaldavad rohkem hapnikku kui süsivesikud, on hingamiskoefitsient ühest suurem. Nii, kui hingamine toimub oblikhappe arvel järgmise võrrandi kohaselt

$$2C_2O_4H_2 + O_2 \rightarrow 4CO_2 + 2H_2O,$$

siis hingamiskoefitsient võrdub 4. On selge, et mida väiksem on hingamiskoefitsient, seda suurem on hapendumise soojusefekt ja ümberpöördult. Seepärast ongi valgud ja rasvad kõrgema soojuseekvivalendiga ja orgaanilised happed — väga madalaga.

Hingamiskoefitsiendi muutumist sõltuvuses antava toitematerjaliga on kerge tähele panna hallitussente juures, mis peaaegu ei oma isiklikke tagavara-aineid, kuid seejuures on siiski väga suure hingamise intensiivsusega. Kasvatades neid süsivesikutel, on nende hingamisel $CO_2 : O_2$ peaaegu võrdne 1; rasvadel kasvamisel see langeb kuni 0,7 ja hapetel ta tõuseb kuni 2—3. Kui neile anda toiduks aga suhkrute segu mõnede teiste ainetega, siis algul püsib hingamiskoefitsient võrdne ühega, kuni kõik suhkur on ära tarvitatud, ja alles seejärele nad hakkavad hapendama teisi aineid. On huvitav, et isegi õliseemnete hingamisel on võimalik tõsta koefitsienti kuni 1, kui anda idanevatele seemnetele väljaspoolt suhkrut (Polovtsov, 1901). See näitab selgesti, et suhkur osutub tõeliseks hingamismaterjaliks. Ja mõningad autorid, nagu Kostõtšev, oletavad, et suhkur osutub ainukeseks hingamisel otseselt kulutatavaks aineks ja et kõik teised ained, näiteks valgud ja rasvad, muundatakse enne seda suhkruks ja alles seejärele hapendatakse kuni CO_2 ja H_2O.

Muide Kostõtšev peale praegu kirjeldatud hingamise tüübi, mida ta nimetab „suhkruliseks", tunnustab veel ka teist tüüpi hingamist, mida ta nimetab „valguliseks" ja mis tema arvates esineb ainult erandjuhtudel, peamiselt siis, kui rakkudes täiesti puuduvad süsivesikud ja rasvad. Sellel „valgulisel" hingamisel on otseseks hapendatavaks aineks amiinohapped, mida saadakse valkude hüdrolüüsil, kuid hingamise produktidena esinevad peale CO_2 veel ammoniaak ja orgaanilised happed, mis võivad edasi hapenduda kuni CO_2 ja H_2O.

Suhkrute esmajärjekordsele tähtsusele nii toitumisel kui ka hingamisel viitab veel see huvitav fakt, et rasvadel arenevad hallitusseened palju aeglasemalt kui suhkrutel. Selle nähtuse põhjuseks on, et rasvad peavad enne alluma keerulistele muundustele, kuna aga suhkrud lähevad kasutamisele otseselt. Samale viitab ka eespool (§ 60) märgitud rasvade muundumine suhkruteks õliseemnete idanemisel.

§ 69. Hingamise intensiivsuse sõltuvus väliskeskkonna tingimustest.

Olles üheks protoplasma elutegevuse avalduseks, taimede hingamine võib teostuda ainult nendes väliskeskkonna tingimustes, millistes on võimalik elusplasma olemasolu. Kõik need mõjutused, mis surmavad protoplasma, lõpetavad ka normaalse hingamisprotsessi. Mõningate surmamisviiside juures, mis vähemal määral rikuvad elusaine struktuuri, näiteks kloroformi aurudega või teiste mürgiste ainetega või ka tugeva külmutamisega surmamisel, võib ka veel

pärast rakkude surma tähele panna hapendumisprotsesse ning ainete lagundumist, mispuhul eritub CO_2 ja neeldub hapnik. Kuid need protsessid, kuigi nad omavad suurt teoreetilist tähtsust, kuna nende tundmaõppimine võimaldab sügavamat tungimist hingamise kemismi sisenähtustesse (üksikasjalikumalt sellest vt. § 73), pole enam normaalse hingamise nähtused, ning nende olemasolu ei räägi vastu sellele üldisele teesile, et hingamine on katkestamatult ühendatud eluga.

Kõigist välismõjudest, milledele allub hingamine, vaatleme eelkõige temperatuuri mõju. Temperatuur on välistegur, mis avaldab sügavat mõju mitte üksi kõikidele eluprotsessidele, vaid ka puhtkeemilistele protsessidele. Nimelt tuntud van't Hoff'i reegli järgi *temperatuuri tõstmisel iga 10° võrra keemilise reaktsiooni kiirus peaaegu kahekordistub*. Reaktsiooni kiirenemist temperatuuri 10° tõusu korral nimetatakse *temperatuurikoefitsiendiks* ja märgitakse Q_{10}, kuna van't Hoffi reeglit võib väljendada valemiga $Q_{10} = 2$. Kõige sagedamini on temperatuurikoefitsient suurem kui 2.

Tarvis on siiski tähendada, et eluprotsessid alluvad van't Hoffi reeglile ainult võrdlemisi kitsastes temperatuuri piirides — 0° ja 30—35° vahel. Edasisel temperatuuri tõstmisel protsessi kiirus jääb aeglasemaks ja siis toimub selle järsk langus, kusjuures kõverjoone murrang on sageli teravnurkne, ja 40—45° juures protsess jääb täiesti seisma. Niiviisi võib eluprotsesside kõverjoonel leida kolm põhilist või, nagu neid omal ajal Sachs nimetas, kolm kardinaalpunkti: *miinimum*, mille juurest protsess alles algab, *optimum*, mille juures protsess kulgeb kõige kiiremini, ja *maksimum*, millest kõrgemal protsess jääb seisma.

Taimede hingamise temperatuuriline alammäär asetseb allpool — 10°. Hingamise peatumine toimub siin peamiselt taimekudede sügava läbikülmumise tagajärjel. Talvituvatel taimeosadel, näiteks okaspuude okastel ja lehtpuude pungadel, ta asetseb väga madalal ja nendel võib märgata täiesti selget hingamist veel 20—25° külma juures. Temperatuuri tõusuga kasvab hingamise intensiivsus kiiresti ja järgneb kuni 40° van't Hoffi reeglile, kusjuures Q_{10} varieerub 1,9 ja 3,3 vahel. Kõrgemal 40° võib mõnikord tähele panna järsku hüpet ülespoole ja üle 50° väga kiiret langust ning samaaegset taime suremist.

Üksikasjalisemad uurimused (Kuiper, 1910; Fernandez, 1921) näitavad, et optimaalse punkti kui niisuguse määramisel, missuguse temperatuuri juures hingamisprotsess toimub kõige intensiivsemalt, on tarvis teha olulisi parandusi. Nimelt, kui asetada uuri-

tav taim kindlatesse temperatuuri tingimustesse küllalt pikaks ajaks ja määrata seejuures tema hingamise intensiivsust, siis näeme, et temperatuuri juures üle 35° esialgselt õige intensiivne hingamisprotsess hakkab õige ruttu langema ning muutub mõne tunni järele isegi nõrgemaks, kui see on madalamate temperatuuride, näiteks 25—20° või veelgi madalamate kraadide juures. Nimetatud nähtust seletatakse sellega, et kõrgemas kui 35° temperatuuris toimuvad protoplasmas mingisugused haiguslikud muutused, mis väljenduvad õige pea hingamise peatamises. Seepärast tuleb tõeliseks optimaalseks temperatuuriks võtta mitte seda, mille juures ainult alguses võib tähele panna hingamise hoogsust ja seejärel langust, vaid niisugust temperatuuri, mille juures hingamine püsib kõik aeg kõrgel tasemel. Niisugusel optimumi mõistmisel see osutub — vähemalt mis puutub tavaliste kultuurtaimede idanevatesse seemnetesse — 30° ja 40° C vahel olevaks. Meie näeme edaspidi, et ka rea teiste protsesside (kasvamine, fotosüntees) juures osutub see temperatuuri intervall kõige soodsamaks. On huvitav märkida, et see on just temperatuur, mida me leiame inimese ja teiste soojavereliste loomade kehades ja mis osutub mitte üksi optimaalseks, vaid ka täiesti tarvilikuks normaalsete eluprotsesside kulgemisel.

Niisugune optimaalsete temperatuuride ühtelangemine nii erinevate orgaanilise maailma esindajate juures pole muidugi mitte juhuslik, vaid viitab nende protoplasma põhiomaduste sügavale ühtsusele. Taimede teiste füsioloogiliste protsesside tarvis, näiteks fotosünteesi, aga ka kasvamise tarvis, asetsevad optimaalsed punktid siiski veel märgatavalt madalamal.

Väga suure mõjuga hingamise intensiivsusele on protoplasma kolloidide paisumisaste, teiste sõnadega plasma küllastumine veega. Kuivad seemned, mis sisaldavad kõigest 10—12% hügroskoopilist vett, ei avalda mingisuguseid elutegevuse tunnuseid, ja vastavalt sellele — tuntud tähelepanekute järgi, mis pärinevad Kolkwitz'ilt — niisuguse veesisalduse juures eritab 1 kg odrateriseid ööpäeva jooksul kõigest 0,3—0,4 mg CO_2. Vähene vee lisandus aga kuni niiskuse 14—15% on küllaldane selleks, et hingamine tõuseb 3—4-kordselt, kuni 1,3—1,5 mg. Edasi — vastavalt edasisele paisumisele tõuseb ka hingamine õige kiiresti ja 33% juures, mis vastab peaaegu täielikule paisumisele, ta ulatub juba üle 2 g CO_2 ööpäeva kohta, s. o. tõuseb ligikaudu 10 000 korda. Idanemise algusega see suureneb aga veelgi mitmekordselt. Analoogilised andmed on saavutatud ka sammalde ja samblikude kohta, mis teatavasti pärast ärakuivumist võivad langeda anabiootilisesse olekusse ja seejärele niisutamisel uuesti

elustuda. Vastupidine hingamise järk-järguline alanemisprotsess esineb seemnete valmimisel, mis on seoses nende kuivamisega.

Seemnete hingamise järsk tõus nende niiskuse suurenemisel on väga suure tähtsusega seemnete säilitamisel. Ainult täiesti kuiv seeme, mille niiskusesisaldus ei ületa 12—14%, võib säilida ilma riknemata ja ilma idanemisvõime kaotamiseta. Niiskemad seemned kaotavad hingamisel osa oma tagavara-ainetest ja peale selle, olles kuhjatud suurte massidena, nad muutuvad hingamisel tekkivast soojusest palavaks ning võivad minna „tuliseks", s. o. muutuda tumedaks ning kaotada idanemisvõime.

Rakkudes olev hingamismaterjali hulk on samuti suure tähtsusega hingamise intensiivsusele. Niisuguseks materjaliks, nagu me nägime, on peamiselt suhkrud ja teised süsivesikud. Seepärast on hingamise intensiivsus üsna tihedasti seostatud süsivesikute olemasoluga või nende juurdevoolu tingimustega ja on nälgivates elundites ja rakkudes märksa nõrgem. Sellega ongi seletatav juba ammu B o r o d i n'i (1876) poolt tema esimestes töödes kindlaks tehtud lehistunud võrse hingamise intensiivsuse olenevus valgustusest; nende võrsete hoidmisel pimedas — vastavalt süsivesikute äratarvitamisele — langeb nende hingamise intensiivsus järjest; pärast nende asetamist valguse kätte ja süsivesikute tagavarade uuendamist tõuseb hingamise intensiivsus uuesti. Otsest valguse mõju hingamisele pole aga täpsete katsete puhul senini võidud märgata. Siiski väga tugeval valgustamisel võib paista, et ühelt poolt temperatuuri tõus tõstab ka hingamise intensiivsust ja teiselt poolt valguse lagundav mõju protoplasmale surub selle alla.

Siiski ei piisa ainuüksi hingamismaterjali tõhusate hulkade olemasolust selleks, et põhjustada energilist hingamisprotsessi; näiteks suhkrurikastes puhkavates tagavara-ainete mahutites (viljad, sibulad, juurikad) on hingamise intensiivsus harilikult väga madal. B l a c k m a n, kes viimastel aastatel on osutanud väga palju tähelepanu viljade füsioloogiale nende säilimisel, arvab, et siin on tegemist eriliste pidurdavate ainetega, mis ei võimalda hingamisele täiel hool areneda. Üldse ta eristab kaht tüüpi hingamist: esimene — „voolav", mida põhjustavad süsivesikulise iseloomuga tagavarad ja mispuhul need hapendatakse kuni CO_2 ja H_2O, ja teine — „protoplasmaatiline" hingamine, mis tuleb esiplaanile pärast hingamise varuainete lõppemist ning ilmneb plasma konstitutsiooniliste ainete lagundumises. Viimane lubab saavutada selle minimaalse vaba energiahulga, mis on vajalik elu alalhoidmiseks.

Samalaadset vaadet arendas juba varemini Palladin, kes samuti pidas hingamise põhifaktoriks plasmat. Tuginedes sellele, et protoplasma ja tuuma liitsed valgud (plastiin, nukleoproteiidid) alluvad raskesti pepsiini mõjule, ta püüdis seostada mitmesuguste taimeorganite hingamise intensiivsust neis esinevate kõhumahlas mittelahustuvate valkude hulgaga. Niisugusel lihtsustatud kujul esitatud Palladini arvamused osutusid põhjendumatuiks ja ta oli sunnitud loobuma säärasest aktiivsete valkude määramise meetodist, kuid tema põhioletus, et tuleb eristada hapendavat mehhanismi ning hapendatavaid aineid, osutus täiesti õigeks ning on saanud praegusaegsete hingamisteooriate aluseks.

Väga järske muudatusi hingamisprotsessi intensiivsuses kutsuvad esile mitmesuguste mürgiste ainete mõjud taimedele. Vähestes annustes on peaaegu kõikide niisuguste ainete mõju hingamisele stimuleeriv, s. t. et nende mõjul suureneb tunduvalt eritatava CO_2 hulk. Suurte annuste puhul, mis kutsuvad esile taimede mürgistamise, langeb ka hingamine kiiresti. Eriti üksikasjaliselt on uuritud niisuguste mürkainete, nagu eeter, kloroform jt., mõju hingamisele. Samasugust stimuleerivat mõju avaldavad hingamisele ka enesest kahjutud ained, näiteks leelis- ja leelismulla metallide neutraalsed soolad, kui mõjutada nendega küllaldaselt kõrges kontsentratsioonis. Niisuguste tegurite mõju tuleb paigutada ärritajate kategooriasse, ja nende iseloomustavaks jooneks on see, et nende poolt esile kutsutud hingamise intensiivsuse suurenemine on ajutine ning pärast lühikest aega kestnud hoogsat tõusu see langeb tagasi algtasemele.

Ärritajatena võivad mõjuda mitte üksi keemilised ained, vaid ka füüsikalised tegurid. Nii näiteks ajutine järsk temperatuuri muutus kas tõusu või languse suunas — see on ükskõik — kutsub esile ajutise hingamisprotsessi tõusu. Samasuguse mõjuga võib olla järsk valguse ja pimeduse vahetumine. Mehhaanilised taimekudede vigastused, eriti massiivsete organite osadeks-lõikamine, tekitavad järsu ja kauakestva stimuleeriva toime; viimasel juhul omab tähtsust gaasivahetuse tingimuste paranemine õhuga kokkupuute pindade suurenemise tõttu. Ka mitmesugused sügavale tungivad kiired, nagu näiteks röntgeni kiired, raadioaktiivsete ainete kiired, isegi õhu iooniseerimine ja teised elektrilised mõjud, avaldavad samuti stimuleerivat mõju hingamisele.

Peale stimuleeriva tegevuse võib mõningatel juhtudel tähele panna ka välistegurite vastupidist — allasuruvat — mõju hingamisele. Väga huvitav ning praktiliselt tähtis on süsihappegaasi mõju. Suuremal kogunemisel ta mõjub hingamisele järsult takistavalt ning

võib seda viia isegi seismajäämiseni, ühes sellega peatada aga ka hingamisega seostatud taime kasvamise. Niisugust hulgalist süsihappegaasi kuhjumist võib tähele panna mõningates paksukestalistes seemnetes, mis sellepärast isegi leotatult ei avalda mingisuguseid idanemistunnuseid, kuni nende kesti mehhaaniliselt ei vigastata. Sellega ongi seletatav imestustäratav fakt, et paljude umbrohtude ja teiste taimede seemned võivad lebada niiskes mullas ilma idanemata palju aastaid, kaotamata sealjuures oma idanemisvõimet. Nende idu olukorda võib võrrelda kunstunega narkootiliste ainete mõjul, ja süsihappegaasi — kui selle olukorra põhjustajat — võib paigutada narkootiliste ainete hulka.

Viimasel ajal on hakatud süsihappegaasi narkotiseerivat toimet kasutama puuviljade ja köögiviljade konservimiseks. Kui asetada need ained õhukindlatesse nõudesse koos CO_2, siis viimane peatab parasiitseente ja bakterite arenemist, mis muidu kahjustavad vilju, peale selle CO_2 takistab ka viljade vananemise ja lagunemise protsesse. Selle tulemusena on võimalik säilivuse aega viljadel tunduvalt pikendada.

Hapnikusisaldus õhus ei avalda küllaltki laiades piirides mingisugust mõju hingamise intensiivsusele, kuid kui vähendada tema sisaldavust õhus kuni 1—2%, siis hakkab hingamiskoefitsient tõusma ja niisugusel korral koguneb taimekudedesse alkoholi. See toimub seepärast, et hapniku puudusel tekib normaalse hingamise asemel sellest üsna järsult erinev anaeroobne (s. o. hapnikuvaba) hingamine.

§ 70. Anaeroobne hingamine ja alkoholiline käärimine.

Normaalne hingamine on hapendumisprotsess, mis toimub pidevalt õhust neelatava hapniku arvel. Kui paigutada taim hapnikuvabasse keskkonda, peaks hingamine otsekohe lakkama ning koos sellega seisma jääma ka kõik need protsessid, mis on otseselt seostatud hingamisel saavutatava energia kasutamisega, nagu näiteks kasvamine, protoplasma liikumine rakkudes, taimede elundite liigutused jne. Pikemaajalisel hapniku puudumisel aga saabub taimede lõplik häving, kuna elu alalhoidmine vajab pidevalt energia kulutamist, mida saadakse just hingamise kaudu.

Kuid see taimede suremine vaba hapniku puudumisel ei toimu siiski mitte järsku, sest et rakkude elu võib lühema aja vältel säilida anaeroobse hingamise abil. Sel protsessil on niipalju ühist normaalse hingamisega, et tema puhul eritub samuti CO_2 ning toimuvad järelikult hapendusprotsessid; kuid vaba õhuhapniku puudumisel võe-

takse hapendumiseks tarvilik hapnik selle ühenditest, nimelt veest ja sama hapendatava suhkrumolekuli hüdroksüüli osadest. Seepärast toimuvad anaeroobsel hingamisel samaaegselt hapendumisprotsessidega ka taandamisprotsessid.

Anaeroobse hingamise kõige hapendatumaks produktiks on CO_2 ja kõige rohkem taandatud aineks — alkohol, kusjuures tervet seda protsessi on võimalik kujutada järgmise valemiga:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CO_2 + 2C_2H_5OH + 25 \text{ kilokalorit.}$$

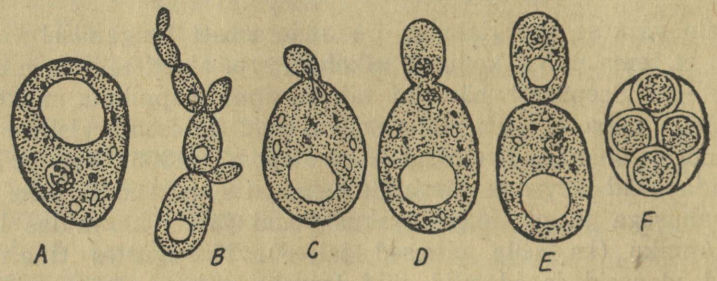
Võrreldes selle vaba energia hulgaga, mis eritub glükoosi molekuli täielikul hapendumisel, nimelt 674 Kal., anaeroobse hingamise energia efekt osutub väga väikeseks, ja pole imestada, et seda energiat ei jätku nende protsesside ülalhoidmiseks, mis tavaliselt kulgevad hapnikulise hingamise arvel.

Peale väikese energiahulga on anaeroobsel hingamisel veel see puudus, et tema puhul koguneb alkoholi, s. o. ainet, mis on mürgiste omadustega. Seepärast hävivad taimed ilma hapnikuta mitte üksi liiga nõrga vaba energia juurdevoolu, vaid ka isemürgistuse tõttu. Selles mõttes on väga õpetlikud N a b o k i c h'i (1905) katsed, kus ta asetas idanevad herne ja päevalille seemned suurde kolbi ühes nõrga suhkrulahusega ja pikaldase evakuatsiooni järele kõrvaldas kolbist kõik hapniku (ka selle viimsed jäljed). Niisugustes tingimustes seemned idanesid ja idandid jäid terveks mitme nädala vältel ja näitasid peale selle isegi väikest juurdekasvu, mis on seletatav seega, et anaeroobse hingamise mürgised saadused uhuti nendest välja suhkruvesilahusesse. Gaasilises hapnikuvabas ruumis samad seemned mitte üksi ei avaldanud mingisuguseid kasvu tunnuseid, vaid nad hävisid palju kiiremini — juba 3—5 päeva jooksul.

Anaeroobse hingamise materjaliks on samuti suhkur nagu normaalselgi hingamisel. Tõsi küll, kasutatakse ka teisi aineid, nagu glütseriini, manniiti, viin- ja kiniinhappeid, peptooni, kuid nähtavasti toimub ka siin nende energeetilise lagundamise eel nende ainete ümbertöötamine suhkruteks või vähemalt nendele lähedasteks aineteks (vt. § 68).

Anaeroobse hingamise protsess, mis esineb kõrgemate taimede juures vaid normaalse hapnikulise hingamise ajutise aseainena, on mõningate mikroorganismide juures põhiliseks vajalise energia saavutamise protsessiks. Niisuguste mikroorganismide hulgast tuleb tõsta esikohale pärmseeni, millede anaeroobne hingamine on tuntud a l k o h o l i l i s e k ä ä r i m i s e nimetuse all.

Alkoholiline käärimine on inimkonnale tuntud juba ammusest ajast ning leiab laialist rakendamist mitte üksi alkoholiliste jookide valmistamisel, kus kasutatakse ära pärmseente poolt välja töötatud alkohol, vaid ka leivaküpsetamisel, kus kasutatakse ära selle protsessi teine külg — CO_2 eritamine, mis kergitab taignat. Kuid käärimisprotsessi loomus jäi kauaks ajaks mõistatuslikuks ja seda kirjutati sageli puht-keemilise suhkru „eneselagundamise" arvele; alles Pasteur'il läks korda (1860) oma klassikalistes uurimustes täie kindlusega selgitada alkoholilise käärimise bioloogilist iseloomu ning tõestada, et käärimine on pärmseente elutegevuse avaldus ja on vajalik nende elu alalhoidmiseks hapnikuvabas keskkonnas. Käärimise tähtsust formuleeris Pasteur lühidalt järgmiste sõnadega: „Käärimine on elu ilma hapnikuta".



Joon. 100. Pärmseened. A — raku ehitus, B — punguvate pärmseente ahel, C, D, E — pungumise järgud, F — eoste tekkimine.

Pärmseened kuuluvad *Saccharomyces*'e sugukonda, mida arvatakse kottseente hulka. Need on ainuraksed organismid, mis paljunevad pungumise teel ja kujundavad mõnikord ebakindlaid ahelikke; erilistes tingimustes nad moodustavad enestes neli eost (joon. 100). On tuntud väga palju pärmseente liike, mis erinevad üksteisest nii morfoloogiliselt — näiteks kuju ja suuruse poolest — kui ka füsioloogiliselt. Kõik nad annavad tüüpilise alkoholilise käärimise, kuid mitmesugused kõrvalproduktid, näiteks puskariõlid, võivad erinevalt mõjutada saadavate jookide maitset. Mõned liigid, nagu näiteks õlle pärmseened — *Saccharomyces cerevisiae*, omavad palju sorte ja rasse, millest igaüks annab saadavale õllele omapärase maitse. Peaaegu igal suuremal õlletehasel on oma isiklik õllepärmseente rass, ning selle alalhoidmiseks puhtal kujul — oma spetsiaalne mikrobioloogiline laboratoorium.

Alkoholilisele käärimisele võivad alluda ainult täiesti kindlad ained, nimelt süsivesikud 3, 6 ja 9 süsiniku-aatomiga (trioosid, heksoosid ja nonoosid). Di- ja polüsahhariidid võivad alluda käärimisele alles pärast hüdrolüüsi. Kuna aga pärmseened omavad väga aktiivset invertiini ja maltaasi, kuid ei oma üldse diastaasi, siis nad pole võimelised tärklist otseselt käärima ja viimane peab olema enne suhkrustatud. See sunnib õlle valmistamisel lähtuma mitte idanematuist odrateristest, mis on vaesed diastaasi poolest, vaid idanenud teristest — linnastest, kus idanemise vältel on kuhjunud diastaasi palju suuremal hulgal; peale selle enne virde keetmist ja pärmi lisandamist tuleb kõik tärklis ka linnastes täielikult suhkrustada diastaasi optimaalseis tegevustingimustes, s. o. umbes 60—70° soojuses.

Ka kaugeltki kõiki heksoose ei suuda pärmseened ära käärida. Nad võivad ümber töötada ainult d-glukoosi, d-fruktoosi, ja d-mannoosi; d-galaktoos käärib palju aeglasemalt, kuna teised monosahhariidid ei allu üldse käärimisele pärmseente toimel. Pärmseened võivad käärima panna täiesti puhtaid suhkrulahuseid, kuid nad vajavad enda arenemisel —, analoogiliselt teiste saprofüütsete organismidega — täielikku mineraalainete valikut, samuti ka lämmastikuallikat, viimaseid kõige paremini peptoonide või amiinohapete kujul; kuid ka ammoniaak osutub pärmseentele täiesti kõlblikuks nende protoplasma valkude sünteesil.

Puht-mineraallahuste kultuurides vajavad pärmseened erilise hormooni lisandamist lahusele, mis soodustab nende paljunemist; seda hormooni nimetatakse bioosiks. Sellest hormoonist on juttu järgmises osas (vt. § 78). Amiinohapete rohkuse korral kääritavas vedelikus need desamineeritakse ning taandatakse osaliselt, mille tulemusena nendest moodustatakse kõrgemate alkoholide homoloogid, mida nimetatakse puskariõlideks, kuna ammoniaak kulutatakse valgumolekuli ehitamiseks.

Desamineerimisprotsessi võib kujutada järgmise summaarse võrrandiga:

$$R.CH.NH_2.COOH + H_2O = R.CH_2.OH + NH_3 + CO_2$$

Tõeliselt ei ole see reaktsioon mitte lihtne vee juurdeliitmine, vaid — nagu alkoholilise käärimise põhiprotsess (vt. § 71) — hapendumise ja taandamise kombinatsioon. Puskariõli peamisteks komponentideks on amüül- ja isoamüülalkohol. Ammooniumisoolade viimisega lahusesse võib suurel määral maha suruda amiinohapete käärimist.

Peale päris-pärmseente võivad alkoholilist käärimist teostada ka mõned seened nutthallituste (*Mucor*) sugukonnast, mis arenevad suhkrulahustes puudulikul hapniku juuresolekul, moodustades sel korral niitja mütseeliumi asemel üksikuid ümaraid rakke, mida kutsutakse nutthallituspärmiks. Nutthallituspärmi käärimine ei erine sisuliselt päris-pärmseente käärimist, kuid ta osutub tundlikumaks alkoholi hulga vastu ja tema käärimine lakkab juba 2—3% alkoholi juures. Päris-pärmseened on aga väga suure vastupanuvõimega etüülalkoholile ning võivad oma tööd jätkata, kuni käärivasse vedelikku on kogunenud kuni 14—16% alkoholi. Niisuguse vastupidavuse tõttu pärmseened kasutavad käärimist mitte üksi kui neile vajalise energia tootmise allikat, vaid kui abinõu konkurentidega võitlemisel: samal ajal kui viinamarjamahl enne käärimist läheb kergesti rikki väga mitmesuguste organismide mõjul, on käärinud viin juba palju püsivam produkt, kuna tekkinud alkohol kõrvaldab enamiku mikroorganismide arenemise võimaluse, välja arvatud äädikhappe-bakterid (vt. § 72), milledele alkohol osutub samasuguseks spetsiifiliseks hingamismaterjaliks, nagu suhkrud enamikule teistele organismidele.

Loodusliku käärimise teel pole võimalik saada kõrgemat alkoholikoondist kui 14—16%, ja kangemate jookide valmistamisel kasutatakse käärinud vedeliku destillatsiooni, kusjuures saadakse alkoholirikkamaid destillaate.

§ 71. Alkoholilise käärimise fermendid ja käärimise kemism.

Alkoholiline käärimine on väga tähtis protsess nii puht-praktilises kui ka teoreetilises mõttes. Nagu nägime, ta võib asendada hingamist; Pasteuri tuntud väljenduse järgi, kes esimesena tõestas anaeroobsete organismide elamisvõimalusi, on käärimine elu ilma hapnikuta. Seejuures aga osutub tema keemiline külg palju lihtsamaks kui normaalse hapnikulise hingamise kemism: käärimisel on tegemist ainult hingamismaterjali killustamisega, kuna hingamisel aga toimub ainete põhjalik lagundamine, mis on seoses nende hapendamisega. Seepärast on alkoholiline käärimine juba ammu tõmmanud endale uurijate tähelepanu, kuid alles kõige viimastel aastatel on jõutud läheneda selle küsimuse lahendamisele.

Kaua aega peeti käärimist pärmseene keharaku üldise ainevahetuse järelduseks ning arvati, et pärmseened algul omastavad suhkrut ja siis — pärast suhkrumolekuli mitmekordset muundumist — eritavad ainevahetuse jäänustena alkoholi ja süsihappegaasi.

Kuid rida uurimusi on näidanud, et käärimine ja pärmseente üldine elutegevus pole kaugeltki üks ja sama. Nii näiteks kui anda pärmseentele puhast suhkrut — ilma lämmastiku ja mineraalaineteta, siis nad käärivad suhkru, kuid ise seejuures ei paljune. Teiselt poolt — hapniku juuresolek peatab mõnevõrra käärimist, kuid avaldab seejuures pärmseente paljunemisele väga suurt soodustavat mõju. Seepärast on alkoholi saamiseks tulusam piirata hapniku juurdepääsu kääritavale vedelikule, kuna sel juhul, kui soovitakse saada rohkesti pärmi ennast (pärmivabrikutes), osutub kasulikuks kääritava vedeliku õhustamine.

Otsustavaks tõendiks selle kohta, et käärimist võib eristada pärmseente teistest elutoimetest, olid B u c h n e r'i katsed, kes pärmseened peene liivaga katki hõõrus ja saadud massist vedeliku hüdraulilise pressi abil 300—400-atmosfäärilise rõhu all välja pigistas; nii sai ta täiesti selge ja läbipaistva vedeliku, milles polnud ainustki elusrakku, ent kui seda vedelikku lisandati suhkrulahusele, hakkas see siiski käärima. Sellest lahusest võidi aktiivne osa välja sadestada atsetooni või alkoholi abil ja seda uuesti lahustada, ilma et selle käärimist esilekutsuv võime seejuures oleks kannatanud. Seepärast tuli see aine arvata fermentide hulka ja ta nimetati s ü m a a s i k s.

Sümaasi avastamine tekitas epohhi käärimise uurimisel, samuti kui üldse ensüümiliste reaktsioonide tundmaõppimisel. Oli esmakordselt saadud kätte ferment, mis võis esile kutsuda mitte üksi lihtsat hüdrolüüsi, vaid palju keerukamat protsessi, mida senini peeti keerulise ainetevahetuse tulemuseks. Edaspidi leiutati veelgi lihtsamad sümaasi saamise viisid, näiteks pärmseente rakkude atsetooniga läbitöötamine või nende ettevaatlik kuivatamine ja pärast seda sümaasi ekstraheerimine veega, mis märgatavalt kergendas fermendi uurimist. Edasised uurimised aga näitasid, et sümaas pole sugugi üksik ferment, vaid mitme fermendi segu, ja et sõltuvuses sellest ka alkoholiline käärimine on väga keeruline reaktsioon ning toimub mitmes faasis.

Kõiki käärimise faase pole senini läinud korda täieliku usutavusega kindlaks teha, kuigi viimaste aastate uurimused, eriti N e u b e r g'i, K o s t õ t š e v'i, E m b d e n'i, M e y e r h o f'i jt. omad, on viinud selle küsimuse lahendamisele üsna lähedale. Nimetatud uurijate andmetel on tähtsamateks käärimisel tekkivateks vaheprodukti-deks glütseriinaldehüüd — $CH_2OH . CHOH . COH$, püroviinamarjahape — $CH_3 . CO . COOH$ ja äädikhappealdehüüd — $CH_3 . COH$.

Tavalistes tingimustes need vaheproduktid käärivas vedelikus ei kogune; kuid viies käärivasse vedelikku mitmesuguseid aineid, on võimalik sel teel käärimise käiku muuta ning kutsuda esile mõne vaheprodukti rikkalikku kuhjumist. Nii, viies lahusesse bisulfiiti, mis seostab äädikhappealdehüüdi, võib juhtida käärimist selles suunas, et tekib rohkel hulgal glütseriini; see on võte, mida kasutatakse tehnikas laiaulatuslikult glütseriini tootmisel mitte rasvadest, vaid süsivesikutest.

Väga huvitavaks faktiks on fosforhappe tegelik osavõtt alkoholilisest käärimisest. On selgunud, et fosfaadid kiirendavad (mõnikord 10—20-kordselt) suhkrute käärimist, eriti sel juhul, kui käärimisest võtavad osa mitte elavad pärmseente rakud, vaid sümaas. Harden'i ja Young'i (1905) uurimused on näidanud, et käärimise esimestel astmetel tekib fruktoosi difosforhappe ester $C_6H_{10}O_4(H_2PO_4)_2$ ehk nn. sümofosfaat, kusjuures see süntees toimub isesuguse fermendi — fosfateesi kaasabil.

Et käärimise algastmetel tekivad suhkru ja fosforhappe ühendid, sellele viitas ka prof. L. A. Ivanov (1905), ent ta arvas, et sel juhul tekib trioosofosforhape. Hardeni ja Youngi poolt avastatud suhkru, fosfaatide ja käärimisproduktide suhtest järgneb, et kogu seda faasi võib väljendada järgmise valemiga:

$$2C_6H_{12}O_6+2H_3PO_4=2C_2H_5OH+2CO_2+C_6H_{10}O_4(H_2PO_4)_2+2H_2O.$$

Selle fosfaatreaktsiooni tähtsus on viimasel ajal tugevasti tõusnud, kuna on selgunud, et ka teiste käärimisviiside juures on sümofosfaadi tekkimine tarvilikuks eelastmeks ja et ka suhkrute lagundumine loomade lihastes kulgeb üle selle vaheaine. Seepärast antakse uuema-aegsetes käärimise teooriates fosforhappe ja heksooside või nende laguproduktide estritele alati väljapaistev koht. Ja kuna enamiku uurijate arvamusel hingamisprotsessi algfaasid (vähemalt nendel juhtudel, kus hingamismaterjaliks on süsivesikud) on alkoholilise käärimise algfaasidega identsed, siis tuleb sümofosfaatide tekkimist pidada üheks kõige tähtsamaks biokeemiliseks protsessiks elusrakkudes.

Kõrvutades isekeskis kõiki viimaste aastate uurimuste tulemusi, võib kujutada alkoholilise käärimisprotsessi kulgemist üle järgmiste reaktsioonide (Lvov'i järgi):

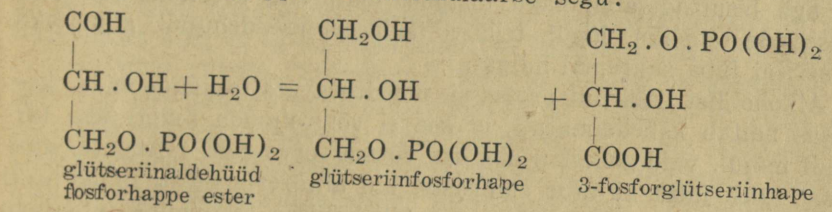
1. Heksoosist ja kahest fosforhappe-molekulist tekib heksoosi difosforhappe ester — heksoosodifosfaat

$$C_6H_{10}O_4(H_2PO_4)_2.$$

2. Heksoosodifosfaadi lagundumine kaheks trioosofosfaadi-molekuliks s. o. glütseriinaldehüüdi fosforhappe estriks:

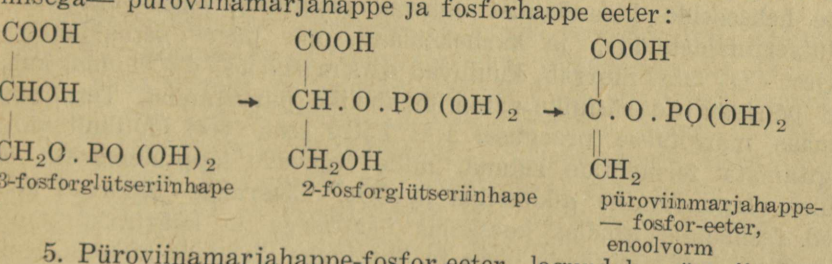
$$C_6H_{10}O_4\ (H_2PO_4)_2 = 2COH\,.\,CHOH\,.\,CH_2\,.\,O\ (H_2PO_3).$$

3. Reageerides omavahel ja liitudes ühe veemolekuliga, glütseriinaldehüüdfosforhappe-molekulid annavad glütseriinfosforhappe ja 3-fosforglütseriinhappe ekvimolekulaarse segu:



Siin toimub ühe aldehüüdi-molekuli taandamine ja samaaegne teise molekuli hapendamine vee arvel: sellist reaktsiooni nimetatakse Cannizzaro reaktsiooniks, mis omab suurt tähtsust orgaaniliste ainete muundumistel elavates organismides.

4. Fosforhape asetub 3-nda glütseriini aatomi küljest glütseriini 2-se aatomi külge ja siis tekib üle enoolvormi — veemolekuli eraldamisega— püroviinamarjahappe ja fosforhappe eeter:



5. Püroviinamarjahappe-fosfor-eeter lagundub püroviinamarjahappeks $COOH\,.\,CO\,.\,CH_3$ ning ortofosforhappeks H_3PO_4.

6. Püroviinamarjahape lagundub ferment karboksülaasi toimel äädikhappealdehüüdiks ja süsihappegaasiks:

$$CH_3\,.\,CO\,.\,COOH \rightarrow CH_3COH + CO_2.$$

7. Tekkinud äädikhappealdehüüd reageerib uute fosforglütseriinaldehüüdi estri molekulidega, mis tekivad heksoosodifosfaadist selle lagundumisel (Cannizzaro hapendumis-taandamisreaktsioon) ning taandumisel muutub etüülalkoholiks, kuna fosforglütseriinaldehüüd hapendub fosforglütseriinhappeks:

$$CH_3COH + COH\,.\,CHOH\,.\,CH_2O\ (H_2PO_3) + H_2O = CH_3CH_2OH + \\ + COOH\,.\,CHOH\,.\,CH_2O\,.\,(H_2PO_3).$$

Fosforglütseriinhape allub edasistele muundumistele, mis on märgitud punktides 4, 5, 6 ja 7, ning käärimisprotsess läheb pidevalt edasi, andes lõpp-produktidena etüülalkoholi ja süsihappegaasi.

Glütseriinfosforhapet tekib vähesel hulgal kohe käärimise alguses ja ta ei võta osa edasistest reaktsioonidest. Ta on nende väheste glütseriinihulkade allikaks, mida alati võib leida käärivas vedelikus. Kui aga bisulfiidi abil, nagu ülalpool mainitud, seostada käärimisprotsesside aheliku lõpul tekkiv äädikhappe-aldehüüd, siis tekib glütseriini juba suuremal hulgal.

Alkoholilist käärimisprotsessi moodustavate reaktsioonide keerulisus näitab kaheldamatult, et see ei või toimuda mingi ühe fermendi mõjul, vaid sellest peaks osa võtma terve rida fermente, mispärast tuleb jätta kujutus sümaasist kui ainufermendist, millel võib olla veel vaid ajalooline tähendus. Alkoholiline käärimine ja sellele keemiliselt väga lähedane — paljude autorite arvates sellega aga päris identne — anaeroobne hingamine on väga keeruline katalüütiline protsess, mis toimub mitte ühe, vaid mitme fermendi mõjul. Osa nendest, näiteks glütserofosfataas, kuulub hüdrolaaside rühma, s. o. fermentide hulka, mis katalüüsivad hüdrolüüsi (ja sellele vastupidist sünteesi); teised, nagu glükolüütiline ferment, mis kutsub esile heksooside lagundamist lühema süsinikahelikuga ühenditeks (glütseriinaldehüüd), ja karboksülaas, mis püroviinamarjahappe küljest CO_2 lahti murrab, kuuluvad desmolaaside rühma, kuna nad põhjustavad süsiniku-aatomite ahelike purustamist. Terminiga sümaas märgitakse praegusel ajal kõike seda veel lõplikult välja selgitamata fermentide rühma, mille tegevuse lõpptulemuseks on suhkru lagundamine alkoholiks ja CO_2. Elusrakus töötavad kõik need fermendid kindlas kooskõlas üksteisega ja käärimisprotsess toimub nii ladusasti, nagu oleks ta üksainuke lihtne reaktsioon. Kuid surmatud rakus või sellest välja pigistatud mahlas puudub ensüümide tegevuse vastastikune kooskõla ning siin jääb seepärast käärimine varsti seisma. Seepärast osutub mitmesuguste sümaasi preparaatide mõjul kääritava suhkru hulk väga väikeseks võrreldes selle hulgaga, mis kääritakse elavate pärmseente tegevusel. Kuidas see elusplasma koordineeriv tegevus toimub, pole praegu veel teada.

Alkoholilise käärimise reaktsiooni väga suurele keerulisusele, kuigi see toimub elusrakkudes üsna ladusasti, viitab veel see fakt, et selle teostamiseks on peale eelpool-nimetatud fermentide vajalik veel isesuguse kofermendi juuresolek. Selle kofermendi avastasid Harden ja Young pärmimahla („sümaasi") rõhu all ultrafiltrimisel läbi želatiinfiltri. Seejuures nad said kaks fraktsiooni: ühe — filtril,

teise — filtraadis, kusjuures kumbki nendest üksikult ei kutsunud esile suhkru käärimist, kuid nende mõlema fraktsiooni ühendamisel toimus käärimine normaalselt. Filtraat ei kaotanud oma tegevusvõimet ka pärast keetmist, mispoolest ta erines teravalt teistest harilikest fermentidest; teda nimetatigi kofermendiks, s. o. kaasfermendiks teistele fermentidele. Viimastel aastatel on läinud korda kofermenti puhastada ning tema keemilist koostist selgitada. On selgunud, et ta koosneb adenosiintrifosforhappest, ortofosforhappest ja magneesiumist ning et ta on väga keerulise ehitusega ühend, mis kuulub nukleotiidide rühma. Kofermendi tegevus käärimise keemilisel toimel pole veel praegu päris selge; Meyerhofi andmetel ta võtab mingil viisil osa vahepealsetest reaktsioonidest, mis pole tagasipööratavad, nagu heksoosodifosfaatide tekkimine, siis Cannizzaro reaktsioonist ja püroviinamarjahappe moodustamisest. Tagasipööratavad reaktsioonid, nagu heksoosodifosfaadi lagundumine kaheks trioosofosfaadi-molekuliks, võivad kulgeda ka ilma kofermendi kaasmõjuta.

§ 72. Happelised käärimised; piimhappeline, võihappeline ja äädikhappeline käärimine ja nende kemism.

Peale alkoholilise käärimise on olemas veel rida teisi käärimisi, milledest tähtsamaks on piimhappeline, võihappeline ja äädikhappeline. Kaks esimest lagundavad suhkrut vastavate hapete moodustamisega, kuna kolmas moodustab hoopis eritüübi, nimelt toimub siin alkoholi hapendamine õhuhapnikuga, mispärast see käärimistüüp seisab lähemal hingamisele kui alkoholilisele käärimisele. Kõik need käärimisnähtused on esmakordselt läbi uuritud P a s t e u r'i poolt, kes tegi kindlaks nende protsesside bioloogilise iseloomu ning eraldas puhtal kujul neid esilekutsuvad mikroorganismid.

Ühiseks kõikidele nendele käärimisviisidele on see, et nad kõik on eksotermilised protsessid, mille juures vabaneb energia, mida neid protsesse esile kutsuvad mikroorganismid kasutavad endi kasvamisel ja paljunemisel, kuid mis samuti kui alkoholiline käärimine annavad hingamisega võrreldes väga vähe energiat, mille tõttu nende puhul toimub massiline käärimisele alluvate ainete lagundamine.

P i i m h a p p e l i n e k ä ä r i m i n e kutsutakse esile eribakterite poolt ja ta on saanud oma nimetuse sellest, et selle käärimise peaproduktiks on piimhape $CH_3 . CHOH . COOH$. Siia kuuluvad bakterid jagatakse mitmesse rühma. Ühed nendest toimetavad puhtpiimalist

käärimist, s. o. suhkru lagundamist kaheks piimhappe-molekuliks järgmise valemi järgi:

$$C_6H_{12}O_6 = 2CH_3 . CHOH . COOH$$

ilma mingisuguste muude produktideta. Need on bakterid, mis põhjustavad normaalset piima hapendumist. Seejuures tekkiv hapu reaktsioon takistab teiste bakterite arenemist ja kutsub esile ka kaseiini kalgendumise, mille tagajärjel hapuks muutunud piim muutub ka paksuks. Edasisel hapnemisel läheb kalgendumine veelgi kaugemale, kaseiin tõmbub hapus piimas kokku ja temast eraldub piimaleem (vadak). Piimhappe kuhjumine peatab ka bakterite eneste paljunemise ja arenemise, mille tõttu ei teki pea kunagi üle 1% piimhapet ja osa piimasuhkrut jääb käärimata; kuid kui tekkivat hapet seostada ning toimetada käärimist kriidi (kaltsiumi) juuresolekul, siis läheb suhkru käärimine lõpuni. Piimhappelise käärimisele alluvad kõik samad heksoosid, mis alkoholiliseltki käärivad, peale selle veel maltoos ja piimasuhkur. Sahharoos aga paljude piimhappelise käärimise bakterite tegevusele ei allu, kuna need ei oma invertiini. Ebapuhas piimhappeline käärimine on palju keerulisem protsess. Siin tekib peale piimhappe veel küllaldasel hulgal äädikhapet ja pisut etüülalkoholi, siis aga veel gaasilisi produkte — CO_2 ja vesinikku. See käärimine toimub paremini õhu juurdepääsemisel, kuna aga puhtpiimhappelise käärimise bakterid hapnikku ei vaja. Ebapuhta piimahappelise käärimise bakterid ainult rikuvad piima, seepärast kasutatakse kõrge kvaliteediga hapupiima valmistamisel keedetud või pastöriseeritud piima ja puhta piimhappelise käärimise I tüübi baktereid. Ebapuhast piimhappelist käärimist kasutatakse mõningate toiteainete valmistamisel, nagu kapsaste hapendamisel, kurkide soolamisel jne., aga ka loomatoitude sileerimisel. Seejuures toimub mõnikord äge gaaside eritumine, kuid kogunev piim- ja äädikhape takistavad mädarikbakterite arenemist ning tõstavad seega produktide säilivust. Õhu juurdepääsu hapendatud produktidele tuleb siiski takistada, kuna hallitusseente arenemiseks on niisugune hapu reaktsiooniga keskkond täiesti vastuvõetav.

V õ i h a p p e l i n e k ä ä r i m i n e erineb piimhappelisest käärimisest eelkõige selle poolest, et seda käärimist põhjustavad bakterid kuuluvad a n a e r o o b s e t e hulka, s. o. nad mitte ainult ei saa läbi ilma õhuhapnikuta, samuti kui pärmseened ja piimhappebakterid, vaid nad ei saa üldse areneda hapniku juuresolekul. Üldse võib kõiki organisme jagada nende suhtumise järgi hapnikusse kolme põhitüüpi: obligatoorsed aeroobid, kes ilma õhuhapnikuta surevad,

nagu peaaegu kõik kõrgemad taimed; fakultatiivsed anaeroobid, kes võivad elada õhu käes kui ka ilma õhuta, ja obligatoorsed anaeroobid, kes vaba õhuhapniku juuresolekul surevad. Võihappelise käärimise bakterid kuuluvad just viimasesse tüüpi.

Võihappelise käärimise bakteriterühma kõige iseloomulikumad esindajad kuuluvad *Clostridium*'i perekonda. Peale tavaliste bakterite, kes põhjustavad piima ja või kibedamaitselisust ja võtavad osa ka juustu valmimisest, kuulub siia veel eelpool vaadeldud *Clostridium Pasteurianum*, kes seostab molekulaarset lämmastiku. *Clostridium*'i perekonna iseärasuseks on omadus anda vastupidavaid eoseid, mis suudavad taluda lühiajalist keetmist. Seepärast võib võihappeline käärimine alata ka läbikeedetud produktides, näiteks puudulikult läbikeedetud piim omandab eriti kergesti kibeda maitse, kuna keetmisel siit aetakse välja õhk ja peale selle kõrvaldatakse piimhappe-bakterite konkurents, kes toores piimas kõikidest teistest mikroorganismidest oma arenemises ette jõuavad.

Võihappelise käärimise lähteaineks on suhkur ja peamisteks käärimisproduktideks — võihape, CO_2 ja vesinik. Teda võib kujutada järgmise valemiga:

$$C_6H_{12}O_6 = CH_3 . CH_2 . CH_2 . COOH + 2CO_2 + 2H_2.$$

Tegelikult see käärimine ei toimu aga kunagi sellise valemi järgi, vaid annab rea lisaprodukte, nimelt piimhapet, äädikhapet, etüülalkoholi ja isegi metaani (CH_4). Väga paljud võihappe-bakterite liigid omavad väga tugevaid fermente, mis võivad hüdrolüüsida kõige vastupidavamaid polüsahhariide, seehulgas ka tselluloosi, mis ei allu teiste mikroobide tegevusele. Hüdrolüüsi produktid kääritakse hiljem nende poolt.

Eriti suure tähtsusega on võihappe-bakterite kaudu toimuv tselluloosi käärimine. Kaugeltki mitte kõik võihappe-bakterid ei suuda lagundada seda ülimal määral vastupidavat ühendit, vaid seda võimet omavad suuremal määral vaid kaks liiki, milliseid Omeljanski'l läks korda eraldada puhtal kujul soisest mullast. Nad mõlemad on üksteisega väga sarnased morfoloogiliselt ning kujutavad enesest kaunis pikki batsille; eosetekkimise ajaks paisub niisuguse batsilli üks ots märgatavalt ning sel korral omandab kogu organism trummikepikese kuju.

Vahe kahe tselluloosi käärimise bakteritüübi vahel pole mitte morfoloogiline, vaid biokeemiline. Nimelt annab üks nendest käärimise taandatud gaasilise produktina vesinikku, teine — aga metaani ehk soogaasi (CH_4).

Tselluloosi käärimise bakterid on looduses väga laialiselt levinud. Muldkond lausa kubiseb nendest ja nende tähtsus kõige vastupidavamate taimeainete lagundajatena on väga suur. Nad töötavad veekogude põhjas ja nende tegevusel põhineb soogaasi eritumine, mis koosneb tavaliselt metaanist ja vesinikust, aga ka fosforvesiniku eritamine, mis põhjustab mõnikord gaasi enesesüttimise (sootulukesed). Energiline tselluloosi käärimine toimub ka sõnniku mädanemisel.

Tselluloosi käärivatest bakteritest, kes lagundavad taimelisi jäänuseid kuni nende lõpp-produktideni — gaasideni ja vedelikkudeni, tuleb eristada baktereid, kes käärivad pektiinaineid. Pektiinained kleebivad omavahel kokku rakkude kestad taimedes, mis sel viisil osutuvad ühendatuks vastupidavaks koeks; kui lahustada pektiinained, mida on võimalik saavutada näiteks kroomhappe või lämmastikhappe ja Berthollet-soola segu abil, siis rakukesed vabanevad üksteisest ja kogu kude laguneb pehmeks pudruks; seda protsessi nimetatakse matseratsiooniks.

Samasugune matseratsioon võib toimuda ka eriliste bakterite tegevuse tagajärjel, kes panevad käärima pektiinaineid, tekitades seejuures võihapet, s. t. kuuluvad samuti võihappe-bakterite hulka. Need bakterid etendavad tähtsat osa linavarte leotamisprotsessis, samuti ka kanepivarte ja teiste taimeliste tekstiilainete matsereerimisel, kusjuures nad kutsuvad esile ühenduse nõrgenemise niinekiudude kimpude ja teiste varre kudede vahel, kergendades seega nende eraldamist kolkimisel ja ropsimisel. Linaleotamisel surutakse linapeod vajutise abil vee alla kas leotusaukudesse või tiikidesse, tekitades sel viisil anaeroobsed tingimused, mis soodustavad matsereerivate bakterite arenemist. Kuid niisugust leotamist ei või toimetada liiga pika aja vältel, sest siis hakkavad niinekiudude kimbud lagunema üksikkiududeks, mispuhul ketrussaaduste vastupidavus tugevasti langeb. Peale selle võib pikaajalisel leotamisel alata ka tselluloosi käärimisprotsess, s. o. niinekiudude eneste lagundumine.

Ä ä d i k h a p p e l i n e k ä ä r i m i n e seisab eraldi teistest käärimistüüpidest. Tema peaerinevus seisab selles, et selle käärimise olemus pole mitte lagundamine, vaid tema kasutamisele kuuluva etüülalkoholi hapendamine, mille tõttu ta võib kulgeda ainult täielikul õhu juurdepääsemisel. Ses mõttes on tal teatav sarnasus hingamisega. Ent vastupidi, erinevalt hingamisest on tema hapendumisproduktideks mitte CO_2 ja H_2O, vaid äädikhape, mis omakorda võib olla edasiseks hapendumismaterjaliks. Seepärast on siin erituva energia hulk märgatavalt väiksem kui täielikul hapendumisel, ja äädik-

happelise käärimise iseloomustavaks jooneks on samuti massiline aine ümbertöötamine nagu teistegi käärimistüüpide juures.

Äädikhappelist käärimist põhjustavad mitmesugused bakterite liigid, aga ka mõningad pärmseened ja hallitusseened. Käärimine kulgeb järgmise võrrandi kohaselt:

$$CH_3CH_2OH + O_2 = CH_3 . COOH + H_2O + 117 \text{ kalorit.}$$

See keemiline protsess on väga lihtne ja võib päris ladusasti kulgeda ka anorgaaniliste katalüsaatorite mõjul, nagu seda on plaatinapuru. Sümaasi eraldamisvõtetega analoogilisel viisil võib toota ka äädikhappe-bakteritest erilist ensüümi, mis on võimeline hapendama alkoholi, kuid selle toime on palju nõrgem kui elusrakkude tegevus. Oma elutegevuse produkti — äädikhappe — vastu on äädikhappe-bakterid palju vähem tundlikud kui teised organismid ja nad võivad kahjutult taluda käärivas vedelikus kuni 6—10% äädikhapet; seepärast äädikhappe-bakterite ilmumine mõnesse vedelikku peatab kõikide teiste mikroorganismide arenemise. Kui käärivast vedelikust alkohol otsa lõpeb, võivad äädikhappe-bakterid hakata hapendama varem kogunenud äädikhapet, hapendades seda kuni CO_2 ja H_2O-ni. Seepärast tuleb tehnilisel äädikhappe tootmisel hoolitseda pidevalt äädikhappe kõrvaldamise eest selle tekkimiskohast. Äädikhappelist käärimist kasutatakse tehnikas lauaäädika tootmisel. Prantsusviisilisel äädika valmistamisel valatakse vein laiadesse madalatesse anumatesse ja infitseeritakse nn. äädikapesaga — äädikhappe-bakteritest koosneva kirmega. See kirme hakkab kiiresti kasvama, katab varsti vedeliku pinna anumas ja vein muutub mõne päeva jooksul äädikaks. Saksaviisilise äädika tootmisel lastakse veinil või lahjendatud piiritusel voolata üle pöökpuu-laastude, mis täidavad kõrge koonusekujulise vaadi, kus käärimisvedelikku õhustatakse veel erilise ventilatsioonitoru kaudu. Pöökpuu-laastud on siin selleks kindlaks aluseks, mille pinnal arenevad äädikhappe-bakterid, mis hapendavad ühtlasi aeglaselt nendest mööda voolavat alkoholilist vedelikku.

Kõik need mitmesugused käärimisliigid, millistele kuni viimase ajani omistati igaühele täiesti erinevat keemilist kulgu, arvab Kostõtšev võivat geneetiliselt seostada üksteisega ja alkoholilise käärimisega, oletades, et need on ainult kõrvalekaldumised ühes või teises suunas põhiskeemist, mille ta esitas. Nimelt tekib kõikidel käärimistel algul püroviinamarjahape ja vesinik. Alkoholilisel käärimisel laguneb püroviinamarjahape karboksülaasi mõjul äädikhappealdehüüdiks ja CO_2. Piimahappe-bakteritel puudub karboksülaas,

mispärast niisugust lagundumist ei toimu, ja aktiivne vesinik käärivast vedelikust liitub püroviinamarjahappe karbonüülrühma külge, taandades seda sellega piimhappeks, nagu näitab võrrand:

$$CH_3 . CO . COOH + 2H = CH_3CHOH . COOH.$$

Ebapuhtal piimhappelisel käärimisel leidub ka karboksülaasi, kuid väga vähesel hulgal, mille tulemusena tekib mitmesuguste käärimisproduktide segu.

Võihappelisel käärimisel, vastupidi, äädikhappe-aldehüüdi taandamisreaktsioon peatatakse aktiivse vesiniku poolt. Toimub kahe äädikhappe-aldehüüdi molekuli tihendamine üle aldooli võihappeks valemi järgi:

$$2CH_3CHO \rightarrow CH_3 . CHOH . CH_2 . CHO \rightarrow CH_3 . CH_2 . CH_2 . COOH.$$

Vesinikul pole siin kuhugi kinnituda ja ta eritub vabal kujul.

Lõppeks — ka äädikhappeline käärimine kulgeb üle äädikhappe-aldehüüdi, kusjuures aga vesinik hapendub õhuhapniku mõjul veeks, kuna äädikhappe-aldehüüd ühes vee liitmisega transmuteerub, moodustades alkoholi ja äädikhapet:

$$2CH_3CHO + H_2O \rightarrow CH_3CH_2OH + CH_3COOH.$$

Niiviisi võimaldab Kostõtševi skeem ühendada kõiki käärimisliike üheks tervikuliseks pildiks.

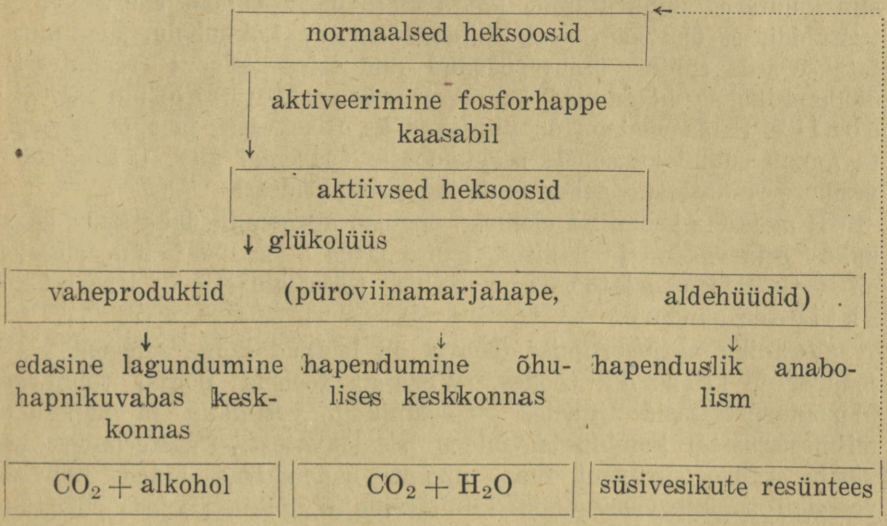
§ 73. Geneetiline seos käärimise ja hingamise vahel. Palladin'i ja Warburg'i hingamisteooriad.

Nagu nägime, ilmneb kõrgemate organismide juures nende asetamisel hapnikuvabasse ruumi anaeroobne hingamine, mis oma olulistes joontes on samasugune alkoholiline nagu pärmseente poolt esilekutsutavgi. Seepärast on teaduses juba ammu tekkinud vaade, et alkoholiline käärimine ja hingamine on geneetiliselt tihedasti teineteisega seostatud ja et esimene on vaid ettevalmistavaks järguks teisele.

Algul arvati, et seos käärimise ja hingamise vahel oleleb sel viisil: algul tekib igal juhul suhkrust alkohol ja CO_2; hapnikuvabas keskonnas asi lõpebki sellega, kuna õhu käes aga saadud alkohol ära põleb, andes CO_2 ja H_2O. See oletus on aga hiljem hüljatud, kuna alkohol hapendub õhu käes hingamisel raskemini kui suhkur; seepärast kujutatakse praegusel ajal asja ette nii, et alguses tekivad sümaasi mõjul — missugune ferment ei puudu rakkudes kunagi — mingisugused alkoholilise käärimise vaheained, millised hiljemini

omavad erinevat saatust; hapnikuvabas keskkonnas tekib nendest — eespool vaadeldud käärimisskeemi kohaselt — alkohol ja CO_2, kuid hapniku juuresolekul nad hapenduvad veel enne alkoholi tekkimist CO_2 ja H_2O.

Vastastikuseid suhteid anaeroobse ja normaalse (hapnikulise) hingamise vahel võib piltlikult kujutada järgmise skeemina (Blackman'i järgi):



Selle skeemi järgi, mille aluseks on olnud suurelt jaolt Palladini ja Kostõtševi ning nende kaaslaste tööd, tuleb vaadelda taimede hingamist kui fermentatiivsete protsesside summat, mida on võimalik eristada kolmeks faasiks: 1) normaalsete mitte-aktiivsete suhkrute aktiveerimine ning nende üleviimine aktiivsesse γ-vormi fosforhappe ning fermendi fosfateesi kaasabil; 2) glükolüüs, s. o. aktiivsete γ-heksooside lagundamine desmolüütsete fermentide kaasabil, kusjuures tekib rida väga väikese püsilikkusega vaheprodukte, nagu püroviinamarjahape, glütseriini-aldehüüd jt., ja 3) nende produktide hapendamine õhuhapniku või hapendumisfermentide kaasabil.

Väga tähtsaks faktiks, mis valgustab vahekorda anaeroobse ja aeroobse (hapnikulise) hingamise vahel, on see, et hapnikulisel hingamisel kulutatakse palju vähem suhkrut kui anaeroobsel. Nii leidis Blackman, et õhu käes hingamisel õunad kulutavad 4—4,5 korda vähem suhkrut kui hingamisel lämmastikatmosfääris. Veel

varem leidis Meyerhof samasuguse vahekorra ka töötavates lihastes. Seda suhkrute ökonoomiat õhulise hingamise korral seletab Meyerhof sellega, et hapendumisenergia arvel toimub vastupidine resünteesiprotsess, kus suur osa laguproduktidest muudetakse uuesti tagasi suhkruks. Arvestades seda, et juba Pasteur oma klassikalistes uurimustes käärimise üle viitas sellele, et hapniku puudumisel peab suhkrute kulutus väga tugevasti suurenema (kuna siin kulutatud suhkruühiku kohta tekib palju vähem energiat), ja vastupidi, et õhu käes peab esinema suhkru kokkuhoid, siis nimetatakse seda suhkru ümberpöördud sünteesireaktsiooni (resünteesi) õhuhapnikulise hingamise korral Pasteur-Meyerhof'i reaktsiooniks. Sama vaatega on ühinenud ka Blackman, ja oma skeemis ta annab ruumi ka sellele reaktsioonile (paremal all) — s. o. süsivesikute resünteesile nende endi laguproduktidest.

Hingamise keemilise olemuse õpetuse arenemine läks kaua aega kahes erinevas — ja näiliselt lepitamatus — suunas: ühe aluseks oli vesiniku aktiveerumine, teise aluseks — hapniku aktiveerumine.

Vesiniku aktiveerumise teooria on leidnud kõige selgemat väljendust Wieland'i töödes. Wielandi teooria põhjal toimuvad hapendusprotsessid liitsetes — süsinikku, vesinikku ja hapnikku mitmesugustes kombinatsioonides sisaldavates — süsteemides sel viisil, et üks süsteemi faas, nimelt hapenduvad ained, muutub vesiniku poolest vaesemaks, kuna teine vesiniku poolest rikastub. Vesinikku äravõtvaid aineid ta nimetab vesiniku aktseptoriteks, ja esimest hapendumisfaasi võib väljendada järgmise võrrandiga:

$$xH_2 + \text{aktseptor} \rightarrow x + \text{aktseptor } H_2.$$

Edasine ja lõplik hapendumine seisab selles, et aktseptoriga ühinenud vesinik astub ühendusse hapnikuga, kusjuures aktseptor vabaneb ning võib uuesti võtta hapenduvast ainest vesiniku ära.

Oma dehüdreerimise (vesiniku äravõtmise) teooria Wieland laiendas hiljem hapendumis-taandamisprotsessidele, mis toimuvad vee kaasabil. Nii näiteks toimub aldehüüdide hapendumine tema arvates nii, et esiteks tekib veemolekuli liitumisel hüdraat

$$CH_3COH + H_2O \rightarrow CH_3CH(OH)_2,$$

kuid siis lähevad kaks vesiniku-aatomit üle aktseptorile:

$$CH_3CH(OH)_2 + \text{akts.} \rightarrow CH_3COOH + \text{akts. } H_2.$$

Aktseptoriks on sageli aldehüüdi teine molekul, mis sel juhul muutub alkoholimolekuliks. Seega on üheks väga tähtsaks hapendu-

mis-taandamisreaktsiooniks Cannizzaro reaktsioon (dismutatsioon), mis kergesti teostub vesilahustes aldehüüdidega ja mis on üheaegne alkoholi ja happe tekkimine. Lihtsustatud kujul seda väljendatakse järgmiselt:

$$\begin{array}{ccc} CH_3COH & H_2 & CH_3CH_2OH \\ + & \| \rightarrow & \\ CH_3COH & O & CH_3COOH \end{array}$$

Cannizzaro reaktsiooni kasutatakse väga sagedasti käärimisprotsesside seletamisel (Neubergi, Kostõtševi, Embden-Meyerhofi jt. skeemid) ja ta osutub üheks tähtsamaks hapendus-taandamisprotsessidest, mis toimuvad elusorganismides.

Wieland'i arvates katalüüsitakse nimelt vesiniku äravõtmise protsessi, mida ta nimetabki aktivatsiooniks. Hapniku eraldamine süsteemist vee näol osutub juba selle aktivatsiooni tulemuseks, kuna aktiveerunud vesinik on võimeline energiliselt taandama ka molekulaarset hapnikku, kusjuures tekib algul vesiniku, ülihapend H_2O_2 ja alles hiljem — vesi. Taimorganismile mürgise vesinikülihapendi kogunemist takistab alati rakkudes leiduv ferment katalaas, mis selle molekuli lagundab ühes vaba hapniku eraldamisega. See hapnik seostatakse hingamisel uuesti aktiveerunud vesinikuga.

Wielandi teooria järgi on põhiliseks katalüsaatoriteks hingamisel dehüdraasid, vesinikku äravõtvad fermendid, millistest kõige tähtsamaks osutub aldehüdraas, mis mõjustab katalüütiliselt aldehüüdide dismutatsiooni ja on suure tähtsusega käärimisprotsessis, ja peroksüdaas, mis soodustab polüfenoolide (Palladin'i hingamispigmendid, vt. allpool), vesiniku aktseptorite hapendumist, mis võtavad osa käärimise vaheproduktide hapendamisest.

Hapnikumolekuli aktiveerimise idee oli esmakordselt väljendatud juba läinud sajandi 60. aastates keemiku Schönbein'i poolt, kes pani tähele, et paljud keemilised ained, mis iseenesest õhu käes ei hapendu, hakkavad aeglaselt hapenduma mõningate isehapenduvate ainete juuresolekul. Seesuguse fakti seletamiseks Schönbein esitaski oletuse, et hapnik ühineb esiteks nende kergesti-hapenduvate ainetega ning läheb ise seejuures üle aktiivsesse vormi.

Lähtudes niisugusest Schönbeini vaatest, mida hiljem pisut ümber töötasid Traube ja hiljem — Engler, A. N. Bach ehitas sellele oma laia levikuga teooria hapendavate fermentide tege-

vusest — ehk oksüdaasidest. Selle teooria aluseks on asetatud peroksüüdide mõiste, s. o. ülihapendite-sarnased ühendid — üldvalemiga



millede hapnik võib vabaneda kas osaliselt või täies ulatuses üksikute aatomitena, milledel on küllastamatu iseloom ja mis seetõttu võivad hapendada ka niisuguseid aineid, mis õhu molekulaarse hapniku mõjul ei hapendu. Bachi järgi on need ained hapniku aktseptoriteks ja neid nimetatakse oksügenaasideks. Kuid need ained enesest suudavad õige vähesel määral katalüütiliselt mõjustada raskesti hapenduvate ainete hapendamist, nad peavad selleks alluma eriliste fermentide — peroksüdaaside mõjule, mis nendelt ära võtavad aatomilise hapniku.

Bachi teooria sai üheks aluseist hingamisteooriale, mille esitas V. I. Palladin, kes arvas, et primaarseteks vesiniku aktseptoriteks on „hingamiskromogeenid", fenooli iseloomuga ained, mis kergesti õhu käes hapenduvad ning moodustavad „hingamispigmente", milledel on hinoiidne struktuur ning mida on kerge taimemahlades avastada nende tumeda värvuse poolest.

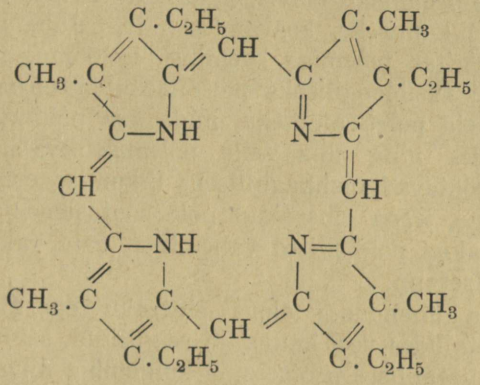
Bach-Palladini teooria äratas suurt huvi, kuid ei suutnud täielikult ära seletada hingamisprotsessi keemilist külge, kuna ta andis rahuldava tõlgenduse ainult polüfenoolide hapendamisele, ja katse seostada seda hapendumist suhkrute hapendusliku lagundamisega oli puht teoreetilise iseloomuga.

Suureks edusammuks hingamisprotsessi tundmaõppimisel on uuemad Warburgi uurimused, kus hingamisprotsessi seletamisel kasutatakse ära ammu-tuntud rauasoolade hapendav mõju; need soolad esinevad igas elusas rakus.

Warburgi arvates seisab hapniku aktivatsioon selles, et komplekssete orgaaniliste ühendite hulka kuuluv raud ühineb õhu hapnikuga ning annab selle edasi substraadile. Seejuures muutub kolmevalentne $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$ (rauaoksüüd) kahevalentseks $Fe^{\cdot\cdot}$ (rauaoksüduuliks), mis pärast seda uuesti ühineb hapnikuga. Warburg näeb raua esmajärgulise tähtsuse põhjust hingamisprotsessil selles, et sinihape ja väävelvesinik osutuvad kõige tugevamateks rakkude mürgiks, kuna nad peatavad hingamist. Tema arvates nimetatud ained „blokeerivad" raua aktiivseid aatomeid, mis muutuvad seetõttu võimetuiks ühinema hapnikuga. Seda blokeerimist võis Warburg tähele panna ka hingamisaparaadi mudelil, mille ta ise valmistas,

süsistades hämiine, ja mis oli võimeline hapendama amiinohappeid, eriliselt tsüstiini. Need mudelkatsed tõidki tema veendumusele raua esmajärgulise tähtsuse kohta hingamisprotsessides.

Edasised Warburgi uurimused näitasid, et raku hingamist põhjustab täiesti kindel rauda-sisaldav süsteem, mida ta nimetas hingamisfermendiks. See ferment on hämiinide rühma kuuluv aine, mis on raua-kompleksühend, pürrooli rühma pigmentainega — porfüriiniga, mis koosneb neljast pürrooltuumast, mis on seostatud omavahel nelja metiinrühmaga (— CH =).



Hämiinid kuuluvad ka teiste rakuainete koostisse, eriliselt vere punase pigmendi — hämoglobiini — põhiainete hulka, kuid hingamishämiin, või Warburgi hämiinferment, erineb nendest oma ehituselt kui ka märksa suurema aktiivsuse poolest hapniku suhtes. Ta moodustab väga väikese osa (vähem kui 0,5%) kõikidest rakus olevatest pürrooli-ühenditest. Kuna ta osutub primaarseks hapniku neelajaks, siis Haldane pani ette nimetada teda oksügenaasiks, s. o. sama nimega, mille Bach andis oma hüpoteetilistele ülihapendeidmoodustavatele ühenditele.

Warburgi poolt väljatöötatud hingamisteooria, mille aluseks on hapniku aktiveerimine hämiinfermendi poolt, seisis algul üsna teravas vastuolus Wielandi teooriale, milles on aluseks võetud vesiniku aktiveerimine. Kuid viimasel ajal on esinenud rida katseid ühendada üheks tervikuks mõlemad teooriad (Oppenheimer jt.), mille aluseks on oletus, et hingamisel toimub nii hapniku kui ka vesiniku aktivatsioon ja et aktiveeritud vesinik reageerib ainult aktiveeritud hapnikuga. Pole võimalust läbi arutada siin kõiki neid teooriaid, mis asetsevad veel pidevas ümbertöötamisjärgus. Piirdume vaid viitega, et viimastel aastatel Warburg ise on lakanud tunnis-

tamast hämiinfermenti ainsaks hingamisfermendiks ja on avastanud pärmseentes ebapüsiva oranžika värvusega aine, mida ta nimetab „teiseks hingamisfermendiks". See kollakas Warburgi ferment ei sisalda rauda ega ole hämiin.

§ 74. Hingamise energeetika. Hapendamis-taandamispotentsiaali mõiste.

Hingamine on vaba energia saavutamise põhiprotsess üksikrakkude ja terve organismi tarvis, mida kulutatakse teisteks eluprotsessideks, nagu liikumiseks, kasvamiseks jne. Juba alates Lavoisier'ga, kes selgitas põlemise keemilist iseloomu, nimetati hingamist väga sageli füsioloogiliseks põlemiseks ja võrreldi hingamisel hapenduvaid aineid põletisainetega, mida ära põletatakse aurumasinate küttekehades ning mis selle põlemisel vabaneva keemilise energia ümber töötavad mehhaaniliseks liikumisenergiaks. See võrdlus pole aga õige, kuna elusrakud pole soojusemasinad, ja soojuse eritamine elusrakus pole mitte vahemine, vaid rakusisese energia muundumise lõppetapp.

Hingamisega ühenduses oleva elusraku energia muundumine pole kõikides detailides veel kaugeltki selgitatud, samuti kui pole lõplikult selgunud keemiliste protsesside kulgemine hingamisel. Suureks sammuks edasi sellel selgitusteel on võrdlemisi hiljuti välja töötatud õpetus hapendamis-taandamispotentsiaalist, mille põhiseisukohtadega meil tuleb alljärgnevalt tutvuda.

Hapendumist määrati väga kaua kui hapniku liitumist hapendatava molekuliga, ja taandamist — kui hapniku äravõtmist. Kuid, nagu me juba nägime, edasine siiakuuluvate reaktsioonide tundmaõppimine sundis õige tunduvalt seda määrangut muutma. Nii näiteks võib tuntud värvainet — metüleensinist — saada kergesti tema kromogeeni (värvusetu leukoühendi) hapendamise teel, kuid see hapendamine pole mitte leukoühendi liitmine hapnikuga, vaid kahe vesiniku-aatomi äravõtmine leukoühendi küljest, millistega kaasamõjuv hapnik ühineb ja moodustab veemolekuli. Ja kuna on selgunud, et niisugused hapendumisviisid vesiniku äravõtmisega on väga laiaulatuselised, siis hakati hapendamise all mõistma ka igasugust vesiniku äravõtmist (kusjuures vesiniku kadumine ühendist võib toimuda ka ilma hapniku kaasmõjuta) ning taandamise all — vesiniku külgeliitmist.

Hapendumise mõiste edasine laiendamine viis selleni, et nii hakati nimetama mitte üksi rauaoksüduuli muutumist rauaoksüüdiks

hapniku liitumisel, vaid ka iga teist oksüduulise ühendi oksüüdiks muutumist, näiteks $FeCl_2$ — $FeCl_3$. Aga kuna selle ülemineku aluseks on raua valentsuse muutumine — ferro-iooni $Fe^{\cdot\cdot}$ üleminek ferri-iooniks $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$, siis hakati hapendumiseks nimetama igat positiivse laengu liitumist mingi iooniga, s. o. elektronide-teooria vaatekohalt ühe või mitme elektroni kaotamist. Taandamine selle terminoloogia järgi on aga ühe või mitme elektroni juurdesaamine.

Niiviisi läks korda seostada hapendumis-taandamisnähte elektronide liitmise ja lahutamisega, ja see on võimaldanud üle minna nende nähtuste energeetika-hulkade määramisele, lähtudes nende nähtustega kaasaskäivate elektriliste laengute muutustest süsteemides, kus need nähtused toimuvad. Kui pista plaatinast elektrood ühe ja sama metalli kahe soolalahuse segusse, mis on erineva hapendumisastmega, näiteks $FeCl_2$ ja $FeCl_3$, siis esimese soola hulgalisel üleolekul, s. o. kahevalentse $Fe^{\cdot\cdot}$ iooni üleolekul kolmevalentse $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$ iooni üle, algab $F^{\cdot\cdot}$ hapendumine $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$-eks, kusjuures vabanevad elektronid, mis annavad plaatinast elektroodile negatiivse potentsiaali. Vastupidi — $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$ üleolekul $Fe^{\cdot\cdot}$ üle laetakse elektrood positiivselt. Need elektroodide laengud peatavad kohe alanud hapendumis- või taandamisprotsessid. Kui kujutleda nüüd, et antud soolalahused on erianumates, mis on eraldatud teineteisest poorse vaheseinaga, ja et plaatinast elektroodid on ühendatud mingisuguse juhtmega, siis tekib viimases galvaani vool ning ühes lahuses algab taandamis- ja teises — hapendumisprotsess; see vool lõpeb siis, kui mõlemas lahuses tekib ühesugune vahekord $Fe^{\cdot\cdot}$ ja $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$ vahel. Niimoodi tekib laengute vahetamise võimaluse tingimustes erinevate laengutega ioonide vastastikune hapendamine ja taandamine, tekib hapendamis-taandamissüsteem, milline võib sooritada kindla hulga tööd, mis vastab lahustesse paigutatud elektroodide potentsiaalide vahele.

Elektriline potentsiaal, mille omab indiferentne (näiteks plaatinast) elektrood selle paigutamisel mingisugusesse hapendav-taandavasse süsteemi, omab iga niisuguse süsteemi puhul täiesti kindla suuruse. Selle nn. taandav-hapendava või reduktsioon-oksüdeeriva potentsiaali (redoksüpotentsiaali) suurus näitab, millises suunas — kas hapendavas või taandavas — läheb reaktsioon nende süsteemide vastastikusel toimel.

Nimelt need ained, millede potentsiaal on kõrgem, hapendavad madalama potentsiaaliga aineid ning taandatakse omakorda viimaste poolt. Kõige suuremat potentsiaali näitab plaatinast elektrood puhtas hapnikus; vesinikuelektroodi potentsiaal on umbes 1,23 volti

madalam. Väga suur enamus hapendav-taandavaist süsteemidest (vesilahustes) omavad vahepealse suurusega potentsiaale ja neid võib asetada seejärgi kindlasse järjekorda, kus iga kõrgemal-seisev lüli kutsub esile madalamal-seisva hapendamise, kusjuures ta ise taandub ning omakorda hapendub kõrgemal asetseva mõjul, ise viimast taandades.

Redoksüpotentsiaalide määramiseks võib kasutada — samuti kui pH määramisel — elektromeetrilisi meetodeid, kuid väga sagedasti kasutatakse selleks mitmesuguseid orgaanilisi värvaineid. Nende kasutamine põhineb sellel, et suur enamik nendest muunduvad taandamisel värvusetuiks leukoühenditeks, mispärast nad kõrgema potentsiaali puhul osutuvad värvilisteks ning madalamate juurde üleminekul muutuvad värvusetuks. Iga värvaine jaoks võib määrata selle potentsiaali, mille juures see just muutub värvituks. On endastmõistetav, et seesuguse potentsiaali väärtus sõltub ka lahuse pH, vesinikioonide kontsentratsioonist.

Väga tähtsaks hapendav-taandavate süsteemide omaduseks on nendes toimuvate reaktsioonide pööratavus, mis võimaldab maksimaalset tekkiva energia kasutamist ilma selle hajutamata soojuse näol, mis oleks enamail juhtudel — eriti taimedes — täiesti kasutu. Seepärast on ka suure tähtsusega pööratavate hapendav-taandavate süsteemide olemasolu just rakkudes. Oleme juba näinud, et enamikus hingamisteooriates oletatakse selliste süsteemide olemasolu. Nii omavad P a l l a d i n'i teoorias suurt tähtsust hingamispigmendid, mis pidevalt hapenduvad ja taanduvad ja mis annavad seejuures hapnikku edasi vahepealsetele käärimisproduktidele ning võtavad nendelt ära vesinikku. W a r b u r g'i teoorias on raual keskne tähtsus tema üleminekutega ferroühenditest ferriühenditeks ja ümberpöördult. Viimasel ajal — ühenduses H o p k i n s'i (1925,1929) uurimustega — omistatakse suurt tähtsust orgaanilistele väävliühenditele, mis sisaldavad sulfhüdriil-rühma SH. Hapendumisel, millele siin vastab vesiniku lahutamine, kaks niisuguse ühendi molekuli ühinevad oma väävli-aatomitega kaksikmolekuliks, kusjuures vabanev vesinik kulub taandamiseks. Kõige suurema tähendusega niisugustest väävlit-sisaldavatest ühenditest omab t s ü s t e i i n —

$$SH . CH_2 . CHNH_2 . COOH,$$

mida skeemiliselt võib märkida valemiga RSH. Tema hapendumist ja taandumist võib kujutada järgmise skeemina:

$$2RSH \rightleftarrows RS . SR + 2H.$$

Saadav ühend omab nimetust tsüstiin ja, nagu me § 55 nägime, ta osutub üheks alatiseks produktiks valkude hüdrolüüsimisel.

Taimelistes ja loomalistes rakkudes on suurema tähtsusega mitte vaba tsüsteiin, vaid selle ühend glutamiinhappega ning glükokolliga, mis moodustab tripeptiidilise ühendi — glutatiooni — järgmise valemiga:

$$COOH.CHNH_2.CH_2.CH_2.CO\text{-}NH.\underset{\displaystyle CH_2.SH.}{\underset{|}{CH}}.CO\text{-}NH.CH_2.COOH$$

Glutatiooni hapendumisele mõjub soodustavalt kaasa leelisene reaktsioon, kuna hapendunud vormi taandamine kulgeb kergemini hapus keskkonnas. Nagu kõik SH rühma sisaldavad ühendid, on glutatioon väga väikese redoksüpotentsiaaliga, s. t. omab väga tugevat taandamisvõimet.

Vastupidise koha omavad rauda-sisaldavad ühendid; nad on väga kõrge potentsiaaliga, s. o. omavad tugevat hapendavat võimet. Vabal kujul pole rakkudes ei ferri- ega ferro-iooni olemas, küll aga leidub elusrakkudes alati orgaanilisi rauda-sisaldavaid ühendeid. Siia kuulub kõige enne Warburg'i hämiinferment. Loomorganismides on hapnikuvahendajana suure tähtsusega rauda-sisaldav hämoglobiin. Keemiliselt on viimasele lähedane Keilin'i (1925) poolt avastatud pigment tsütokroom, mis on väga levinud taimedes, kuid mille tähtsus paljude autorite poolt esitatud andmetel osutub vaieldatavaks. Niiviisi on igas elusrakus olemas tugevalt positiivsed ja tugevalt negatiivsed redoksü-süsteemid, millede vastastikune koostöö põhjustabki hingamisprotsessi kulgemist. Kuid nende süsteemide vahekordade väljaselgitamine kuulub veel tuleviku ülesannete hulka.

Väga oluline on märkida lõppeks veel üht põhilist vahet vaates hingamisele kui keerulistele hapendav-taandavatele süsteemidele ja vanas vaates hingamisele kui mõnesugusele põlemisele. Põlemine on tüüpiline pööratamatu protsess, mille energia eritub tervelt soojusena. Hingamise võrdlemine põlemisega jätab täiesti arusaamatuks, mil viisil see soojuse energia on suunatav teiste eluprotsesside teostamisele, näiteks kasvamisele ja reale tähtsatele sünteesidele. Vaadeldes aga hingamist kui keerulist hapendav-taandavate protsesside kombinatsiooni, võime kergesti mõista, et nendes protsessides vabanev elektrokeemiline energia suunatakse teiste keemiliste protsesside teostamisele, millised protsessid vajavad energia kulu, ja et ainult läbitöötatud kujul võib märgata energia eritumist soojusena, mis pole taimedele aga otsese tähtsusega.

VII osa

TAIMEDE KASVAMINE JA LIIKUMINE

§ 75. Üldmõisted taimede kasvamisest. Seemnete idanemise käik.

Üheks tähtsamaks taimede eluavalduseks on nende kasvamine, s. o. nende mõõtmete pidev suurenemine.

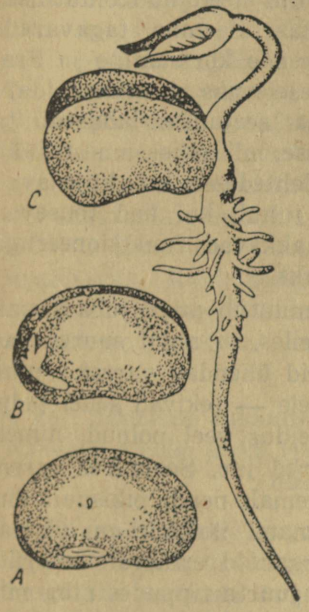
See mõõtmete suurenemine on mitteümberpööratav ning tihedalt seostatud uute rakkude, kudede ja organite tekkimisega taimedes, aga ka rakkude mahu suurenemisega nende kasvamisel. Ümberpööratavat mahu suurenemist, mida võib näiteks märgata seemnete paisumisel vees, ei või seepärast nimetada kasvamiseks. Tavaliselt on kasvamine ühenduses taime üldise massi vastava suurenemisega, kuid esinevad juhud, kus kasvamine on ühenduses aine hulga vähenemisega. Niisugune on seemnete ja teiste tagavara-ainete mahutite idanemine, kus esimestel astmetel, mil lehtede pinnad pole veel küllaldaselt arenenud, võib märgata küllaltki tunduvat orgaanilise aine kadu hingamise tagajärjel.

Üldine idu mõõtmete suurenemine toimub neil juhtudel ainuüksi vee sisseimemise arvel, kusjuures esimesel idanemisastmel märgatav ülekaalukas paisumine asendub varsti vakuoolide veega täitumisega, mis tekivad kasvavates rakkudes. Niisuguste idandite kuivatamisel märgatakse aga mitte kuivaine juurdekasvu, vaid selle kahanemist, mis pikaajalisel seemnete idandamisel pimedas võib ulatuda üle 50% seemnete esialgsest kaalust. Siin pole idandite kasvamine mitte ühenduses orgaanilise ainehulga suurenemisega, vaid ainult selle ümberasetamisega. Nimelt kulutatakse siin osa valmimisajal tagavaraks kogutud orgaanilist ainet ära protoplasma moodustamiseks, samuti kui teiste elusosiste ning isegi uuesti tekkivate rakkude rakukestade ehitamiseks, osa sellest aga kulub eluprotsessideks vajalise vaba energia tootmiseks.

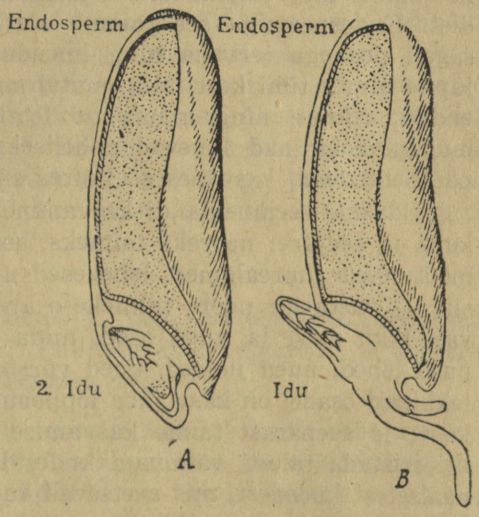
Need kaks vastupidist protsessi — tagavarade kulutamine ja uute kudede loomine — iseloomustavadki idanemist ning üldse ka iga kasvamist ja nad on enamiku seemnete juures teineteisest eraldatud seemne eriosadesse. Füsioloogiliselt vaatepunktilt võib eristada

seemnes kolme peaosa: 1) seemnepinda katvat kesta, mis on seemne kaitseorganiks vigastuste ja ebasoodsate välismõjutuste vastu; 2) embrüonaalset osa, mis koosneb juba valmis-olevatest lehtede ja juure algmetest ning neid ühendavast varreosakesest, ja 3) tagavara-ainete mahutit, mis harilikult suurema osa seemne mahust enda alla võtab.

Varuainete mahutuskohtadeks võivad olla seemne mitmesugused morfoloogilised osad. Väga sageli on selleks idu esimesed lehed, nn. idulehed, mis sinna ladestatud tagavara-ainete mõjul on tugevasti suurenenud ning täidavad peaaegu terve seemne. Embrüonaalsed seemne osad, mida siin nimetatakse idupungakeseks, osutuvad seejuures surutuks idulehtede ja kesta vahele.



Joon. 101. Aedoa seeme: A — väljastpoolt, B — seestpoolt idulehe küljelt; C — suuremaks kasvanud embrüonaalsed osad.



Joon. 102. Nisuterise pikilõigud: A — enne idanemist, B — idanemise alguses.

Niisugust pilti võime leida hernel, aedoal ja üldse enamikul kaheidulehelistest taimedest (joon. 101). Kuid sageli on tagavara-ainete mahutamiseks eriline seemne osa, nn. endosperm, mis embrüoloogiliselt on hoopis teissuguse tekkega kui idu; nimelt tekib ta mitte

sugutatud munarakust, vaid lootekotist — selle hiigelraku järk-järgulisel pooldumisel pärast tema tuuma liitumist tolmutoru teise generatiivse tuumaga. Endosperm on ühtlane parenhümaatiline kude, mis täidab peaaegu tervet seemet, kuna idu osutub seejuures nihutatuks seemne ühele servale; niisugune on näiteks nisuterise ja teiste kõrsviljade teriste ehitus (joon. 102). Peale nende kahe põhitüübi seemnete ehituses esineb ka veel teisi. Nende juures ei tarvitse meil peatuda, kuna see kuulub taimemorfoloogia valdkonda.

Seemne idanemine algab tema paisumisega ja seejärel tema embrüonaalsete osade kasvamisega, millega käib kaasas seemnekesta lõhenemine, mis sel viisil lakkab olemast takistuseks kasvamisele. See embrüonaalsete seemneosade kasvamine toimub tagavara-ainete arvel, millistes toimuvad nüüd fermentide kaasmõjul need hüdrolüütilised protsessid, mida me vaatlesime juba V osas. Seemne tagavarade mahutite tühjenemisele järgneb harilikult nende kortsumine ja ärakuivamine ning hiljem täielik eraldumine iseseisvaks muutunud idandist. Endospermiga see toimub alati nõnda, seejuures lahustub ta sageli peaaegu tervena ning imendub idusse, nii et seemnest jääb järele ainult tühi kest. Mis puutub aga idulehtedesse, mis kujutavad endast esimesi ning muutunud lehti, siis juhul, kui nad tõusevad mullapinnale, nad lähevad roheliseks ja hakkavad funktsioneerima pärislehtedena, kasvades seejuures suuremaks.

Edasine seemneidandi kasvamine, mis muutub nüüd juba seemikuks ja seejärel nooreks taimeks, seisab selles, et algul suurenevad mõõtmetelt juurealgmed, lehekesed ning neid ühendav varreke, ning siis — vastavalt noore taimekese arenemisele — tekivad sellel pidevalt ikka uued ja uued osad, mida seemneidus veel polnud, nimelt uued lehed, uued juured, uued võrsed, varred jne. Seejuures varem tekkinud osadel on kasv juba lõppenud, vähemalt nende pikisuunaline kasv, ja seepärast taime kasvamise hilisematel järkudel on võimalik eristada täiesti valminud kudesid ja organeid erinevalt embrüonaalsetest kudedest, mis asetsevad varte ja juurte tippudes ning mis koosnevad pidevalt poolduvatest ja kasvavatest rakkudest.

Seega oma kasvamise iseloomu poolest erinevad taimed väga oluliselt loomadest, eriti kui pidada silmas peamiselt kõrgemaid — õitsevaid taimi ning kõrgemaid — selgroogseid — loomi. Ilmale sündinud selgroogse looma poeg omab juba kõiki täiskasvanud looma organeid ja tema kasvamine seisab peamiselt kõikide osade mõõtmete proportsionaalses suurenemises, nii pea, keha kui ka jäsemete osas. On loomad saanud täiskasvanuks, jääb neil kasv seisma. Taimedel aga kestab kasvamine kogu nende eluaja: tekivad ikka uued ja uued elun-

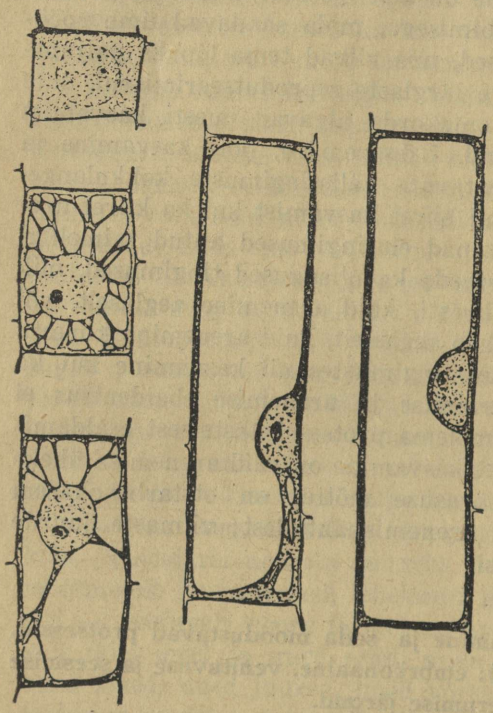
did või vähemalt vanad organid kasvavad ühest otsast (morfoloogiliselt ladvast) edasi. Selle tulemusena võib alati leida nii saja-aastases kui ka tuhandeaastases puutaimes noori osi, millede vanus ulatub mõnele kuule või päevale, kuna aga vana loomorganismi kõik osad osutuvad peaaegu võrdsel määral vananenuks.

Taime kui terviku kasvamine on alati seostatud kindlate arenemisetappide ehk staadiumide läbimisega, mida saadavad ümberpööratamatud kvalitatiivsed muutused, mis viivad tema lõpuks paljunemisprotsessini, s. o. enesesarnaste järglaste reprodutseerimiseni, uute seemnete moodustamiseni, mis omakorda algavad uuesti kasvamist ja arenemist. Nagu märgib akad. L õ s s e n k o, pole kasvamine ja arenemine identsed nähted. Teatavate välistingimuste kokkulangemisel meie võime panna tähele nii kiiret kasvamist kui ka kiiret arenemist — need on kõige soodsamad elutingimused antud taimeliigi või -sordi jaoks. Kuid võivad esineda ka niisugused tingimused, milliste juures kasvamine läheb kiiresti, kuid arenemine aeglaselt, või ümberpöördult — kasvamine läheb aeglaselt, kuid arenemine kiiresti. Lõppeks — võivad eriti halbades tingimustes nii kasvamine kui ka arenemine olla takistatud. Kasvamise ja arenemise ebaidentsus ei või siiski olla põhjuseks nende mõlema protsessi üksteisest eraldamiseks, ja Lõssenko väidab õieti, et kasvamine on vaid arenemise üheks avalduseks. Kuid esituse käepärasuse mõttes on otstarbekohasem vaadelda kasvamisnähte eraldi arenemisnähtudest; viimaste juurde me tuleme järgnevas osas tagasi.

§ 76. Üksikute rakkude kasvamine ja seda moodustavad protsessid. Kasvamise kolm järku (perioodi): embrüonaalne, venituvuse ja seesmise diferentseerumise järgud.

Kuna üksikute organite ja tervete taimede kasvamine koosneb lõppude-lõpuks üksikute rakkude paljunemisest ja kasvamisest, siis kasvamise seaduste tundmaõppimiseks on tarvis jälgida neid muutusi, mis seejuures rakkudes toimuvad, eriti kasvukuhiku ja üldse embrüonaalsete kudede rakkudes. Need rakud on võrdlemisi pisikesed, omavad väga õhukesi rakuseinu, on tulvil protoplasmat ning suure tuumaga raku keskel (joon. 103, vasemal ülemine rakk). Embrüonaalse koe kasvamine toimub järgmisel teel: plasma hulk üksikutes rakkudes suureneb pidevalt, kusjuures suurenevad ka nende mõõtmed, siis toimub rakutuuma ja plasma pooldumine ja uuesti tekkinud rakud eraldatakse üksteisest uue rakuseinaga; sellele järgneb uus elusaine moodustamine ning kogumine, uus rakkude pooldu-

mine jne. Selles embrüonaalses staadiumis on põhiprotsessiks järelikult rakkude arvu suurenemine ja üldise elusaine massi kuhjumine. Kuid rakkude mõõtmed jäävad enam-vähem ühetaolisteks, kuna tütarrakkude jõudmisel emarakkude suuruseni nad hakkavad ise uuesti poolduma.



Joon. 103. Juure raku järk-järguline kasvamine.

Embrüonaalsetes pidevalt kasvavates organites, näiteks juurtes või noortes vartes, vaatamata seal pidevalt toimuvale rakkude pooldumisele embrüonaalses koes, jääb rakkude üldarv siiski muutmatuks. See toimub seetõttu, et kasvukoonuse alumises osas embrüonaalsed rakud lähevad üle kasvamise teise staadiumi, mida nimetatakse venituvusjärguks. Seda järku iseloomustab see, et siin tekivad rakkude protoplasmas vakuoolid, mis täituvad vesilahusega — rakumahlaga (joon. 103, keskmine ja alumine rakk vasemal). Need vakuoolid suurenevad kiiresti, neid eraldavad plasmajuhtmed katkevad ja lõppudelõpuks jääb protoplasmast järele ainult õhuke kotike, mis katab rakukestade sisepinda, kuna terve keskne rakuosa osutub üheks suureks vakuooliks. Seejuures suureneb muidugi ka terve raku maht, ja raku kest venitub vastavalt välja ning kasvab tugevasti. Kuid protoplasma hulk jääb seejuures nähtavasti muutumatuks.

Rakumahu suurenemist venituvusstaadiumis kutsuvad esile järelikult hoopis teised põhjused kui embrüonaalses järgus. Seal oli tegemist rakuplasma hulga suurenemisega, siin — rakumahla hulga suurenemisega, s. o. peamiselt veehulga tõusmisega. Tekib küsimus — mis sunnib siin vett tungima rakkudesse ja suurendama nende mahtu?

Väga kaua arvati nägevat venituvusstaadiumi mehhanismi (mida sageli samastati rakkude üldise kasvamise mehhanismiga) selles, et rakus tekivad osmootselt aktiivsed ained kas suhkrutena või orgaaniliste hapetena, need ained imevad energiliselt vett eneste juurde, turgorirõhk rakkudes tõuseb, õhuke ja järeleandlik rakukest venitub osmootse rõhu mõjul välja nagu kummipall õhu sissepumpamisel — ning rakumaht suureneb. Kuid selle rakumahu suurenemise tagajärjel osmootselt aktiivsete ainete koondis rakus langeb, seetõttu alaneb ka turgor ja venituvusjärk lõpeb.

See skeem on meeldiv oma lihtsuse poolest ja ta samastab elusrakkude kasvamist nn. kunstlikkude rakkude kasvamisega, milliseid „rakke" valmistati sadekiledest ning millistel kaua aega oli suur edu. Kuid juba üsna värsti pärast niisuguse vaate tekkimist hakkasid korjuma faktid, mis sellele vastu rääkisid. Nimelt oli juba ammu selgunud, et rakkude kasvades ja suurenedes osmootne rõhk nendes ei lange, vaid püsib ühtlaselt endisena, ja U r s p r u n g'i (1924) uurimused näitasid, et venituvusjärgus on rakkudes turgorirõhk mitte suurenenud, vaid — vastupidi — vähenenud ja et sellele vaatamata need rakud omavad tugevat imemisjõudu. Muutumatu osmootse rõhu puhul võib imemisjõud tõusta — nagu see selgus nende mõistete selgitusest § 6 — ainult rakukesta rõhu vähenemise arvel, ja see kesta surve vähenemine rakumahu suurenemise korral on mõeldav kas rakukesta enese õige kiire kasvamise või tema väljavenituvuse toimel.

Ursprungi uurimused võimaldavad ehitada järgmist skeemi raku kasvamise kohta selle venituvusjärgus: embrüonaalsele järgule iseloomulik protoplasma hulga suurenemine asendub siin energilise tselluloosi ja teiste kestainete väljatöötamisega; need ainete osad kiilutakse olemasolevate rakukesta osakeste vahele, rakukest hakkab kiiresti kasvama, tema surve raku sisemusele väheneb ja kõige selle tagajärjel tekib rakus tugev imemisjõud, mis sunnib vett tulema rakku. See imemisjõud on nii tugev, et noored kasvavad taimeosad võivad imeda enestesse vett — kui seda juhtkudede kaudu peaks tulema liiga vähe — vanematest ning täiskasvanud rakkudest, ja sellega ongi seletatav see ammutuntud fakt, et noored kartulite idud, mõjuva aine — kasvuhormooni — mõjul, missugust hormooni samuti kui teiste juurviljade idandid, imevad veest tühjaks toiteainete mahutid, millistel nad arenevad, kuigi nende rakkude osmootse väärtuse absoluutne suurus pole eriti kõrge.

See tugevdatud rakukesta kasvamine toimub spetsiifiliselt

nimetatakse auksiiniks. Selle hormooniga ja tema tegevuse iseloomuga me tutvume üksikasjalisemalt § 78.

Venituvusstaadiumile järgneb kolmas ning viimane kasvamisjärk — sisemise diferentseerumise staadium. Siin rakukesta pinnaline venitumine asendub selle paksemaks kasvamisega, rakumaht enam ei suurene ning rakk omandab lõpliku kuju ja suuruse. Seejuures senini ühesugune kasvamisvõõtme kude annab alguse täiskasvanud organi mitmesugustele kudedele, temas eristuvad juhtkoed ja mehhaanilised elemendid jne. Sisemised faktorid, mis juhivad seda diferentseerumist, mille puhul tekivad rakukestade mitmesugused paksendused, rakkude sisaldiste ärakadumine jne., on senini veel täiesti selgitamata.

§ 77. Kasvu mõõtmise viisid. Kasvamise üldised seadused ja katsed neid matemaatiliselt väljendada.

Kasvamisnähtude täpne uurimine nõuab eelkõige nende täpset mõõtmist. Kasvu mõõtmiseks võib kasutada mitmesuguseid võtteid.

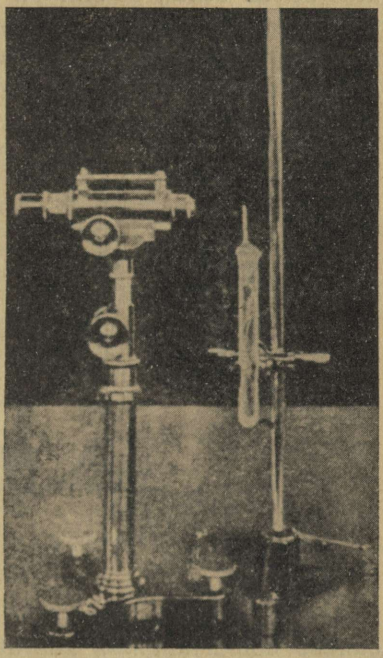
1. Kõige lihtsam mõõtmisviis seisab selles, et kasvavate elundite või tervete taimede pikkust mõõdetakse kindlate ajavahemikkude järele mõõtlindi või -puu abil. Kuna taimede kasvamine toimub üldiselt väga aeglaselt, siis saab seda võrdlemisi jämedat võtet kasutada mitte sagedamini kui kord ööpäeva kohta.

2. Kui on tarvilik jälgida taimede juurdekasvu lühemate ajavahemikkude jooksul, on sobiv kasutada selleks horisontaalset mikroskoopi, mis tuleb tsentreerida kasvava organi tipu kohale, näiteks kõrreliste idanditel koleoptiili tipu või juurtel juuretipu kohale, ja okulaarmikromeetri abil mõõta kasvutipu liikumist (joon. 104). Teades mikroskoobi suurenduste määra, on võimalik arvutada välja juurdekasvu absoluutsetes mõõtudes.

3. Väga otstarbekohane on ka kasutada kasvu mõõtmiste puhul isekirjutavaid riistu, nn. auksanograafe, kus plokkide ja rataste süsteemide abil kasvava taimeorgani liikumine märgitakse suurendatud kujul aeglaselt pöörleva silindri tahmaga kaetud pinnale (joon. 105). Tavalised auksanograafid suurendavad kasvu kuni 20—40-kordselt, ja nende abil on võimalik arvestada kasvu muutuvusi mitte väiksema kui pooletunnilise või tunnilise aja vältel. Viimasel ajal on aga india teadlasel B o s e'l läinud korda konstrueerida riist optiliste kangide põhimõtteil, mille abil on võimalik saada 1000- ja isegi 10 000-kord-

seid suurendusi. Nende seadmete abil on võimalik jälgida kasvamise kiirust mitte üksi minutite, vaid sekundite vältel.

4. Väga tihti on tarvis jälgida mitte terve taime, vaid selle mõne osa kasvamist. Selleks kasutatakse juba S a c h s'i poolt väljatöötatud kasvavatele elunditele peene pintsliga tušimärkide tõmbamist, millede vahekaugused üksteisest on täpselt ühesuurused; mõõtes hiljem nende joonte vahekauguse muutumist ühe või teise meetodi abil teatavate vaheaegade järele, võib saada täpse ettekujutuse sellest, kuidas on katseaja vältel vastava taimeosa mõõtmed muutunud (joon. 106 ja 107), ning arvutada tarbekorral välja kasvava tsooni ulatust, kuna ainult kasvutsoonis vahekaugused joonte vahel suurenevad.

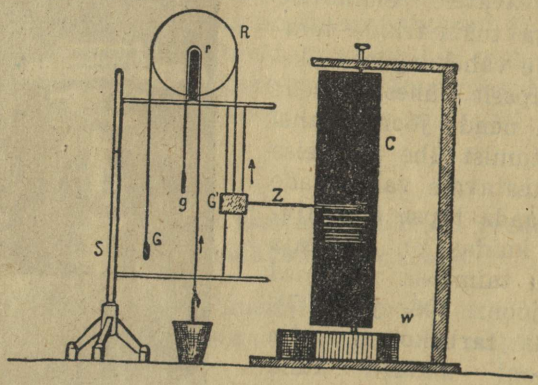


Joon. 104. Horisontaalne mikroskoop kasvu mõõtmiseks.

Selle menetlusega toimetatud uurimused on näidanud, et mitmesuguste taime organite kasvamise iseloom on väga erinev. Nimelt kasvavad varred ja juured ladvast, kuna aga lehel kasvamine toimub aluseosas. Seejuures omavad lehed piiratud kasvamisvõimet, s. o. nad saavutavad kiiresti oma lõppmõõtmed ning lakkavad kasvamast, kuna aga varte ja juurte kasvamine pikkuses jätkub nende terve eluea vältel, mis puutaimedel võib ulatuda sadadesse ja isegi tuhandetesse aastatesse, mispärast need kasvavadki nii hiigelsuureks. Oluliseks vaheks juurte ja varte vahel on see, et juurte kasvutsoon on õige kitsas (mitte üle 1 cm) ja asetseb kohe juuretipu lähedal, milie tõttu juur suudab kergesti ületada mullaosakeste takistust, kuna aga varrel on kasvutsoon palju laiem ning ulatub harilikult 10 cm või rohkemgi.

5. Viimastel aastatel on kasvamise tundmaõppimisel hakatud ikka sagedamini ja sagedamini kasutama fotograafilisi meetodeid, nimelt toimetatakse siin teatavate ajavahemikkude järel kasvavate taimeosade fotografeerimist ja kõik vajalised mõõtmised tehakse saa-

dud fotodel. Neid fotosid saab kasutada ka kinemotograafiliseks kasvunähtude selgitamiseks ekraanil. Fotograafilise menetluse paremus seisab selles, et siin on võimalik sooritada ükskõik missuguse täpsusega mõõtmisi ilma taime või kasvavat organit puudutamata ning kasvamiskäiku segamata. Puuduseks siin on aga see, et fotografeerimiseks on tarvis valgust, kuid valgus — nagu me allpool



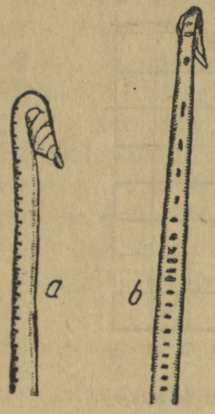
Joon. 105. Wiesner'i auksanograaf.

näeme — avaldab suurt mõju kasvule, ja paljude küsimuste lahendamise hõlbustamiseks kasvatatakse taimi selleks pimedas (etioolitud taimed). Seepärast juhtudel, kui on tarvis fotografeerida pimedas-kasvatatavaid taimi, tehakse vastavad ülesvõtted punase valguse abil, mis on väiksema mõjuga kasvule.

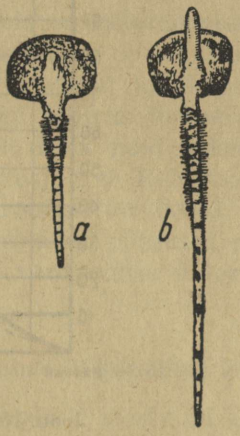
Tuginedes taimede nii üksikute osade kui ka tervete organite juurdekasvu mõõtmistele, Sachs püstitas „suure kasvuperioodi" seaduse. Selle seaduse kohaselt iga organ või iga kasvava organi teatud osa kasvab algul märgitud kriipsude vahel aeglaselt, siis tema kasv kiireneb tunduvalt, saavutab kasvukiiruse maksimumi ja aeglustub pärast seda järk-järguliselt. Siin on näiteks arvud, mis näitavad põldoa juure pisikese osakese juurdekasu ööpäeva vältel, missuguse osa pikkus oli katse alguses 1 mm:

Päevad	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Juurdekasv mm	—	1,8	3,7	17,5	16,5	17,0	14,5	8,0	0
Üldpikkus mm	1	2,8	6,5	24,0	40,5	57,5	72,0	80,0	80,0

Alumises reas on toodud andmed mitte ööpäevase juurdekasvu, vaid mõõdetava osa absoluutse pikkuse kohta mõõtmise momendil. Kui kujutada nende mõõtmiste tulemusi graafiliselt, siis saame järgmise iseloomuga kõverad: juurdekasvu kõver on peaaegu sümmeetrilise kujuga üsna laiaksvenitatud maksimumiga (joon. 108, punktiirjoon), kuid üldise pikkuse muutumise kõver on S-kujuline, tõuseb algul aeglaselt, siis ikka kiiremini ja kiiremini ning muutub lõpuks peaaegu rõhtsuunaliseks (joon. 108).



Joon. 106. Põldoa etioolitud kasvud: a — varre latv alles märgitud; b — sama varre latv 24 tundi hiljem.



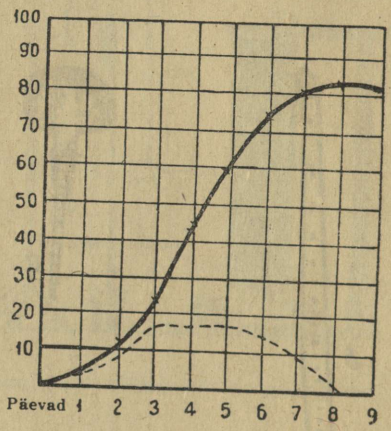
Joon. 107. Maisi idandid: a — idujuur pealetehtud märkidega; b — sama idand 24 tundi hiljem.

Selles kasvukõverjoones võib eristada kaht osa: algusest kuni maksimumini (või kuni kõige kiirema tõusuni) ning maksimumist kuni kasvamise seismajäämiseni. Esimest osa võib nimetada primaarseks kõveraks, kuna me siin võime näha kasvamist selle kõige puhtamal kujul; teist osa võib vaadelda kui mingisuguse takistuse väljendust, mis avaldub algul nõrgasti, siis aga ikka tugevamini ja tugevamini, kuni kasvamine lõpuks täiesti soikub. Primaarse kasvukõvera tarvis kohaldab Blackman liitprotsentide valemi, kuna kasvamisel on tegemist rakkude arvu suurenemisega geomeetrilises progressioonis, kusjuures ühest rakust tekib 2, kahest 4, siis 8, 16, 32, 64 jne. Kui märkida A-ga mõõdetava osa lõpp-pikkust, a — algpikkust, t — aega, r — kasvamise kiiruse protsenti, siis saame niisuguse valemi:

$A = ae^{rt}$, kus e on naturaalsete logaritmide alus. Logaritmides seda valemit ning viies naturaalsed logaritmid kümnendlogaritmideks, saame:

$$\log \frac{A}{a} . 2{,}3026 = rt,$$

kust pole raske, teades alg- ja lõppsuurust ning päevade arvu, arvutada juurdekasvu-protsenti päeva kohta.



Joon. 108. Oataime juurte kasvamise kõverjoon.

Blackmani valem on rakendatav ainult primaarse kõveraosa kohta ja omab piiratud kasutamisvõimalust, kuna on väga raske täpselt määrata kindlaks punkti, mil algab takistus.

Kuna kasvamise aluseks on assimilaatide ja tagavara-ainete keemiline muundumisprotsess elusprotoplasmaks ja kuna uus plasma vastavalt oma tekkimisele samuti hakkab osa võtma kasvamisprotsessist, siis tegi Robertson katset rakendada kasvamise väljendamisel monomolekulaarse autokatalüütilise reaktsiooni valemit, mis peaks haarama tervet protsessi selle algusest kuni lõpuni, aga mitte üksi selle esimest järku. Kui pidada silmas, et reaktsioon järk-järguliselt aeglustub vastavalt produktide kuhjumisele, siis seda on võimalik väljendada järgmise valemiga:

$$\frac{dx}{dt} = K . (A - x),$$

kus K — on mingisugune empiiriline konstant, x — suurus, mis saavutatakse t päevade jooksul (või teiste ajaühikute vältel), kasva-

mise algusest arvates, ja A — kasvava organi lõplik suurus. Integreerimise ja mõningate teiste ümberkorralduste teel Robertson tuletas sellest valemist rohkem sobivama arvutuste tarvis:

$$\log \frac{A - x}{x} = K(t - t_1),$$

kus t_1 — tähendab aega, mis on tarvilik selleks, et kasvav organ saavutaks poole oma lõppsuurusest. Paljude arvutuste puhul osutub sobivamaks võtta absoluutsete suuruste asemel relatiivsed, võttes lõppsuuruse $A = 100$.

Peale Blackmani ja Robertsoni valemeid on esitatud veel teisigi, kuid kõik need valemid ei väljenda kasvamiskäiku täiesti täpselt, sest et peale sisemiste tingimuste juurdekasv teataval ajaühikul sõltub suurel määral veel välistingimustest, nagu näiteks temperatuurist, valgustusest, toiteainete juurdevoolust jne. Kõik need valemid väljendavad kasvamisprotsessi ligikaudselt, kusjuures Robertsoni valemil on see paremus, et ta haarab kogu protsessi tervikuna.

Kasvamisprotsessi tagasisuruvad ja peatavad põhjused pole veel päris selged. Siin me kohtame organismi vananemise üldprobleemi, mis senini on veel kaugel oma lahendusest.

§ 78. Kasvuhormoon — auksiin, tema toime ja keemiline koostis.

Kasvutsooni rakkude kasvamine on tihedasti seostatud kõrgemal asetseva vöötme rakkude tegevusega. Kui maha lõigata kasvava varre latv, siis alamal asetseva vöötme pikemaks-kasvamine jääb kohe aeglasemaks, ja ta muutub uuesti kiiremaks ainult sel juhul, kui lõikekohal algavad regenereerumisprotsessid. Eriti selgesti võib niisugust kasvu aeglustumist tähele panna õisikuvarte juures, kui sealt kõrvaldatakse õiepungad, või ka mullast ülesse kerkivatel kõrreliste koleoptiilidel.

Koleoptiil on kõrreliste idandite esimene, täiesti värvuseta tühja silindri kujuline leht, mis oma tipul muutub täidetud koonuseks. Kujult ta meenutab sõrmkinda sõrme ja tema ülesandeks on seemne idanemisel mullast läbi tungida ning seemet katvast mullakihist esimene roheline leht oma õõnsuses mullapinnale tõsta. Koleoptiil kasvab algul kiiresti, kusjuures tema kasvutsoon asetseb alumises osas; algul ta kasvukiirus on tema õõnes peituva rohelise lehe kasvukiirusest palju suurem, kuid siis jääb koleoptiili kasvamine aeglasemaks, esimene roheline leht jõuab temale kasvamises järele, jõuab temast ette ning, surudes selle tipukoonuse lõhki, tuleb sealt välja, mille järel koleoptiili kasvamine täiesti lakkab.

Juba 35 aastat tagasi tegi Boysen-Jensen (1910) väga tähtsa tähelepaneku, et „dekapteeritud" koleoptiili aeglustunud kasvamist võib uuesti kiirendada, kui tema lõikepinnale tagasi asetada mahalõigatud tipuosa ning see sinna kinni kleepida veetilga või želatiini abil.

Kui aga asetada mahalõigatud tipu alla seejuures õhuke vilgukivikilluke või tükike stanniolpaberit, siis koleoptiili kasvu kiirenemist ei toimu. Ta tegi sellest järelduse, et koleoptiili tipp eritab mingisugust ainet, mis selle alumise osa kasvamist kiirustab, ja et see aine võib difundeeruda läbi vee- või želatiinikihi.

Eriti selgesti võib seda stimuleerivat tegevust märgata, kui mahalõigatud tipp asetada tagasi lõikepinna ühele küljele. Sel juhul see koleoptiili külg saab rohkem „kasvuainet" kui teine, hakkab kiiremini kasvama ning selle tulemusena koleoptiil pöördub vastassuunas kõveraks (joon. 109). Niisugust kõverdumist on muidugi kergem tähele panna kui ühtlast sirgjoonelist edasikasvamist. Koleoptiili algosast välja lõigatud ja ühekülgselt lõikepinnale asetatud tükikene ei kutsu esile koleoptiili kõverdumist.

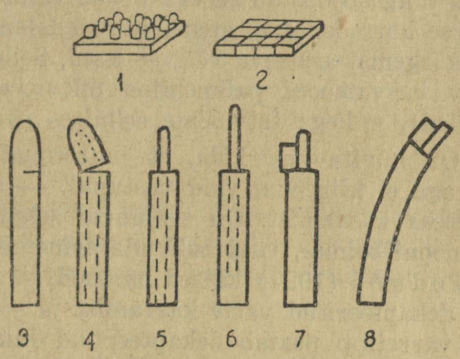
Kasvuaine-õpetuse edaspidist arenemist soodustas tugevasti loomafüsioloogias õitsele löönud sisesekretsiooni-õpetus ja rea loomhormoonide eraldamine puhtal kujul. Nime all „hormoon", mille esmakordselt võttis tarvitusele inglise füsioloog Starling (1905), mõistetakse praegusel ajal üsna suurt ainete rühma, mis ühes kindlas organismi osas välja töötatakse, siis sealt edasi teise ossa juhitakse, kus ta siis spetsiaalsele füsioloogilisele protsessile kindlasuunalist mõju avaldab. Loomorganismides töötlevad hormoone erilised sisesekretsioonilised näärmed (endokriinsed näärmed), juhtides neid kas lümfi- või vereringesse, mille kaudu nad kantakse laiali läbi kogu looma keha. Nendest hormoonidest on kõige tuntumad — adrenaliin, mida töötab välja neerupealis, insuliin — töötatakse välja pankrease näärme poolt, follikuliin — munasarjast erituv jne. Oma keemiliselt koostiselt hormoonid ei moodusta ühtlast rühma. Fermentidega on neil niipalju ühist, et oma suure aktiivsuse tõttu nad avaldavad mõju väga väikestes kogustes, kuid erinevad nendest oma suurema vastupidavuse poolest keetmisele ja teistele agentidele.

Eriti kiiresti on arenenud õpetus kasvuainest ehk kasvuhormoonist viimastel aastatel ja peamiselt hollandi teadlase Went'i ja tema kaastööliste tööde ning akad. N. G. Holodnõi uurimuste tõttu. Kasvuhormooni saamiseks väikestes, kuid siiski selgesti mõjuvates kvantumites Went kasutas järgmist võtet: ta asetas umbes 1—2 mm pikad kaera või maisi mahalõigatud koleoptiilitipud (nimetatud

taimede koleoptiilitipud on kõige suurema aktiivsusega) õhukesele sültjale agar-agari-plaadile ning jättis sinna 1 tunniks seisma; seejärele ta lõikas agar-agari-plaadi väikesteks kuubikuteks, millest igaüks sisaldas teatud hulga hormooni (joon. 110). Asetades need kuubikud ühekülgselt dekapteeritud koleoptiilidele, ta sai koleoptiilide



Joon. 109. Kaera dekapteeritud koleoptiili kõverdumine mahalõigatud tipu ühekülgsel pealeasetamisel (vasemal). Paremal — ühekülgselt pealeasetatud koleoptiili aluse tükk, mis ei kutsu esile kõverdumist.



Joon. 110. Auksiini saamise ja selle hulga mõõtmise meetod, 1 — agar-agari-plaat 12 koleoptiilitipuga; 2 — tipud on kõrvaldatud ja agar-agar on lõigatud 12 kuubikuks; 3 — koleoptiil kõrvalt-sisselõikega, 4 ja 5 — kõrvaldatud tippudega; 6 — esimene leht on osaliselt välja tõmmatud; 7 — üks agar-agari-kuubik on ühele küljele asetatud; 8 — selle järeldusel tekib kõverdumine.

kõverdumised. Hormooni hulka, mis suutis kõverdada kaeraidandi koleoptiili 10° võrra, nimetati „kaeraühikuks". Nende kasvuhormooniga immutatud agar-agari-kuubikute abil läks korda tundma õppida mõningaid selle hormooni omadusi. Selgus, et see on üsna vastupidav aine, mis keetmisel ei lagundu. Tema difusiooni kiirusest agar-agarisse leiti tema ligikaudne molekulaarne kaal, mis on ligilähedane 350-le.

Kasvuhormoon ei teki mitte üksi taimevarre tipus, vaid ka mõnedes teistes taime elundites. Nii H o l o d n õ i katsete kohaselt ta tekib lupiini ja päevalille idandite hüpokotüülse osa floeem-elementides. Kui isesuguse puuri abil uuristada idandi lõigust välja kogu keksilinder ühes floeem-elementidega, siis selle lõigu kasvamise kiirus väheneb. Kui nüüd niisuguse väljapuuritud varreosa lõigule asetada mahalõigatud maisi koleoptiilitipp, siis viimase poolt väljatöötatud kasvuhormooni mõjul varre kasvamine muutub kiiremaks.

Need katsed näitavad, et kasvuhormoon pole spetsiifiline: maisi koleoptiilitipu eritis kiirustab lupiini ja päevalille varte kasvamist ja võilille peaga (õisikuga) võib kiirendada maguna õievarre ning kaeraidandi koleoptiili kasvamist. Kasvuhormooni tegevuse mehhanism seisab W e n t'i järgi selles, et ta muudab rakukestad pehmemaks ning soodustab sellega nende väljavenitamist. Kasvamisel kulutatakse hormoon ära, mispärast madalamad koed saavad teda vähem kui kõrgemal asetseva vöötme koed. Sellega ongi Wenti arvates seletatav kasvutsooni paiknemine pikenevates elundites (suur kasvuperiood), millega tutvusime eelmises paragrahvis.

On huvitav märkida, et juuretipud eritavad samuti hormooni, mis aga ei kiirenda, vaid vastupidi — aeglustab kõrgemal asetseva juureosa kasvamist. On seejuures selgunud, et erinevus pole mitte hormooni toimes, vaid rakkude erinevuses juure venituvuse tsoonis. H o l o d n õ i (1927) katsed näitasid, et äralõigatud juuretipp kiirendab dekapteeritud varte kasvamist ja — ümberpöördult — äralõigatud varretipp peatab dekapteeritud juure kasvamise kiirust. Seega osutub kasvuhormoon üheks ja samaks, ainult taime mitmesugused organid suhtuvad tema mõjule erinevalt.

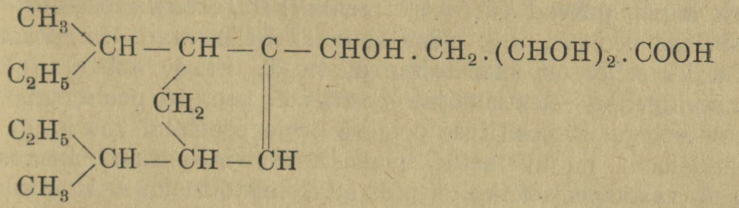
Kasvuhormooni võib leida mitte üksi taime elundite tippudes, vaid ka teistes taime osades, isegi loomorganismide eritistes, näiteks süljes. Kuid eriliselt suurt tähtsust omab selle hormooni avastamine inimese ja loomade uriinis, kuna see võimaldas hollandi keemikul K ö g l'il toota seda sealt täpseks keemiliseks analüüsiks vajalisel hulgal. Ta kasutas selleks nimetatud hormooni lahustuvust eetris ning lahustamatust bensiinis, tema omadust moodustada lahustamatuid sooli tinaga ja lahustuvaid kaltsiumiga ning teisigi omadusi. Rea väga keeruliste operatsioonide tulemusena ta lõppude-lõpuks sai 250 mg täiesti puhast kristalset hormooni, mida ta nimetas a u k s i i n i k s ning määras kindlaks tema keemilise loomuse. Selgus, et see on ühealuseline hape empiirilise valemiga $C_{18}H_{32}O_5$, mis säilitamisel läheb üle isomeerseks ja täiesti inaktiivseks vormiks. Uriin sisaldab eneses keskmiselt ligikaudu 2 mg auksiini 1 liitri kohta.

Kristalse auksiini füsioloogiline mõju on väga intensiivne. Kögli arvutuste järgi vastab 1 mg auksiini teovõime umbes 50 milj. „kaeraühikule", mis vastab umbes 7 milj. maisi-idandi koleoptiilitipu hormooni hulgale, kuna 1 maisi koleoptiilitipp sisaldab umbes 7 „kaeraühiku" hormooni hulga. Ja kui Kögl oleks tahtnud saada oma 250 mg auksiini maisi-idanditest, ta oleks pidanud selleks läbi töötama ligikaudu 1 750 milj. maisitaime idandit.

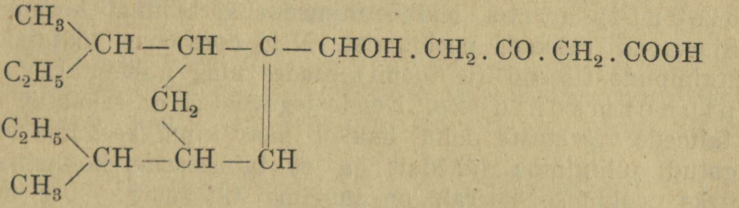
Uriinisse satub auksiin arvatavasti toiduks-kasutatavatest taime-

listest produktidest. Eriti rohkesti eritub teda taimeõlide toidukskasutamise korral.

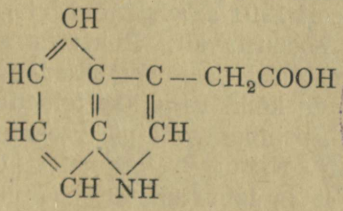
Edasised Kögli uurimused võimaldasid temal selgitada auksiinimolekuli ehitust ning anda viimasele järgmist struktuurvalemit; saadud ühend on nimetatud auksentrioolhappeks ehk a-auksiiniks:

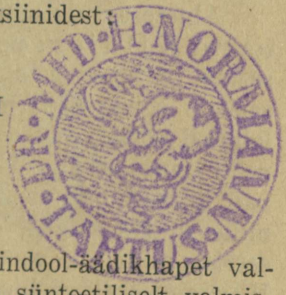


Varsti selle järele Kögl ja tema kaastöölised eraldasid linnastest ja maisiõlist teise aine, samasuguse füsioloogilise toimega ja lähedase keemilise koostisega, mida nad nimetasid b-auksiiniks ehk auksenoloonhappeks:



Lõppeks hallitusseente-kultuuridest ning teistest mikroorganismidest läks neil korda eraldada indool-3-äädikhapet ehk heteroauksiini, $C_9H_{10}O_2N$, mis on märksa lihtsama ehitusega, kuid oma füsioloogiliselt toimelt ei jää maha a- ja b-auksiinidest:





Oma võrdlemisi lihtsa ehituse tõttu võib indool-äädikhapet valmistada üsna kergesti sünteetiliselt, kusjuures sünteetiliselt valmistatud produkti efektiivsus pole sugugi väiksem mikroorganismidest või uriinist saadava aine omast. Sünteetiline heteroauksiin on leidnud praegusel ajal väga laialdast kasutamist mitte üksi füsioloogilistel uurimustel, vaid ka aianduslikus praktikas kui vahend, mis kiirendab pistikute ja pistokste juurdumist, millest meil on juttu edaspidi — § 92.

Kasvuhormoon võib liikuda taimes edasi ainult ühes suunas — ladvast aluse poole — ja kunagi mitte vastupidises suunas — aluselt ladva poole. Holodnõi arvates on see nähtus ühenduses elektropotentsiaalide jaotumisega taime varres, kus latv on aluse suhtes laetud negatiivselt. Seepärast auksiini anioonid, kuna viimane on nõrk hape, peavad varre sisemuses kataforeetiliselt edasi liikuma positiivse pooluse, s. o. aluse suunas. Selle vaate kinnitamist võib näha ka selles, et kaerataime püstloodis seisev koleoptiil kõverdub kõrgepingelisel elektriväljal positiivse pooluse poole, mis on seletatav sellega, et positiivse pooluse poole pööratud koleoptiili külg on induktsiooni mõjul laetud negatiivselt, mispärast hormooni vool liigub vastaspoolset külge pidi alla, mistõttu ka selle poole kasvamine on kiirem.

Auksiin mõjub kiirendavalt ainult rakkude venituvuse staadiumile ega avalda mingisugust mõju rakkude pooldumisele, mis toimub embrüonaalses staadiumis. Mõningate autorite (Haberlandt, Holodnõi) arvates leidub taimedes spetsiifilisi hormoone, mis põhjustavad rakkude pooldumist. Neid hormoone töötatakse välja juhtkimpude floeemi (leptoomi) osades ning nimetatakse seepärast leptohormoonideks. Nende tegevusega on seletatav see fakt, et taimede vigastuste puhul hakkab haav kinni kasvama alati läbilõigatud juhtkimbu lähedalt ja et taimeosade kokkukasvamisel, näiteks pookimise korral, on suurima tähtsusega just niineosade vastastikku sattumine kokkukasvatatavate osade juures. Kuid senini on rakkude pooldumist mõjustavate hormoonide küsimus märksa vähem läbi töötatud kui kasvuhormooni küsimus.

Ainetest, mis mõjustavad rakkude pooldumist, on kõige rohkem tuntud Wildier'i poolt 1901 a. avastatud bioos, mis mõjub pärmseente paljunemisele soodustavalt. Puhtates suhkru ja mineraalsoolade lahustes pärmseened pole võimelised paljunema, kuigi need lahused võivad sisaldada kõiki vajalikke toiteaineid. Kuid lisandades neile linnase-ekstrakti, peptoone või pärmseente-ekstrakti, hakkavad nad kiiresti paljunema. Niisugustest ainetest oligi eraldatud bioos, mille juures selgus, et ta lahustub 80% alkoholis, kuid ei lahustu eetris, et ta on vastupidav keetmisele ning dialüseerub kergesti. Hiljemini eraldati bioosi tüüpi aineid veel paljudest mikroorganismidest, aga ka kõrgemate taimede kudedest. Neid leiti suurel hulgal seemnetest, pungadest ja puutaimede kambiumist, isegi kevadel kasemahlast (Dagis, 1935) jne. Kuid senini pole veel selgitatud, kas need ained otseselt stimuleerivad rakkude pooldumist või nad ainult soodustavad rakkude toitumist, ja neid tuleks ehk õigemini arvata vitamiinide kui hormoonide hulka.

Bioos pole mitte, nagu auksiin, täiesti kindel aine, vaid ta moodustab ainete segu. Teda on läinud korda lahutada juba vähemalt kolmeks fraktsiooniks (bioos I, II, ja III), millest üks on inosiidi tuletusprodukt, teine (II) aga K ö g l'i poolt läbi uuritud ning nimetatud biotiiniks. Kumbki nendest fraktsioonidest tugevdab teise fraktsiooni tegevust ja maksimaalne efekt saavutatakse siis, kui üheaegselt tegutsevad kõik kolm fraktsiooni koos. Bioosi tüüpi aineid ühendatakse sageli ühise nimetuse alla „B-rühma kasvuained", asetades neid vastu „A-rühma kasvuainetele", millede esindajaks on auksiin. Tähtsamaks „B-rühma ainete" keemiliseks erinevustunnuseks auksiinist on nende lahustumatus eetris.

Nagu mainitud § 67, on G u r v i t š'i arvates rakkude jagunemist stimuleerivad ained mitte hormonaalse loomuga, vaid isesugused mitogeneetilised kiired, mis kuuluvad ultraviolettkiirte piirkonda.

§ 79. Temperatuuri mõju kasvamisele. Kardinaalsed punktid. Termofiilsed organismid.

Nagu kõik eluprotsessid, nii ka taimede kasvamine sõltub väga suurel määral temperatuurist — kiireneb selle tõusuga ning aeglustub langemisega (joon. 111). Seejuures temperatuuri piirides 0 kuni



Joon. 111. Kaheksa päeva vanused kaera-idandid, mis kasvanud vasemal 8° temperatuuris, keskel — 15° ja paremal — 25°.

35° (ligikaudu) temperatuuri mõju allub van't Hoff'i reeglile, millest oli kõnet eespool, s. o. temperatuuri tõustes 10° võrra kasvamise kiirus kahekordistub; kuid üle 35—40° hakkab kasvamise kiirus kiiresti langema ning alaneb varsti nullini. Niiviisi võib eristada ka

taimede kasvamise kohta samased kolm kardinaalpunkti: miinimum, optimum ja maksimum, mis on juba märgitud temperatuuri mõju vaatlemisel hingamisele (§ 69).

Kardinaalpunktide asetus pole mitmesugustel taimedel ühesugune; võib eristada termofiilseid taimi (soojanõudlikke), mille kardinaalpunktid asetsevad väga kõrgel, taimedest, millised on tundlikud kõrgemate temperatuuride suhtes ning taluvad madalamaid temperatuure. Täiesti täpset kardinaalpunktide määramist — vähemalt kõrgematele taimedele — on väga raske teostada, sest et temperatuuri mõju taimede kasvamisele on väga keeruliselt läbi põimitud teiste välisfaktorite mõjudega. Ligikaudset ettekujutust mitmesuguste taimede temperatuuri-nõuetest võib saada juba läinud sajandi 60. aastates Haberlandt'i poolt koostatud tabelist, mis näitab kardinaalpunkte idanevate seemnete jaoks.

Idanevate seemnete temperatuuri kardinaalpunktid:

Taimed	Miinimum	Optimum	Maksimum
Oder, kaer, rukis, nisu .	0— 5	25—31	31—37
Tatar	0— 5	25—31	37—44
Kanep	0— 5	37—44	44—50
Päevalill	5—10	31—37	37—44
Mais	5—10	37—44	44—50
Kõrvits	10—15	37—44	44—50
Melon, kurk	15—18	31—37	44—50

Sellest tabelist nähtub, et erinev on mitte ainult kardinaalpunktide absoluutne asetus, vaid et erinevad on ka temperatuuride intervallid kardinaalpunktide vahel. Üldse on vahemaa miinimumi ja optimumi vahel palju suurem kui vahemaa optimumi ja maksimumi vahel, kusjuures esimene ulatub 25—30°, teine aga kõigest 5—10°. See näitab, et pärast optimumi hakkab väga kiiresti ilmnema kõrge temperatuuri kahjulik toime.

Miinimumi ja maksimumi punktid näitavad neid temperatuure, millede juures taimede kasvamine seisma jääb, kuid need pole veel niisugused, millede juures taimed surevad. Elu miinimum (nn. ultramiinimum) asetseb kasvamise miinimumist mõnevõrra madalamal, ja elu maksimum (ultramaksimum) kasvamise maksimumist pisut kõrgemal. Nende punktide, s. o. kasvamise miinimumi ja ultramiinimumi ning kasvamise maksimumi ja ultramaksimumi vahel esinevad kasvamise seisakud, isesugused organismide tarretumised. Niisuguseid tarretumisi võivad taimed ilma kahjuta taluda, kui need

ei kesta liiga kaua. Pikemaajalist tarretunud olekut, eriti kõrges temperatuuris, ei suuda taimed kahjutult taluda, see viib lõppudelõpuks haigestumisele või koguni organismi surmale.

Tarretusolekus puudub taimedel kasvamine, kuid teised eluprotsessid, nagu hingamine, assimilatsioon, ainete muundumine jne., kestavad edasi. Kasvamise seismajäämise põhjust tuleb seepärast otsida kooskõla-rikkes üksikute taimeliste funktsioonide vahel, sest kasvamine on väga keeruline protsess, mis nõuab kõige täpsemat kõikide funktsioonide koordineerumist. Aga, nagu nägime, kutsub temperatuuri muutumine esile erineval määral mitmesuguste teiste protsesside muutumise; nii tõuseb hingamise kiirus temperatuuri tõusuga rööbiti kuni surmava temperatuurini, s. t. tema maksimum satub kokku optimumiga, kuna aga assimilatsioon hakkab nõrgenema ammu enne seda. Seetõttu on supraoptimaalsete temperatuuride juures ainete kulumine ainete kogumisest suurem ning taim kõhnub kiiresti.

Samadel põhjustel pole ka taimede kasvamiseks optimaalne temperatuur kaugeltki kõige paremaks temperatuuriks taime üldiseks arenemiseks. Tavalise määramise kohaselt on optimaalne kasvamise temperatuur niisugune, mille juures kasvamine edeneb kõige kiiremini. Kuid mitte alati pole kõige kiirem kasvamine kõige soodsam tüseda ja terve taime kujunemisel. Vastupidi — ainete kulutusprotsesside ülekaalu korral tekivad kõrges temperatuuris või, nagu aednikud ütlevad, taimede ajatamisel, väga lõdvad ja nõrgad taimed võrreldes nendega, mis on arenenud madalamas temperatuuris. Seepärast tuleb puht-füsioloogilisest optimumist, mis näitab kõige kiiremat kasvamist, eristada harmoonilist optimumi, mille juures arenevad kõige tüsedamad taimed.

On enesestmõistetav, et niisuguse harmoonilise optimumi määramine osutub veelgi raskemaks kui füsioloogilise optimumi leidmine; selleks on tarvilikud niisugused tehnilised abivahendid, nagu täpselt reguleeritava temperatuuriga kasvuhooned jt., milliseid senini omavad ainult väga vähesed teaduslikud instituudid. Tuleb esialgul seepärast leppida peamiselt nende ligikaudsete andmetega, mida saame taimede vaatlemisel looduslikes tingimustes. Need vaatlused näitavad, et harmooniline optimum pole muutumatuks suuruseks terve taime arenemisperioodi jaoks, vaid et see muutub pidevalt seemnete idanemisest kuni taime õitsemiseni ning viljade valmimiseni, kusjuures — vähemalt suurema hulga üheaastaste taimede jaoks — võib püstitada üldreegli, et varasematel arenemisfaasidel asetseb seesugune optimum madalamal kui hilisematel. See langeb ka kokku üldise looduslīku temperatuuri käiguga kevadest suve lõpuni. Liiga

kõrge temperatuur varasematel arenemisfaasidel ongi üheks tähtsamaks põhjuseks, et hiliskülvide korral saadakse nõrgemad taimed, mis annavad väiksema saagi. See reegel pole rakendatav termofiilsete taimede kohta, mis pärinevad troopikamailt.

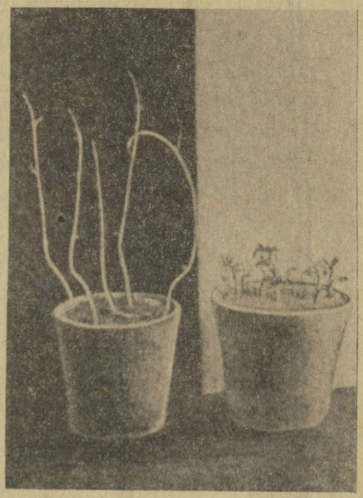
Taimede nõudeid temperatuuri suhtes on lõplikus ulatuses võimalik välja selgitada ainult akad. Lõssenko poolt väljatöötatud taimede järk-järgulise arenemise õpetuse alusel, millest meil on pikemalt juttu järgmises osas. Lõssenko on kindlaks teinud, et taim igal oma arenemisastmel vajab kindlat välistingimuste kompleksi, nende hulgas ka kindlaid temperatuuritingimusi. Mittevastavate temperatuuride — kas liiga kõrgete või väga madalate — puhul vastava arenemisjärgu läbitegemisel jääb taime arenemine seisma ning taim ei jõua viljakandmiseni. Kõige teravamalt ilmneb temperatuuri mõju taimedele just arenemise esimese järgu läbitegemisel, missugust järku nimetatakse jarovisatsioonistaadiumiks (vt. § 96). Taliviljadel võib jarovisatsioonistaadium kulgeda normaalselt ainult temperatuuri juures, mis õige vähe ulatub üle 0°, ja seepärast need taimed kevadise külvi korral — sattudes kohe liiga kõrge temperatuuri tingimustesse — ei suuda esimesel suvel hakata päid moodustama. Nad peavad selleks läbi tegema vähemalt 45—60-päevalise ajavahemiku madalas temperatuuris. Neil on seega selgesti ilmnev vajadus külma järele. Vastupidi — lõunamaise päritoluga soojanõudlikud taimed, nagu puuvillapõõsas, vajavad oma jarovisatsioonijärgu läbitegemiseks võrdlemisi kõrget temperatuuri — umbes 20—25°, ja nad ei hakka õitsema enne, kui ümbruskonna temperatuur ei tõuse selle kõrguseni. Ka järgmise arenemisstaadiumi — nimelt valgusejärgu — läbitegemiseks nõuavad taimed jällegi vastavat temperatuurirežiimi, kuid juba teissugust, kui see oli jarovisatsioonijärgus. Siit selgub, miks väga paljudel taimedel nende kõige paremaks ja kõige kiiremaks arenemiseks on tarvis mitte mingisugust üht „optimaalset" temperatuuri, vaid temperatuuride vahetust kindlas järjekorras.

§ 80. Valguse mõju kasvamisele. Kasvamise ööpäevane perioodsus. Valguse formatiivne mõju.

Erinevalt temperatuurist pole valgus paratamatuks kasvamise tingimuseks. Kõikide taimede kasvamine võib toimuda ka pimedas, kuid samal ajal, kui ühed taimed, näiteks bakterid ja paljud seened, võivad terve oma eluaja areneda ja kasvada pimedas, kusjuures nende kasvamise iseloom oluliselt ei muutu, ilmutavad kõrgemad taimed — või vähemalt nende rohelised organid — ilma valguseta kasvamisel suuri vormilisi muutusi ning kõrvalekaldumisi normaal-

sest kujust, kusjuures nad jäävad ilma rohelise värvuseta. Niisuguseid taimi nimetatakse *etioolitud* taimedeks.

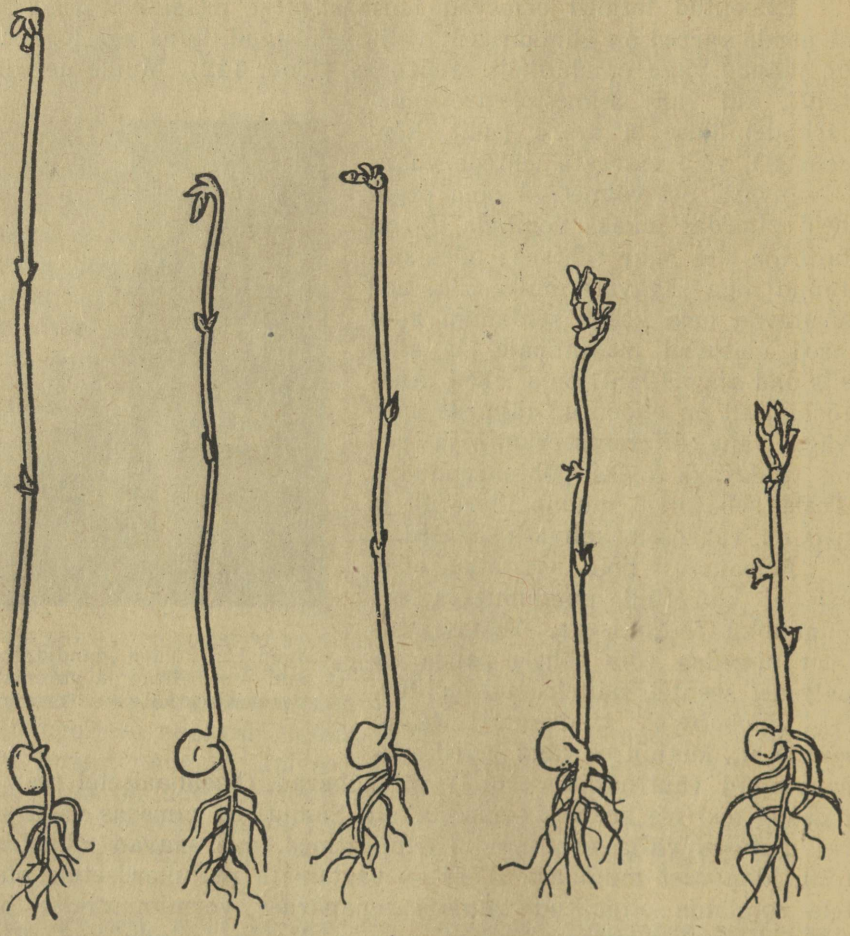
Etioolitud taimed erinevad normaalsetest peamiselt seepoolest, et nende varred on ülimääraselt välja venitunud, kuna aga lehelabad on jäänud väga puudulikult arenenuks (joon. 112). Muide neil juhtudel, kui vars esimestel arenemisjärkudel üldse ei arene (näit. kõrrelistel), võib märgata lehtede väljavenituvust. Sel võimel — oma organeid pimedas pikaks venitada — on taimede elus suur tähtsus: olles sattunud liiga sügavale mulla alla, nad sirutavad oma kasve senikaua, kuni need ulatuvad maapinnale, ja alles siis nad ajavad lahti oma lehed. Anatoomiliselt on etioolitud taimede koed väga vähe diferentseerunud ja neil on valdavaks koeks põhiparenhüüm. Peale selle neil puudub klorofüll ja nad on värvuselt kahvatu-kollased.



Joon. 112. Põldoa idandid: vasemal — etioolitud ja paremal — normaalses valguses kasvanud.

Etioolimus pole seostatud otseselt ei klorofülli puudumisega ega puuduliku toitumisega. Väljavenituvust pimedas võib tähele panna ka paljudel seentel, näiteks nutthallitustel, *Pilobolus*'el, tindiseentel (*Coprinus*) jt., kusjuures väga sageli sporangiumid (nutthallitusseentel) või kübarad (basidiaalsetel seentel) üldse ei teki või arenevad puudulikult. Samuti on pimedas väga suures ulatuses välja venitunud kartuli itmed, mis saavad rikkalikult toitu idanevast mugulast. Üldse — vaatamata paljukordsetele püüetele selgitada etioolitud taimede omapärase vormimuutmise põhjusi, on meie teadmised selles osas veel väga puudulikud. Kuna taimed küllastatud niiskes atmosfääris kasvades moodustavad samuti puudulikult arenenud labadega lehti, vähe diferentseerunud kudesid ja pikaks venitunud varsi, siis paljud autorid, näit., *Palladin*, kaldusid seletama etioolitud taimede vormimuutumist — kas või osaliseltki — transpiratsiooni puudulikusega valguse puudumisel (vt. § 14). Kuid uuemaaegsed uurimused näitavad, et ka kõige lühiajalisemad igapäevased taimede valgustamised, kõigest 5—10 minuti vältel ööpäeva jooksul, seejuures veel hoopis

nõrga valguseallika abil, on küllaldased selleks, et muuta etioolitud taimed nende kujult ligidasteks normaalsetele taimedele, kuigi nii-



Joon. 113. Valgustamise aja pikkuse mõju herne idandite kasvamisele: 1 — pimedas kasvanud, 2 — 1 minuti vältel iga ööpäeva jooksul valgustatud, 3 — 30 minuti jooksul ööpäeva vältel valgustatud, 4 — 1 tund valgustust ööpäeva jooksul, 5 — kasvatatud täielikus päevavalguses.

suguse lühikese aja vältel transpiratsioon ei suuda märgatavalt muutuma hakata ja assimilatsioon ei saa alata, sest pole tekkinud klorofülli (joon. 113). Paistab olevat tõenäolisem, et valgus mõjutab

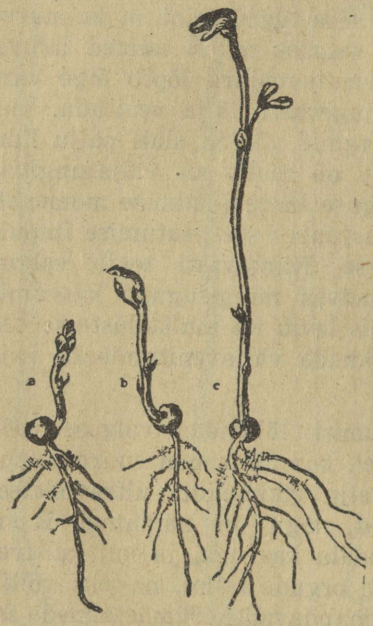
mingisuguste hormoonilaadsete ainete väljatöötamist taime poolt, mis viivad lehtede ja varte kasvu iseloomu muutumisele. Niisuguse oletuse kasuks kõneleb see asjaolu, et kõige tugevama mõjuga on seesugusele kujumuutmisele sinised ja lillad spektri kiired, kuna aga punane spektri osa, mis suurimal määral mõjustab assimilatsiooni ja transpiratsiooni, osutub antud juhul kõige nõrgema-toimeliseks (joon. 114).

Valgus avaldab suurt mõju kasvamise kiirusele — ta nimelt kindlasti takistab kasvamise kiirust ja seda tugevamini, mida suurem on tema intensiivsus. Peale selle — valguse mõjul taimed läbivad kiiremini suure kasvuperioodi ning venituvusjärk lõpeb õige vara, enne veel kui kasvav organ suudab tugevasti välja venituda. Seepärast osutuvad tugevas valguses kasvanud võrsed alati palju lühemateks kui varjus kasvanud. Huvitav on mulla alt väljatungivate taimeidandite käitumine pimedast valguse kätte jõudmise momendil: nende kasvamine jääb kohe seisma, kusjuures see peatumise impulss levib edasi mulla alla jäänud osadesse. Nähtavasti tekib valguse mõjul mullapinnale jõudnud taime ladvas mingisugune kasvamist takistav sisemine põhjus (stiimul), mis levib ka mullaalustesse osadesse. Võimalik, et valgus peatab rakkude väljavenitumiseks vajaliku kasvuhormooni väljatöötamist.

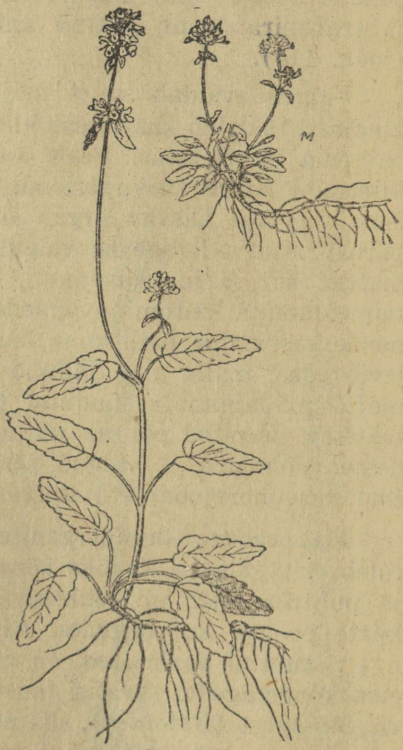
Maapealsete taimeorganite kasvamist lühendav valguse mõju tuleb eriti selgesti ilmsiks kõrgmägedel, kus õhkkonna suure selguse ja puhtuse tõttu on päikesevalgus palju rikkalikum ultravioletsete kiirte poolest kui orgudes. Alpitaimed, nagu on näidanud Bonnier' tuntud uurimused, on alati madala kasvuga, ja kui kultiveerida kõrgmägedel tavalisi lausmaa või orgude taimi, näiteks võilille või tõnnikest (*Betonica*), siis needki omandavad kõrgmäetaimede iseloomu (joon. 115). Valguse takistav mõju taimede kasvamisele on nii tugev, et see loob mingisuguse kindla ööpäevase kasvamise perioodsuse: nimelt — öösistel tundidel kasvavad taimed alati tunduvalt kiiremini kui päevastel tundidel, vaatamata isegi sellele et öösiti on temperatuur madalam. Ainult väga järsul öösise temperatuuri langemise korral see valguse puudumise kasvamist kiirendav mõju jääb alla madala temperatuuri kasvamist takistavale mõjule, ja niisugustes tingimustes tekivad madalakasvulised taimed, nagu seda on tundrataimed. Madalad öösised temperatuurid pole mõjuta ka kõrgmägedetaimede kasvamisele, tugevdades siin veelgi taimede madalat kasvu ning lisandades seda praegu-kirjeldatud heleda valguse mõjule.

Seni vaadeldud valguse otsene peatav mõju taimede kasvamisele võib pikemate katsete korral maskeeruda tema kaudse mõju poolt:

nimelt — olles orgaanilise aine tekkimisel vajalise energia allikaks, soodustab tugevam valgus märgatavalt kasvavate organite toitumist ja sellega ühes muidugi ka taime üldist kasvamist. Seepärast arenevad hästivalgustatud kohtades taimed palju paremini kui varja-



Joon. 114. Herne taimekesed, mis on arenenud võrdse aja vältel: A — harilikus valges valguses, B — sinises ja C — oranžikas valgustuses.



Joon. 115. Tõnnikese (*Betonica*) taimed, mis kasvanud orus (P) ja mägedel (M).

tud kohtades, ja näiteks tubades on taimede kasv akna ligidal palju parem kui toa sügavuses, kus taimed võivad koguni nälga surra. Muide — mitmesugused taimed omavad erinevaid nõudeid valguse suhtes, ja see valguse intensiivsus, mis ühtedele taimedele on puudulik, osutub teistele täiesti küllaldaseks.

§ 81. Taime veega küllastumise astme mõju kasvamisele.

Kasvamisprotsesside normaalseks kulgemiseks on tingimata tarvilik protoplasma kõrgeastmeline veega küllastumine, kuna ainult

küllaldaselt vedelas, s. o. veega küllastatud protoplasmas võib toimuda kromosoomide liikumine, mis moodustab karüokineesi protsessi olemuse, samuti teised rakkude pooldumisega kaasaskäivad protsessid. Veel suuremal määral sõltub veega varustamise astmest rakkude venituvusstaadium, kuna seda staadiumi iseloomustav rakumahu suurenemine toimub täielikult rakku voolava vee arvel. Kauniks näiteks selle kohta, kui tähtis on veega küllastumise aste, on seemned. Õhukuivad seemned, mis sisaldavad hügroskoopilist vett 10—12% absoluutsest kaalust, võivad palju aastaid püsida ilma ühtegi elutunnust avaldamata. Kuid kui niisutada neid veega, nad hakkavad kohe idanema, kui teised tingimused — sobiv temperatuur ja küllaldane õhu juurdepääs — seda võimaldavad. Kui anda aga seemnetele mitte 50—60% nende täisniiskuseks vajalikust veest, vaid kõigest umbes pool sellest hulgast, siis — nagu eespool (§ 69) mainitud — võib märgata nendes hingamisprotsessi ning isegi tagavara-ainete hüdrolüütilise lagundamise algust, kuid veel mitte mingisugust kasvamist.

Pisut suurema niiskusehulga juures, mis moodustab umbes poole täisniiskusest, algab ka seemnete idanemine, kuid see edeneb väga aeglaselt ning lõpeb iduotsakese läbitungimisega seemnekestast. Niikaugele idanenud seemnetes, nagu on näidanud Lõssenko uurimised, algab juba arenemisprotsess, ja kui niisuguseid väikeste nähtavate iduotsakesega seemneid hoida vajalik aeg jarovisatsiooniks sobivas temperatuuris, nad võivad läbi teha selle idanemisstaadiumis ning ühes sellega väljakülvamise korral jõuda kiiremini viljakandvusele. Sel põhjusel on Lõssenko poolt väljatöötatud külvise jarovi-seerimisvõte leidnud nüüd kolhooside praktikas laialatuslikku kasutamist. Üksikasjalisemalt on selle võtte üle juttu allpool § 97, järgmises osas.

Niisugune poolik elutegevuse ärkamine seemnete osalisel niisutamisel on teoreetiliselt väga tähtis. See näitab, et mitmesuguste eluprotsesside tarvis on vajalikud erinevad veega küllastumise astmed, nendest kõige suuremad kasvamiseks ning ühenduses sellega elusainete uute masside ehitamiseks, ja märksa väiksemad hingamiseks ning ainete lagundamisprotsessideks.

Walter (1931) paneb ette nimetada protoplasma küllastusastet veega protoplasma hüdratuuriks analoogiliselt sellega, kuidas mingisuguse keha soojenemisastet nimetatakse selle keha temperatuuriks. Seda veega küllastumise astet ei määrata mitte niivõrd üldise veehulga järgi protoplasmas või terves rakus, mida tavaliselt väljendatakse veehulga % vastavast kuivaine kaalust, kui sellega, millise

jõuga antud rakk neelab vett ümbritsevast keskkonnast. Veeküllastuse astme määramisel soovitab Walter kasutada mõõduna relatiivset veeauru pinget veega immutatud raku või ükskõik missuguse keha pinnal. Veega täielikult läbiimbumise ehk küllastumise korral on keha tasakaalus veeauruga küllastatud õhkkonnaga, ja tema hüdratuuri võiks märkida arvuga 100. Keha paigutamisel veeauruga mitteküllastatud õhkkonda hakkab see ära andma oma vett veeauruna, kuid samal ajal hakkavad tõusma temas vett kinnihoidvad jõud. Ja kui näiteks veeauru pinge ümbritsevas õhkkonnas võrdub 95%, siis on vee äraandmise takistamiseks niisutatud kehast tarvis seesugust kinnihoidvat jõudu, mis vastab (20°C juures) vee kinnihoidmise jõule lahuses, mille osmootne rõhk on 55,8 atmosfääri. Nagu teada, ühes lahuse kontsentratsiooni tõusuga suureneb selle osmootne väärtus ning väheneb veeauru pinge selle pinnal, ja nende kahe suuruse vahel on kindel seos, nimelt — relatiivse veeauru pinge vähenemisele 1% võrra vastab osmootse rõhu suurenemine umbes 13,5 atmosfääri võrra.

Seos kasvamise võimaluse ja ümbritseva ruumi veeauruga küllastumise astme vahel tuleb eriti selgesti nähtavale alamate organismide juures, millede rakud nende elutegevuse ajal pole millegagi kaitstud vee äraaurumise vastu neid ümbritsevasse ruumi ja — järelikult—peavad olema sellega hüdrostaatilises tasakaalus. Walteri tähelepanekute kohaselt hakkab suurema hulga hallitusseente kasvamine muutuma aeglasemaks, kui neid ümbritseva õhkkonna niiskusehulk langeb kuni 98%, nende kasvamine lakkab täiesti 95% õhuniiskuse juures, ning ainult kõige vastupidavamad nende hulgast — nagu tavaline sinihallitus — võivad kasvada edasi keskkonnas, mille hüdratuur langeb kuni 90% või isegi 85% relatiivsest niiskusest (mis vastab 127—217 atm. osmootsele rõhule).

Kõrgemate taimede kasvavate juurte tipud teatavasti pole kaetud mingisuguste kaitsekudedega ning on seega täielikus sõltuvuses neid ümbritseva keskkonna hüdratuurist; seepärast võivadki taimede juured kasvada ainult küllaldaselt niiskes mullas, mille pooride leiduv õhk on küllastatud veeauruga ja kus mullalahuse osmootne väärtus ei ületa 10—15 atmosfääri. Kuivemas mullas pole enamiku taimede juurtel võimalik kasvada; ainult mõnede kõrvetaimede juured, mis on pinnalt kaetud kaitsekoega, võivad niisuguses mullas edasi tungida.

Taimede maapealsed osad asetsevad palju kuivemas õhus, mille relatiivne niiskus päevastel tundidel langeb regulaarselt kuni 50—60%, sageli aga veelgi madalamale. Nende osade kasvamine on või-

malik ainult seetõttu, et kasvupunktide embrüonaalne kude on siin kaitstud otsesest kuiva õhuga kokkupuutumisest neid katvate pungasoomuste abil, kuna madalamal asetsev kasvamisvööde on kaetud koorega ning veele läbipääsematu kutiikulaga. Samasugune marrasknahk katab ka lehti; seetõttu varre ja lehtede rakuvahelistes ruumides, millistega piirduvadki otseselt elavad rakud kasvavates kudedes, ei lange veeauru pinge kunagi madalamale 99—98% relatiivsest niiskusest.

Kuna igasugune rakumahla kontsentratsiooni tõus toob enesega kaasa vastava vee äratõmbamise protoplasmast, siis võib tähele panna ka üsna tihedat vastastikust suhet rakumahla kontsentratsiooni ja kasvamise vahel. Eriti selgesti tuleb see ilmsiks puude võrsete kasvamise juures.

Kevadel annavad puude juured suurel hulgal vett, vee aurumine aga on veel väike, seepärast kasvavad võrsed väga kiiresti. Ent lehtede pindala suurenemisega hakkab auruva vee hulk ületama juurte kaudu saadavat veehulka, leherakkude rakumahla koondis tõuseb ja kasvamine esialgu aeglustub, kuid hiljem jääb hoopis seisma. Üldse vee vähesuse korral mullas või jälle niisuguste ainete kuhjumisel mullasse, mis takistavad vee pääsemist juurtesse, lõpeb venituvusstaadium liiga vara ja rakkude diferentseerumise staadium algab siis, mil need pole suutnud omandada veel täielikke mõõtmeid. Selle tulemusena tekivad pisirakulised ja väikesekasvulisemad taimed. Samasugune on tulemus ka vee liiga kiire aurumise puhul. Tugevasti vett auravad lehed ei suuda seda mullast küllaldaselt saavutada ja imevad vee kasvavatest organitest ära; sellega nad rikuvad jällegi kõige rohkem venituvusstaadiumi kasvutingimusi, mille tagajärjeks on väikeste rakkude moodustamine ning kasvavate osade mõõtmete vähenemine.

Üheaastastel kõrrelistel, mille hulka kuuluvad meie tähtsamad kultuurtaimed, nagu nisu, rukis, oder ja kaer, võib tähele panna isesugust kasvuvöötmete paigutumist varres selle arenemise vältel. Nimelt alguses toimub siin ainult varre (kõrre) embrüonaalne kasvamine, ja alles siis, kui on täielikult ette valmistatud nii varre sõlmevahed kui ka õisikud — alles siis algab venituvusfaas, mida nimetatakse viljade „loomiseks". Sellel perioodil taimed vajavad eriti rohket vee juurdevoolu väljavenituvatesse osadesse ja on seepärast väga tundlikud vee puudumise suhtes. Vastavalt sellele on vaatlused looduses näidanud, et sademete puudulikkus viljade „loomisele" eelneval perioodil vähendab järsult kõrsviljade saagiandi. Seepärast on seda faasi hakatud nimetama niiskuse suhtes kriitiliseks perioodiks (B r a u n o w).

Kõige soodsamateks kasvamistingimusteks on küllaldane niiskus nii mullas kui ka õhus kõikide arenemisperioodide vältel, ja seepärast saavutab taimestik oma kasvamise suurimat tugevust ja kiirust püsiniisketes ja palavtroopilistes maades.

Väga suurt mõju kasvamisele avaldab ka kunstlik taimede niisutamine, mida laialt kasutatakse paljudes kuivakliimalistes kohtades, näiteks meil Kesk-Aasias ja Taga-Kaukaasias. Kunstlikult kastetud taimed on alati suuremakasvulised kui ilma niisutamata taimed, neil on märgatavalt suurem lehtede pindala ja ühenduses sellega on suuremad ka saagid. Niisutamise korral langeb rakumahla osmootne rõhk märgatavalt ja õhulõhed osutuvad laiali-avatuiks. Katsed näitavad, et kõige paremad on kunstlikult niisutatavate taimede kasvutingimused siis, kui neid pidevalt niisutatakse terve nende arenemisperioodi vältel, ja et nad siis annavad ka kõige kõrgemaid saake.

§ 82. Keemiliste ärrituste mõju taimede kasvamisele. Ioonide antagonism ja tasakaalustatud lahused. Kasvamise keemiline stimulatsioon.

Mitmesuguste välistegurite mõju uurimisel taimede kasvamisele on tarvis silmas pidada järgmisi asjaolusid. Kasvamine on keeruliste biokeemiliste ja füsioloogiliste protsesside aheliku tulemuseks, mis toimuvad rakkudes pideva hingamisprotsessil vabaneva energia kulutamise tingimustes. Seepärast on kasvamine tihedasti seostatud hingamisega ja jääb tavaliselt kohe seisma, kui taim paigutatakse hapnikuvabasse ruumi. Kõik teised välismõjud — peale temperatuuri, mis reguleerib elutalituste kiirust, ja toiteainete ja vee juurdetuleku, mis annavad materjali orgaaniliste ainete valmistamiseks, selle kogumiseks ning rakkude mahu suurenemiseks — avaldavad kasvamisprotsessile mitte otsest, vaid kaudset mõju, kutsudes esile ühti või teisi kõrvalekaldumisi kasvamist põhjustavate protsesside käigus. Neid kõrvalekaldumisi nimetatakse ärritusteks ja nende iseloomustavaks omapärasuseks on ärritushulga ja selle kaudu saavutatava efekti mittevastavus: mõnikord võib nõrk ärritus kutsuda esile tugeva efekti, teinekord — ümberpöördult — tugev ärritus ei avalda peaaegu mingisugust mõju kasvamisele; kõik oleneb nii ärrituse iseloomust kui ka sellest, kuipalju ja millises suunas see suudab muuta normaalset kasvamiskäiku. Ärritusnähtusi võrreldakse sageli mõjutustega töötavale masinale: mõnikord pisike tõuge, mis võib pöörata mingit tähtsat kangi, võib täielikult masina käiku muuta, teinekord jälle tugev löök, mis on sattunud vähem tähtsate osade pihta, ei kutsu esile peaaegu mingisugust muutust masina käigus. Ja kuna me seni veel ei tea, missugused elavas protoplasmas toimuvad protsessid

alluvad nimelt ühtedele või teistele ärritajatele, siis pole imestada, et see valdkond osutub väga segaseks ja et siin esineb rohkesti üksteisele vastukäivaid andmeid.

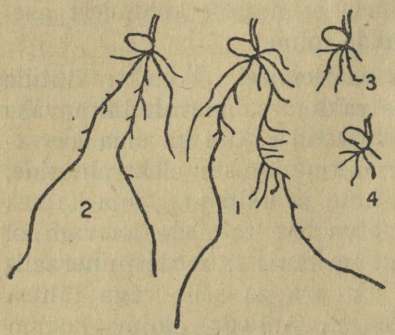
Ühe füüsikalise ärritaja — nimelt valguse — mõjuga oleme tutvunud juba § 80. Vaatleme nüüd teiste ärritajate — peamiselt keemiliste — toimet. Nende hulgas tuleb ühele esimestest kohtadest asetada mitmesuguste katioonide ja anioonide toimet.

Meie nägime juba kolloidse oleku vaatlemisel, et elektrolüütide juuresolek osutub tingimata tarvilikuks rakkudes pidevalt toimuvaks kolloidoleku muutmiseks, ja seepärast vajavad rakud ka oma kasvamisel kasvavatesse elunditesse pidevat mitmesuguste elektrolüütide, esijoones katioonide: kaaliumi, magneesiumi ja kaltsiumi, aga ka rea teiste juurdevoolu. Üksikasjalisemalt tutvusime taimede kasvamisel vajaliste elektrolüütidega juba varemalt peatükis taimede mineraalilise toitumise üle, seepärast peatume siin praegu selle väga tähtsa fakti juures, et igaüks nendest sooladest, millede üldine kogum moodustab taimede kasvuks vajalise toitelahuse, võetuna puhta lahusena, ilma ühegi lisaaineta, osutub rakule teraval kujul mürgiseks.

Seda puhaste soolalahuste mürgist mõju märgati esmakordselt lihaste tegevuse (Ringer, 1883) ja meriloomade juures (Loeb, 1898). Nimelt NaCl lahused, mis oma koondiselt vastasid merevee kontsentratsioonile, osutusid teravalt mürgisteks, kui kasutati täiesti puhast soola. Kuid väga vähesest hulgast kaltsiumi- või magneesiumisoola lisandamisest piisas seesuguse mürgilise toime kõrvaldamiseks. Nii näiteks täiesti puhtas NaCl lahuses ei arenenud sugutatud merisiilikute munadest mitte ainustki larvi; 1 cm^3 õige nõrga $CaSO_4$ lahuse lisandamisel eelmisele lahusele arenes seesugustest munadest larvideks juba — 3%, 2 cm^3 lisandamisel — 20%, 5 cm^3 lisandamisel — 75%. Teiselt poolt ka puhtad kaltsiumisoolade lahused osutuvad samuti mürgisteks, ja nende mürgist toimet võib paralüüseerida naatriumisoolade lisandamisega lahusesse. Niiviisi hävitavad mitmesugused soolad vastastikku üksteise mürgist mõju, mispärast niisugust nähtust nimetatakse ioonide antagonismiks.

Ioonide antagonismi nähtus ilmneb üsna selgesti ka vesikultuurides kasvatatavate taimede juurte arenemisel. Seda nähtust on põhjalikult uurinud Osterhout; joon. 116 näitab nimetatud teadlase ühe katse tulemusi. Meie näeme, et puhastes $CaCl_2$ ja NaCl lahustes arenesid ainult lühikesed ja viletsad juurekesed; kuid lahuses, kus Na oli tasakaalustatud Ca, oli juurte areng palju parem, aga veelgi parem, kui nimetatud katioonidele lisandati veel kolmas, nimelt K. Kõige suuremat antagonismi võib märgata ühevalentsete ja kahe-

valentsete katioonide vahel, kuigi ühesuguse valentsusega ioonid võivad samuti hävitada vastastikku üksteise mürgisust. Üldiselt aga võib öelda, et mida kõrgem on antud iooni valentsus, seda madalamas kontsentratsioonis ilmneb tema antagonistlik tegevus.



Joon. 116. Nisu-idandite juurte kasvamine: 1 — täiesti tasakaalustatud lahuses: NaCl + KCl + $CaCl_2$; 2 — mitte täiesti tasakaalustatud lahuses NaCl + $CaCl_2$; 3 — puhtas $CaCl_2$ lahuses; 4 — puhtas NaCl lahuses.

Valides üksikute ioonide mitmesuguseid kontsentratsioone, võib leida lõppude-lõpuks niisuguse kombinatsiooni nendest, mille juures antud objekt areneb kõige paremini. Niisugune optimaalne ioonide kombinatsioon lahuses kannab nimetust — tasakaalustatud lahus. Loomorganismide ja merivetikate tarvis on niisuguseks tasakaalustatud mineraalainete keskkonnaks — merevesi, mis on soolade koostiselt väga ligidane loomade lümfile ja verele; see on andnud põhjust Loeb'ile väitmiseks, et meie kanname oma kehas osakest sellest ookeanist, milles on tekkinud loomade elu.

Taimedele on tasakaalustatud lahusteks need soolade kombinatsioonid, mida kasutatakse vesikultuuride puhul.

Neutraalsete soolade toime tundmaõppimisel kasvamisele on väga raske vahet teha selles, mil nad võtavad osa uue elusaine ehitamisest kui ained ja mil nad etendavad ainult ärritaja osa. Puhtamal kujul esinevad ained ärritajatena siis, kui nad on mürgised.

Mürgisteks aineteks nimetatakse niisuguseid aineid, mis hoopis väikestes kogustes peatavad kasvamist, kuid suuremate annuste korral mürgistavad ja surmavad taime täielikult. Niisugused on näiteks raskemetallide (vase, tina, hõbeda jt.) soolad, samuti ka paljud orgaanilised ained, nagu eeter, kloroform, toluool jt. Mürgised võivad olla ka mõned elutegevuse produktid, nagu orgaanilised happed, eriti oblikhape, aga ka CO_2.

Mürkainete mõju üksikasjalisel tundmaõppimisel taimede kasvamisele selgub harilikult, et mitte ainult nende mõju tugevus, vaid ka mõju iseloom sõltuvad nende kontsentratsioonist. Nimelt enamik väga mürgiseid aineid, kui võtta neid väga nõrgas koondises, ei avalda taimede kasvamisele sugugi takistavat mõju, vaid see mõju

on isegi stimuleeriv. Nii näiteks, kui võtta arvutamise algühikuks aine gramm-molekuli hulk 100 000 liitri vee kohta, siis fenool (karbolhape) kontsentratsioonis 100—200 peatab vesikultuurides taimede kasvamise, kontsentratsioonides 4—8 aga soodustab nende kasvamist. Nõrgem mürk — etüülalkohol — mõjub stimuleerivalt kontsentratsioonis 25—75 ning peatab kasvamist kontsentratsioonis 2500—7500. Samasuguse stimuleeriva mõjuga on ka elavhõbeda preparaadid, mida sageli kasutatakse seemnete puhtimisel.

On huvitav märkida, et ainete mürgisuse mõju tugevus sõltub ka veel keskkonna omadustest: nimelt juba liivkultuurides on paljude mürkainete mõju märgatavalt nõrgem kui vesikultuurides, ja muldkultuurides võivad taimed taluda mürkainete annuseid, mis on sajad korrad suuremad kui need, mis olid mürgised vesikultuurides. Seda nähtust seletatakse mulla adsorptsioonivõimega, kuna mullaosakesed seovad oma pindade külge mürkaineid.

Oma loomult mürkainete tegevus ei erine neutraalsete ainete tegevusest, näiteks mineraalsoolade toimest, kuna ka viimased ained väga kõrgetes kontsentratsioonides peatavad kasvamist, kuid nõrgemates kontsentratsioonides võivad seda stimuleerida. Seepärast tuleb siin erinevust pidada ennemini kvantitatiivseks kui kvalitatiivseks ja lugeda mürgisteks niisuguseid aineid, mis takistavad taimede kasvamist juba väga nõrkades koondistes. Meie alles äsja nägime, et puhtal kujul on kõik katioonid mürgised ja et taimede toitumiseks kõlbavad ainult niisugused ainete lahused, kus ioonide toime on tasakaalustatud.

Mitte kaua aega tagasi leidis kasvamise stimuleerimise küsimus teissuguse käsituse bulgaaria professori M. Popov'i poolt, kes oletas, et pole sugugi tarvis, et stimulaator mõjuks taimele katkestamatult tema arenemisaja vältel. Kasvamise tugevdamiseks on küllalt sellest, kui stimuleeriva ainega mõjustada paisunud seemneid. Popov kasutas stimulaatoritena $MgCl_2$, $MgSO_4$ ja $Mn(NO_3)_2$ ning nende kombinatsioonide 3% lahuseid, peale selle veel rea orgaaniliste ühendite lahuseid, eriti tanniini ja mitmete mürgiste ja antiseptiliste ainete lahuseid. Nimetatud stimulaatorite lahustes ta leotas mõne tunni vältel seemneid ja külvas need siis põllule. Niisuguse käsitsemise tulemusena oli Popovi ütlust mööda taimede kasv kiirem ja suurem, aga ka saak tunduvalt kõrgem, mille tõus mõningates katsetes ulatus 50% ja isegi 100%.

Popovi katsed äratasid suurt huvi, kuna siin saavutati suurt saakide tõusu seemnete stimulatsiooniga, mis ei vajanud kuigi palju kulusid ega vaeva. Kuid enamik uurijaid ei leidnud kinnitust Popovi

resultaatidele, eriti põllukultuuride puhul. Selgus, et seemnete stimuleerimine on palju keerulisem ja peenem nähtus, kui seda esialgu arvati, ja et praegu pole suudetud veel selgitada neid tingimusi, milliste juures see õnnestuks täiesti kindlasti.

Eriasendi teiste keemiliste ärritusainete hulgas omab CO_2, mis on normaalseks hingamisproduktiks. Tema kuhjumine kasvavat taime ümbritsevas atmosfääris kutsub esile kasvamise seismajäämise, aga ka paljude teiste eluprotsesside peatumise, mis aga mitte liiga pikaajalise CO_2 mõju alt vabanemisel võivad taastuda. Niiviisi satub taim süsihappegaasi mõjul nagu anabioosi-seisundisse, ja viimasel ajal on hakatud puuvilja ja aedvilja pikemaajaliseks säilitamiseks kasutama õhukindlaid säilitamismahuteid, kuhu juhitakse teatud hulk süsihappegaasi. Seejuures jääb seisma ka hallitusseente arenemine, mis on suurimad viljade rikkujad nende säilitamisel. Kuid seesugune säilitamisviis CO_2 kaastoimel sobib siiski ainult niisuguste taimeorganite jaoks, mille elutegevus on väga nõrk, nagu puuvili ja köögivili. Energiliselt kasvavad taimeosad, näiteks idanevad seemned, surevad CO_2 atmosfääris kiiresti enesemürgistuse tunnustega oma elutegevuse produktide mõjul.

§ 83. Taimede puhkeperiood. Puude sügisene võsude valmimine. Lehtede varisemine.

Aastaaegade perioodiline vahetus, perioodiline talve tagasitulek, mis taimede kasvamise seisma paneb ja õrnemad organid surmab, ei võinud pika evolutsiooniprotsessi vältel jätta surumata sügavaid jälgi paljuaastaste taimede ellu, eriti puutaimedesse; ta on kutsunud viimastes esile rütmilise eluprotsesside tormilise puhkemise ja järkjärgulise täieliku seismajäämise. Ainult alatiniiskete troopikaalade taimed võivad aasta ringi pidevalt vegeteerida, ja just see nende iseärasus ongi teinud need taimed ihaldatud toa- ja kasvuhoonekultuuride taimedeks. Parasvöötme taimede kasvamine jääb talveks seisma, nende lehed varisevad ja paljud nendest kaotavad kõik oma maapealsed võsud, teiste sõnadega — nad langevad *puhkeperioodi*.

Taimede puhkeperioodi ei tule ette kujutada kui nende kõikide eluprotsesside täielikku seismajäämist. Puhkavad organid, nagu näiteks puutaimede pungad, mugulad ja rohtsete püsikute juurikad, ilmutavad ka kõige sügavamal puhkeajal täiesti selgesti hingamisprotsessi tunnuseid. Nendes toimuvad ka keemilised tagavara-ainete muundumised. Nii näiteks on talve alguses puude pungades ja võrsetes tagavara-aineks tärklis, mis siit aga varsti kaob ning asendub

suhkru ning õliga, kuna viimased tõstavad nende külmakindlust. Kevadel aga toimub vastassuunaline muundumine. Ühe sõnaga — puhkavates organites võib leida kõiki elutegevuse avaldusi peale ühe, nimelt — kasvamise, mis ei edene, kuigi anda taimedele selleks igapidi soodsad tingimused. Nii näiteks põllult alles ülesnopitud kartulimugul ei hakka idanema ei soojuses ega niiskes liivas, seevastu aga mõne kuu pärast tema idanemist ei suuda takistada ei külm ega kuivus.

Väga sageli ei haara puhkeolek tervet taime, vaid ainult mõningaid selle osi. Nii näiteks suve algusel võsu lehtede kaenlas tekkinud pungad langevad pärast lühikest embrüonaalset kasvamisperioodi puhkeolekusse ega kasva märgatavalt edasi, kuna tipp-pung samal võsul, samuti kui lehed, kasvavad väga energiliselt.

Veelgi selgemaks näiteks on nn. uinuvad pungad puutüvede algosas; need võivad kümnete aastate vältel jääda puhkeolekusse ja „üles ärgata" alles pärast puutüve maharaiumist, andes siis rohkesti võsundeid.

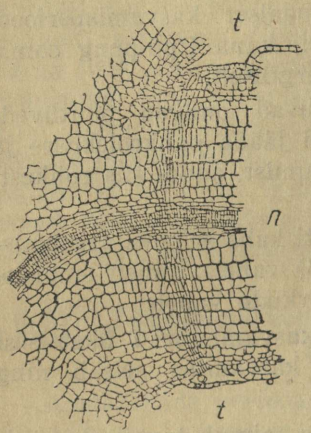
Üldse kiilub puhkeperiood väga sagedasti kahe erineva arenemisstaadiumi (mida me vaatlesime eespool § 76) vahele, nimelt embrüonaalse kasvamise ja venituvuskasvamise järkude vahele.

Kaheaastastel taimedel on need kaks kasvamisjärku üksteisest talveperioodiga eraldatud, mil igasugune kasvamine seisab ning terve taim langeb puhkeolekusse.

Puutaimede üleminek puhkeolekusse, mis toimub tavaliselt sügisel, on ühenduses lehtede varisemisega, mõnikord ka tervete võrsete ja lühivõrsete mahaviskamisega. See mahaviskamine on normaalne füsioloogiline protsess ja põhineb isesuguse teisese meristeemi — nn. eralduskoe (joon. 117) tekkimisel, mis lõikab kõikide lehtede varred ristsuunas läbi. Selle kihi rakud muutuvad siis ümmaramaks ja eralduvad üksteisest, kusjuures leht püsib puu küljes veel vaid juhtkimpude-koe abil, mis aga hiljemini ka katkeb, ning leht variseb maapinnale.

Lehtede varisemisel tekkiva eralduskoe tekkepõhjusi pole senini suudetud veel selgitada. Igal juhul pole siin tegemist otsese külma mõjuga, sest et meie puud heidavad lehed sügisel ära ka siis, kui neid kasvatatakse tubades või kasvuhoonetes. Nagu näitavad ameerika uurijate Garner'i ja Allard'i (1920) tähelepanekud, omab siin suurt tähtsust päevase valgustusaja pikkus, mis sügisel kiiresti lüheneb. Lühendades suvel kunstlikult päeva pikkust ning pikendades öist pimedust taimede varjutamisega vineerist kastide abil või nende asetamisega pimedasse kääni — osaks hommikusteks

ja õhtusteks tundideks Garner ja Allard võisid saavutada väga varajast lehtede varisemist paljudel puuliikidel. Neid tähelepanekuid on meil hiljemini tunduvalt laiendatud ja süvendatud M o š k o v'i (1930) poolt, kes näitas, et mitte üksi lehtede varisemist, vaid ka kõiki nn. sügisesi võsude valmimise protsesse, nimelt kasvamise seismajäämist ning tipp-punga puhkeolekusse minekut, korkkihi tekkimist võsude pinnale, tagavara-ainete kuhjumist kooresse ja puitu jne., reguleerib suures ulatuses päeva- ja ööpikkuse vahekord, ja et muutes seda vahekorda on võimalik väga laiades piirides valitseda puutaimede talvisele puhkusele ülemineku aega.



Joon. 117. Noor eraldus-kude *Plectranthus fruticosus'e* lehevarre alguses, mida keskelt läbib soonkimp.

Vähenenud veehulga sisalduvuse ning suurenenud tagavara-ainete hulga tagajärjel, kuid peamiselt protoplasma kolloidide olekus toimunud muudatuste tõttu omavad taimede puhkavad organid ja koed märgatavalt suuremat vastupidavust ebasoodsatele välismõjudele, eriti külma ja kuiva vastu, kui tegelikus kasvujõus olevad taimeosad. Lehtede varisemine ja puidu „valmimine" on mõlemad ühesugused reaktsioonid nii põuaperioodide korral troopikamail kui ka talve tulekul parasvöötmetes.

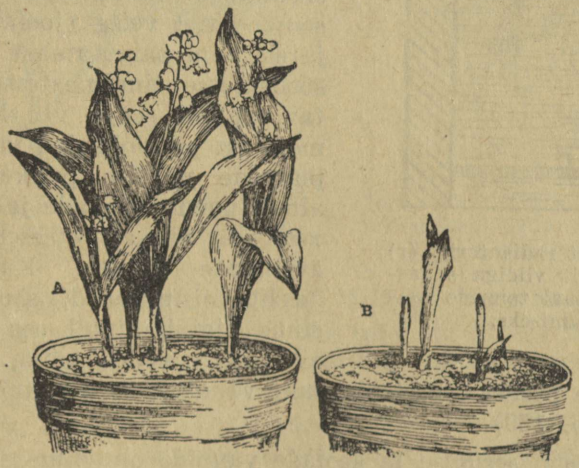
Puhkeperioodile võib seepärast vaadata kui pärivuslikult kinnistatud kohanemisnähtusele ebasoodsate aastaaegade üleelamiseks. Juhtides selle perioodi saabumist, läks M o š k o v'il korda parandada puudeliikide talvekindlust: lühema päeva tingimustes üleskasvatatud lõunamaised taimed, mis tavaliselt Leningradis ära külmusid, nagu valge akaatsia, aprikoos, kreeka-pähklipuu, talvitusid sel juhul suurepäraselt ilma igasuguse talvekatteta. Selle lühikese suvepäeva mõjuga on seletatav ka fakt, et näiteks valge akaatsia talvitub hästi Volga alamjooksul, kus talv on palju karmim kui Leningradis, kuid kus suvepäev on märgatavalt lühem.

§ 84. Puhkeperioodi kunstlik katkestamine — taimede ajatamine. Selle võtte tähtsus põllumajanduse ja lillekasvatamise praktikas.

Missugused põhjused just kutsuvad esile kasvamise seismajäämist taimede puhkavates elundites, see pole veel teada. Paljud autorid arvavad, et siin on tegemist mingisuguste kasvamist pidurda-

vate ainetega. Nii näiteks külgpungade ja puhkavate pungade puhkeolekut ning sellest virgumist pärast ladva eraldamist seletatakse sellega, et kasvav ladvatipp saadab allapoole rakkude pooldumist peatavat hormooni; pärast ladva mahalõikamist lakkab niisuguse hormooni eritamine.

Siin on tegemist ühe korrelatsiooni-nähtusega taime üksikute osade vahel, millega me tutvume üksikasjalisemalt edaspidi. Nagu on näidanud viimaste aastate uurimused, kuulub niisugune peatav mõju auksiinile, mis suundub võsu tipp-pungast allapoole. Külgpungade ärkamist on võimalik pärast peavõsu ladva mahalõikamist peatada, kui selle lõikepind katta kasvamishormooniga tugevasti immutatud lanoliinpastaga.

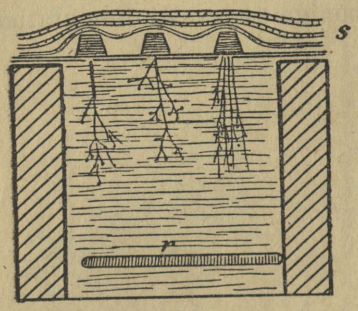


Joon. 118. Eetriseeritud maikellukesed (A) ja kontroll ilma selleta (B).

Kuigi meil pole veel teada puhkeoleku sisemine olemus, on siiski teada rohkesti kunstlikke võtteid selle oleku katkestamiseks. Enamik niisugustest võtetest pärineb aianduse praktikast ja on tekkinud tahtest omada ilusasti õitsevaid taimi talvel, mil need on eriti hinnas ja mil neid on raske ajatada. Hiljemini on füsioloogide poolt välja töötatud uuemad ja täiuslikumad puhkeaja katkestamise võtted.

Tähtsaimad nendest võtetest on eetriseerimine, mis esmakordselt esitatud Johansen'i poolt, ja Molisch'i poolt esitatud soojad vannid.

Eetriseerimisel paigutatakse sirelipõõsad, maikellukeste juurikad jne. õhukindlalt suletavatesse puitkastidesse ja kõrvuti taimedega asetatakse sinna lahtised eetritassikesed. Eetri hulka arvestatakse umbes 0,5 cm^3 iga liitri õhu kohta ajatusruumis ja taimed jäetakse eetriaurusse 1—2 ööpäevaks, mille järele nad viiakse sooja kasvuhoonesse. Lühikese aja pärast hakkavad eetriseeritud taimede pungad „liikuma", ja taimed hakkavad õitsema, kuna samasugustes tingimustes asuvad eetriseerimata taimed jäävad edasi puhkeolekusse (joon. 118).



Joon. 119. Alt radiaatoriga (r) köetav ja pealt vildiga (s) kaetav soojaveepaak taimede vannitamiseks.

Veelgi lihtsam on soojavee-vannide-menetlus. Maapealsed taime osad asetatakse 9—12 tunniks 30—35° soojendatud vette (joon. 119), mille järele taim paigutatakse kasvamiseks soodsatesse tingimustesse. On huvitav, et nii sooja vee kui ka eetri mõju on puhtlokaalne ja kiirendatud pungade ja õite puhkemine esineb ainult nende pungade ja võrsete juures, mis allutati otseselt nimetatud ärritajate toimele. Kui paigutada sirelitaimi niimoodi sooja vette, et sinna ulatub ainult osa okstest, osa aga jääb veest välja, siis ilmneb mõne päeva pärast väga terav vahe vannitatud ja vannitamata okste vahel (joon. 120).

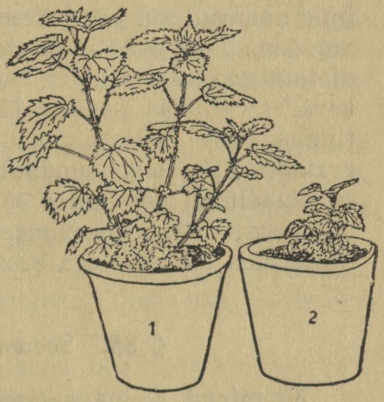
Peale eetriseerimise ja soojade vannide on viimasel ajal läinud korda välja töötada veel tervet rida taimede ajatamisviise. Selleks tuleb neid mõjutada mitmesuguste ainete aurudega: sinihappe, tümooli, kampri, atsetooni, valgustusgaasi, tubakasuitsu jt. gaasidega. Ka pungade vigastamine ning sinna vee või soolalahuste süstimine, kiiritamine, raadiumi emanatsiooniga mõjutamine ja veel rea teiste välisteguritega mõjutamine võib kiirendada pungade puhkemist. Samuti võib saavutada sama efekti veel ka taimede esialgse külmutamisega, kusjuures need taimed, mis terve talve on püsinud soojas ruumis, puhkevad hiljemini kui külma-saanud taimed (joon. 121).

Kõige suurema praktilise tähtsusega on kartulimugulate puhkeperioodi katkestamine. Paljudes NSVL paikkondades on vegetatsiooniperiood küllaldaselt pikk selleks, et ühe suve jooksul võiks saada

kaks kartulisaaki, vähemalt varasematest sortidest, kuid tõsiseks takistuseks on siin asjaolu, et noored kartulimugulad muutuvad idanemisvõimelisteks alles mitu kuud pärast saagi kogumist, tavaliselt alles jaanuaris — veebruaris. Mitmesuguste ainetega kartulimugulaid mõjutades (tiokarbamiidiga, rodaniid-sooladega, etüleenkloor-



Joon. 120. Sireli oks, mille parem pool on vannitatud, vasem aga soojaveevannist välja jäetud.



Joon. 121. Nõgesed, milledest 1 veetis talve väljas lume all, kuna 2 — soojas kasvuhoones.

hüdriiniga), läks ameerika uurijal D e n n i s'l korda alles-koristatud kartulimugulaid kiiresti idanema sundida. NSVL jaoks sobiksid nimetatud stimulaatoritest kõige rohkem etüleenkloorhüdriin kui kõige odavam ja kergemini käsitsetav (mugulaid tuleb mõne minuti kestel leotada nimetatud aine lahuses); käesoleval ajal ongi nimetatud ainega sooritatud edukaid katseid juba reas katsejaamades, kusjuures selgus, et etüleenkloorhüdriiniga mõjustamine mitte üksi ise ei katkesta mugulate puhkeaega ega kiirenda nende idanemist, vaid et niisugustest mugulatest kasvanud kartulitel tekivad ka uued mugulad varemini kui ilma mõjustamata kartulitel.

Missugune on kõikide nende ärritajate tegevuse mehhanism, seda veel ei tunta. Ühed autorid arvavad, et need tõstavad protoplasma permeaablust ning sellega kõrvaldavad kasvamist peatavate tegurite mõju; teised oletavad, et need ained tugevdavad hapendumisprotsesse rakkudes ja sellega virgutavad nende elutegevust. Uurides eetriseerimise mõju mitmel sügis- ja talvperioodil, tuli J o h a n s e n veendumusele, et ärrituse mõju pole ühesugune mitmesugustel perioodidel, ja ta näeb ses tõendit selle kohta, et ka puhkeolek ise pole alati ühesugune. Ta eristab kolm puhkejärku: eelpuhkuse, sügavpuhkuse

ning sundpuhkuse järgud, mis järk-järgult ja märkamatult üksteisesse üle lähevad. Eelpuhkuse-staadiumil millise meie puude pungad läbivad suvel, on neid kerge elutegevusele äratada. Selleks on tarvis vaid lehed võsu küljest ära murda, mõnedel puudel (tammel ja jalakal) see toimub iseenesest ka ilma selleta, ja pungad hakkavad puhkema; nii puhkevad pungad kesksuvel teiskordselt paljudel puudel ning annavad nn. jaanivõrseid (*Johannistrieb*). Sügisel pärast lehtede varisemist on puhkus puutaimedel kõige sügavam, ja sel järgul on ajatamiseks tarvis kõige tugevamaid äratajaid. Talve lõpul ja varakevadel väljuvad pungad järk-järgult puhkeolekust ning soodsatesse tingimustesse asetatult nad hakkavad puhkema ka ilma igasuguse äratuseta. See ongi sundpuhkuse-staadium, ja kasvamise puudumine sel staadiumil pole mitte põhjustatud sisemiselt, vaid ainuüksi välistest tingimustest. Sel viimasel perioodil tavalised ajatusvahendid kaotavad oma tähtsuse ega kiirenda pungade puhkemist.

§ 85. Seemnete idanemise tingimused.

Valminud seeme asetseb samuti puhkeolekus, tema idanemine on üleminek puhkeolekust tegelikku ellu. Seemnete puhkeolek võib olla samuti kui pungadel kas sügav või sunnitud; vastavalt sellele näeme, et paljud seemned idanevad kohe, kui nad asetatakse soodsatesse niiskuse ja soojuse tingimustesse, teised seemned aga samasugustes tingimustes ei hakka idanema mitme nädala, kuu ja isegi aasta vältel.

Meie põllumajanduslike taimede seemned on suures enamikus sundpuhkuse-järgus — nad ei idane ainult seepärast, et on õhukuivas olekus. On tarvis neid vaid niisutada ja luua neile vastavad temperatuuritingimused ning vaba õhu juurdepääs, ja nad hakkavad kohe idanema. Kiire ja üksmeelne seemnete idanemine on põllukultuurtaimede juures paratamatuks tingimuseks nende edukal kasvatamisel, ja sellele võib vaadata kui pikaaegsele inimese valiku tulemusele. Metsikult kasvavatel taimedel ja paljudel prügitaimedel on seemnete idanemine ebaühtlane ja pikaajaline. Samuti on pikaajalise idanemisega ka enamiku puutaimede seemned.

Idanemist takistavad põhjused võivad olla väga mitmesugused, ja samuti mitmesugused on ka need viisid, millede abil võib seemnete idanemist kiirendada. Väga sagedasti on siin tegemist sügavpuhkuse nähtustega, missuguseid me äsja vaatlesime pungade juures, ja siin seemned omandavad idanemisvõime alles pärast küllaldaselt pikka seismist või neid tuleb mingisuguse välise äratajaga mõjustada.

Idanevuse tõusmist seemnete seismise puhul võib sageli tähele panna talinisul ja teistel kõrrelistel, mis kohe pärast saagi kogumist osutuvad teinekord hoopiski idanemisvõimetuiks, ja alles nädalate või isegi kuude möödumisel omandavad nad võime kiireks ja üksmeelseks idanemiseks. Seda nähtust nimetatakse *saagi järelvalmimiseks* ehk pärastkogumisaegseks *teriste küpsemiseks*, mis erinevatel sortidel toimub erinevalt. Väga niiske sügiskliimaga kohtades võib pika puhkeajaga sortidel olla see paremus, et nende terised ei hakka hakkides või rõukudes sügisel idanema, isegi vihmaste ilmade puhul mitte.

Tarvidusel anda seemnetele aega puhkeperioodi läbitegemiseks põhineb aianduses väga levinud *stratifitseerimisvõte*. Õunapuude, pirnide ja luuviljaliste seemned jt. paigutatakse kihtide viisi niiskesse liivasse ning asetatakse nõuga jahedasse kohta (optimaalne temp. $+5^0$), näiteks keldrisse, või jäetakse hoopis välja lume alla. Kevadeks osutub puhkeperiood neil seemnetel lõppenuks, ja mahakülvatult nad tõusevad jõudsasti.

Stratifitseerimise ehk kihitamise asemel niiskesse liivasse võib mõningaid seemneid — näiteks õunaseemneid — hoida alal ka viljades, ilma neid ümbritsevast viljalihast välja võtmata. Niisuguste taimede kuivades seemnetes järelvalmimine ei toimu.

Mõningate valminud seemnete puhkeolek võib olla nii sügav, et need ka pikaajalise hoidmise järele veel ilma eriliste äratajateta idanema ei hakka. Nii näiteks karusmarja, kuukressi (*Lunaria*), siberi lemmaltsa jt. seemned vajavad mitte lihtsat stratifitseerimist, vaid tingimata läbikülmumist -5^0 kuni -10^0 juures, ja alles pärast seda nad hakkavad idanema. Paljudel seemnetel on äratajaks valgus, ja nad ei idane hoopiski või idanevad halvasti pimedas. Siia kuuluvad nurmika (*Poa*), tubaka, porgandi, kuningakepi ja paljude teiste taimede seemned. Vastupidi — teistel taimedel takistab valgus seemnete idanemist, näiteks okasõunal, rebasheinal jt., ja neid tuleb alati idandada pimedas. Milles seisab just valguse toime seemnete idanemisel, see on praegu täiesti ebaselge. Valguse mõju võib asendada temperatuuri võnkumistega mõne kraadi piirides või mitmesuguste keemiliste ärritajatega, mille hulgas ühele esikohtadest tuleb tõsta happeid ja leelisi.

Seemnetest, mis vajavad spetsiifilisi keemilisi ärritajaid, tuleb nimetada sootaimede seemneid, näiteks konnarohu, kõõluslehe jt. seemneid, mis idanevad ainult hapus keskkonnas. Happelist keskkonda vajavad oma idanemiseks ka mõningate parasiittaimede seemned, nagu näit. soomukad. Teiste taimede seemnete idanemist stimu-

leerivad neutraalsoolade lahused või niisugused ained, nagu Br, J, ja mõned antiseptikud. Ikka sagedamini kasutatakse seemnete puhtimist mitmesuguste lahustega (formaliiniga, vasevitrioliga, mitmesuguste patentainetega) taimekaitse eesmärgil nõgipea ja teiste seenhaiguste vastu, missugused ained aga avaldavad mõnikord seemnete idanemisele ka stimuleerivat mõju, kuid mõnikord võivad idanemist takistada.

Pikaajaline idanemise peatumine ei olene alati puhkeolekust, milles asetseb seemne idu; väga sagedasti on see põhjustatud seemne kestast. Paljudel taimedel on nn. kõvad seemned, mis ei hakka idanema seepärast, et nende kest ei lase vett läbi. Niisugused seemned esinevad väga sagedasti mesikal, ristikul, lutsernil, lupiinil jt. liblikõielistel. Kui paigutada hulk niisuguseid seemneid vette ligunema, siis osa nendest paisub ning hakkab idanema, osa aga võib seista kaua vees ilma paisumata või hakata paisuma alles nädalate või kuude järele, üksikud seemned aga paisuvad kiiresti ning hakkavad idanema arvatavasti vigastatud kestade tõttu. Nii näiteks oma pikaajaliste katsete juures jaapani puutaime *Gleditschia* seemnetega leidis Molisch, et 50 vette asetatud seemnest 4 paisusid juba järgmisel päeval, kahe esimese kuu jooksul paisusid veel 11 seemet, esimese aasta jooksul veel 21 seemet, teise aasta vältel vees ligunedes paisusid veel 6 seemet, kolmandal aastal — veel 6, neljandal ja viiendal — veel 3 seemet, kuna ülejäänud 3 ei paisunud ka üle viie aastase vees seismise puhul.

Kõvadel seemnetel oleneb seemnekesta vee-läbilaskmatus väga tihedast rakkude liitumisest ning tugevast välimiste kestakihtide läbikuivamisest. Seepärast on tarvis vaid neid seemnekesta väliskihte pisut vigastada või kriimustada noaga või viiliga, või seemneid koos liivaga raputada, et esile kutsuda seemnete paisumist ja idanemist. Selleks otstarbeks võib kasutada ka kange väävelhappe sööbivat toimet.

Mitte alati ei seisa täiesti idanemisvõimeliste seemnete mitteidanemise põhjus paksus ja veele läbipääsematus kestas. Väga sageli seisab see põhjus seemne kesta mitteläbitavuses gaasidele, mispärast hingamisel tekkiv CO_2 kuhjub seemnesse ja nagu anesteseerib idu, takistades sellega idul üleminekut aktiivsele kasvamisele. Ka niisugused seemned hoiduvad aastaid ilma idanemata, vaatamata sellele et nad korralikult on paisunud. Siia kuuluvad näiteks paljude umbrohtude seemned, nagu teelehe, litterheina, hiirekõrva, maltsa jt. Et kutsuda esile niisuguste taimede seemnete ühtlast idanemist, ei piisa veel nende kestade kriimustamisest, vaid see tuleb purustada, et

võimaldada süsihappegaasil erituda ning hapnikul seemnesse pääseda. Samasugustes tingimustes on ka need seemned, mis on sattunud liiga sügavale mulla alla. Need võivad seista mullas idanemata palju aastaid, mõnikord mitukümmendki aastat, ja kiiresti idanema hakata, niipea kui nad satuvad kõrgematesse mullakihtidesse. Nii näiteks võttes mullaproove umbes 20 cm sügavuselt metsa alt, missugusel kohal mõnekümne aasta eest olid olnud põllud ja heinamaad, läks korda leida veel idanevaid umbrohtude ja niidutaimede seemneid, mis olid säilitanud oma idanevuse mullas kõikide nende aastate kestel.

Niisugune kauaaegne niiskes mullas püsimine ilma ära mädanemata on võimalik ainult seepärast, et seemne kestad eritavad oma pinnale mingisuguseid antiseptilisi aineid, mis takistavad bakterite ja seente arenemist. On huvitav, et surnud seemnetel niisugune eritamine lõpeb õige ruttu ning et nad langevad õige kiiresti saprofüütsete mikroorganismide saagiks.

Vastavalt seemne valmimisele tema kesta läbitungimatus suureneb pidevalt, ja kuivamine suurendab seda sageli veelgi. Sellega on seletatav harilik nähtus, et värske seemnematerjali hulgas on kõvade seemnete protsent mõnevõrra väiksem kui kaua säilitatute hulgas, aga ka see fakt, et paljude umbrohtude puudulikult valminud seemned idanevad paremini ja kiiremini kui täiesti küpsed. Seemnetel, mis pärast valmimist teevad läbi puhkeperioodi, nagu näiteks talinisu seemned, on puudulikult valminud seemnete parem idanevus seletatav nende seemnete asetsemisega eelpuhkuse-järgus, millest neid on kergem äratada kui sügavpuhkuse-järgust.

§ 86. Raskustungi mõju kasvavate organite suunale. Geotropism.

Missuguses asendis seeme ka ei satuks mulda, sellest arenev idu suunab alati oma juure allapoole ning varre ülespoole. Seetõttu tungib juur mullasse ning hakkab sealt imema vett ning toitesooli, kuna vars tungib üles maapinnale ning tõstab lehed vastu päikesekiirtele, mis etendavad peaosa orgaaniliste ainete valmistamisel taimes. Seesugune orienteerumise võime horisondijoone suhtes püsib taimedel terve eluaja. Nimelt peatelg — vars ja juur — asetuvad püstloodis, külgoksad ja esimese järgu juured — mõnesuguse nurga all nendega, kuna lehed — peamiselt rõhtsuunas. Ja kui mingisugusel välismõjul, kas tuule poolt painutamisel või mahamurdumisel, täimed on välja viidud sellest õigesti orienteeritud olekust, siis nad kas tõusevad uuesti täielikult püsti, nagu seda võib märgata kõrsviljade juures, või siis vähemalt nende nooremad osad teevad vastavaid kõverdusi

ning uuestiarenevad organid osutuvad jälle õigesti orienteerunuiks. Viimane reageerimisviis on omane suuremale osale taimedest.

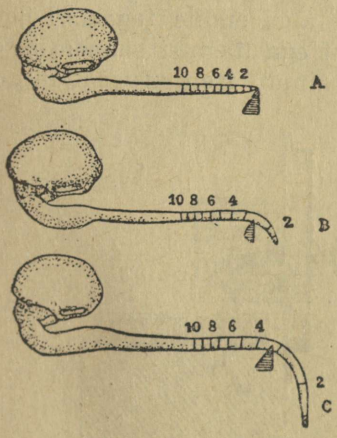
Niisuguste kõverduste teostamine, mis viib taimede organid õige orientatsiooni taastamisele ruumis, on kõige tihedamini ühenduses kasvamisega, ja seepärast nimetatakse niisuguseid kasvavate organite kõverduvaid liikumisi kasvamisliikumisteks. Eristatakse kaht tüüpi niisuguseid liikumisi: tropismid, mis kutsutakse esile mingisuguse ühekülgselt mõjuva ärrituse poolt, näiteks raskustungi või valguse poolt, ja nastid — kõverdumised, mida esile kutsuvad ühtlaselt tervele taimele mõjuvad ärritused, näiteks temperatuuri, keskkonna niiskuse või üldise valgustuse muutused. Kasvamisliikumised toimuvad kudede ebaühtlase kiirusega kasvamise tõttu kõverduva organi vastaskülgedel. See külg, mis hakkab kiiresti kasvama, muutub seetõttu kumeraks, see külg aga, mis oma kasvamises maha jääb, muutub nõgusaks ja organ kõverdub sellele poolele, mille kasvamine on aeglasem. Niisuguseid liikumisi võib muidugi tähele panna ainult energiliselt kasvavate või vähemalt kasvamist veel mitte täiesti lõpetanud organite juures, millega ongi seletatav nende liikumiste tihe seos kasvamisega.

Seda seost pole raske kindlaks teha lihtsa katse abil. Kui võtta mingisugune idand, näiteks hernes või põlduba, ja asetada see horisontaalselt, siis mõne aja pärast — harilikult mõne tunni pärast — selle vars kõverdub ülespoole ning juur allapoole. Kui enne seda teha tušiga ühesuguste vahedega kriipsud nendele organitele, nagu seda tehakse kasvamise kiiruse määramisel (§ 77), siis näeme, et kõige tugevam kõverdumine toimub just kõige kiirema kasvamise (venituvuse) piirkonnas, kuna osad, mis on täiesti välja kasvanud, ei ilmuta mingisugust kõverdumist ning jäävad samasse asendisse, millisesse nad paigutati alguses (joon. 122).

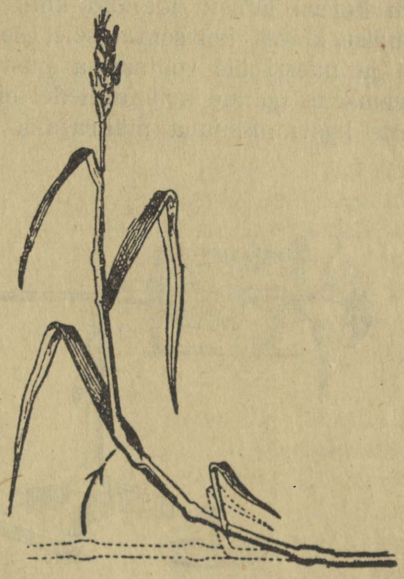
Näiliku erandi sellest üldreeglist moodustavad kõrreliste varred (kõrred), mis pärast lamamist võivad peaaegu terves ulatuses püsti tõusta, kõverdudes kohe varre alumises osas (joon. 123). Selle nähtuse põhjus, mis on äärmiselt oluline mahaheitunud kõrsvilja saagi päästmisel, seisab selles, et kõrreliste sõlmed säilitavad väga kaua kasvamisvõime, ja niipea kui kõrs asetub rõhtloodi, hakkab sõlme alumine külg kiiremini kasvama, sõlmekoht kõverdub ja sellest ladva pool asetsev kõrreosa tõuseb terves ulatuses püsti.

Teljeorganite õiget orienteerumist ruumis on kõige loomulikum kirjutada selle jõu (tungi) tegevuse arvele, mis alati ja igal pool tegutseb vankumatult vertikaalses suunas, nimelt Maa külgetõmbe ehk raskustungi toimele. Seepärast nimetatakse võimet oman-

dada kindlat vahekorda püstloe suhtes geotropismiks (kreeka-keelsest sõnast gee = maa), kusjuures eristatakse positiivset geotropismi, mis ilmneb allapoole kasvavate juurte juures, negatiivset geotropismi — ülespoole kasvavate varte juures, ja rist- ehk diageotropismi — horisontaalselt asetsevate lehtede juures. Esimesed tõendid selle kohta, et suundavaks momendiks geotropismi juures on just raskustungi toime, toodi juba XIX sajandi alguses Knight'i



Joon. 122. Põldoa juure geotroopiline kõverdumine niiskes õhus läbi klaasi vaadelduna: A — esialgne rõhtsuunaline asend, B — 7 tunni pärast, C — 24 tunni pärast. Tume kolmnurk on paberist märk, mis kleebitud klaasile.



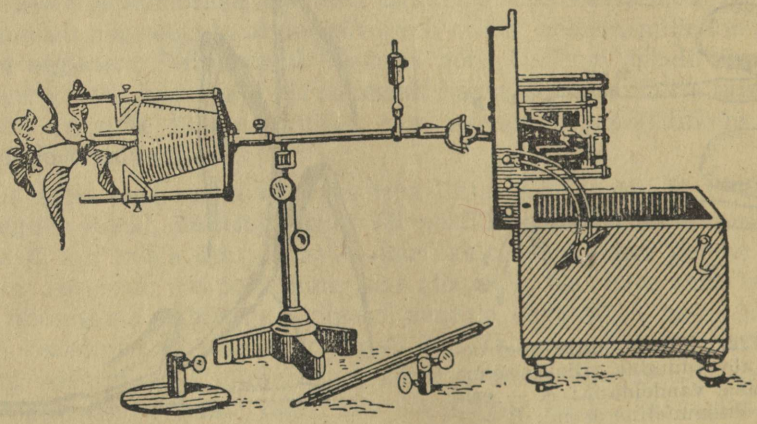
Joou. 123. Lamava kõrsvilja kõrre ülestõusmine sõlmekohtade geotroopilise kõverdumise teel.

poolt, kes väga teravmõtteliste võtete abil lahendas selle raske ülesande. Seesuguse tõestamise raskus seisab selles, et — asudes iše Maa pinnal — meil pole võimalik kõrvaldada raskustungi mõju, ja seepärast meil pole võimalik otseselt vaadelda, kuidas hoiduvad taimed siis, kui raskustung neid üldse ei mõjusta.

Mitte omades võimalust raskustungi mõju kõrvaldamiseks uurimisobjektilt, Knight leiutas siiski lihtsa viisi selle asendamiseks teise analoogilise tungiga — tsentrifugaaltungiga. Selleks ta paigutas mitmesuguste taimede idandeid väikesele veskirattale, mis tiirles rõhtsuunalise telje ümber. See ratas pandi liikuma ojast kõrvale-

juhitud veejoa abil ja idandite kuivamist takistati nende pideva niisutamisega sama oja veega.

Taimed kasvasid seejuures edasi niiviisi, et nii varred kui juured asetusid tiirleva ratta raadiuse suunas tiirlemispinnal, kusjuures juured kasvasid edasi tsentrumist väljapoole, kuid varred — väljastpoolt tsentrumi poole. Seega kasvasid juured tsentrifugaaltungi suunas, kuid varred — sellele vastupidises suunas. Raskustungi mõju oli aga nendele idanditele annuleeritud sellega, et iga ratta tiiru korral läbisid idandid kõik asendid normaalsest vertikaalsest asendist alates horisontaalsele, sellejärele ümberpöördud vertikaalsele ja uuesti üle rõhtsuuna püstloodsele algasendile tagasi. Lõpptulemusena polnud neil taimedel ei alumist ega ülemist suunda, ning nende kasvamissuuna määrajaks osutus ainult tsentrifugaaltung.



Joon. 124. Klinostaat.

Raskustungi ühekülgse mõju kõrvaldamiseks, kuid ilma selle asendamiseta tsentrifugaaltungiga, Sachs (1879) muutis Knighti metoodikat, asendades vesiratta klinostaadiga. Nii nimetatakse riista, mille abil saavutatakse üsna aeglane (mis ei tekita märgatavat tsentrifugaaltungi), kuid väga ühtlane pöörlemine (joon. 124). Riista põhiosaks on tugev kellamehhanism, millele lülitite abil on kinnitatud telg. Sellele teljele on võimalik anda ükskõik missugust suunda ja mitmesugust pöörlemiskiirust, enamasti 1 kuni 10 tiiruni tunnis. Niisugune pöörlemiskiirus osutub täiesti küllaldaseks selleks, et ühekülgse raskustungi mõju ei saa fikseeruda ega üle minna kindlasuunaliseks kõverdumisreaktsiooniks.

Kui asetada mingisuguse taime idand rõhtsuunaliselt ning keerutada seda klinostaadil horisontaalse telje ümber, siis ei teki mingisuguseid kõverdumisi ja idand kasvab sirgjooneliselt edasi, kuna niisuguse pöörlemisega kõrvaldatakse ühekülgne raskustungi mõju idandile. Kui aga enne klinostaadi käikulaskmist jätta idand mõneks minutiks horisontaalsesse seisundisse (kuid mitte nii kauaks, et ta hakkab kõverduma), siis ta mõne aja pärast kõverdub klinostaadil ja nimelt nii, et endine ülemine varrekülg osutub nõgusaks, kuid juure ülemine külg — kumeraks; teiste sõnadega — idand kõverdub nõnda nagu siis, kui ta oleks jäänud liikumatult rõhtsasse asendisse.

See katse näitab selgesti, et ühekülgse raskustungi mõjul tekib taimes pingeline seisund, mis jaguneb ebaühtlaselt alumise ja ülemise külje vahel. See pingeline olek laheneb mõne aja pärast kindla reaktsiooniga — kõverdumisega, kuigi selleks ajaks pinget tekitanud põhjus — ühekülgne raskustungi mõju — on kõrvaldatud klinostaadi aeglase pöördumisega. Kõige lühemat ärrituse mõjumise aega, mis on tarvilik nähtava kõverdumise esilekutsumiseks, nimetatakse presentatsiooniajaks. See on üldiselt lühike ja vastab kõige tundlikumatel objektidel (näiteks päevalille vartel) 2—3 minutile, kuna aga reaktsiooniaeg võrdub 45—60 minutile ja isegi mitmele tunnile.

Maa raskustung osutub, nagu teada, peaaegu ühetaoliseks kõikides punktides maakera pinnal; kuid muutes kõrvalekaldumise nurka püstjoonest, meie võime muuta sel viisil geotroopilise ärrituse tugevust, mis osutub võrdeliseks kaldenurga siinusega (siinuse-seadus). Presentatsiooniaeg osutub kõige lühemaks katseobjekti horisontaalses asendis ning suureneb vastavalt selle asendi lähenemisele vertikaaljoonele, kusjuures presentatsiooniaja ja kaldenurga siinuse korrutis osutub konstantseks suuruseks.

See konstantsus viitab sellele, et geotroopilise reaktsiooni väljakutsumiseks on tarvis kindel ärrituse hulk, kusjuures on ükskõik, kas nõrgem ärritus mõjub pikema aja kestel või tugevam ärritus lühema aja vältel. Seesugust ärrituse tugevuse ja kestuse vastastikust sõltuvust nimetatakse ärritushulga-seaduseks. See seadus on kehtiv mitte üksi geotropisminähtuste, vaid ka fototropismi ja teiste taimede ärritusliikumiste kohta, aga samuti ka ärrituvusnähtuste kohta loomorganismides.

Muutes kaldenurka, on võimalik muuta geotroopilise ärrituse hulka ainult piirides, mis ei ületa raskustungi suurust vertikaalselt asetatud taime organile. Et suurendada raskustungi üle selle määra, tuleb võtta tarvitusele teise tungi, nn. masside kiirenduse ehk tsentri-

fugaaltungi tegevus. Kui kinnitada taime idandid vertikaalses asendis horisontaalselt tiirleva ratta välisserva külge ja panna ratas pärast seda tiirlema küllaldase kiirusega, siis võib näha, et need idandid oma edasisel kasvamisel kalduvad kõrvale vertikaalsest suunast, ja nimelt nii, et varred kalduvad tsentrumi poole, kuid juured — tsentrumist eemale. Muutes ratta tiirlemise kiirust, võib muuta koos sellega ka taimeorganite kaldenurga suurust vertikaaljoonest arvates ning veenduda, et teljeorganite kasvamissuund vastab alati täpselt raskustungi ja tsentrifugaaltungi resultandile. Väga kiire tiirlemise korral, mil tsentrifugaaltung on mitmekordselt suurem Maa raskustungist, kasvavad idandid peaaegu rõhtsuunas; kui aga ümberpöördult valida niisugune tiirlemiskiirus, mil tsentrifugaaltung võrdub täpselt raskustungiga, siis kasvavad idandid edasi 45° kaldenurga all.

Allutades idandid lühikeseks ajaks tsentrifugaaltungi toimele ning paigutades need siis klinostaadile, on võimalik näha seal samasuguseid kõverdumisi, nagu lühiajalise raskustungi mõju korral, ja nii on võimalik välja arvutada iga tsentrifugaaltungi suuruse jaoks sellele vastav presentatsiooniaeg. Seejuures ilmneb, et presentatsiooniaeg on pöördvõrdeline tsentrifugaaltungi tugevusega; niiviisi tõestub ka siin ärritushulga-seadus.

Mitte kõik geotroopiliselt ärritatava organi osad pole ühteviisi tundlikud raskustungi vastu. Kõige rohkem on geotroopilist tundlikkust uuritud juurte juures. Ja juba Ch. Darwin (1880) avastas, et juuretipp umbes 1—2 mm pikkuselt ongi selle tundlikkuse keskuseks ja et dekapteeritud juured kasvavad edasi rõhtsuunas, olles mittevõimelised raskustungi ärritusele reageerima. Kõrreliste idanditel on geotroopiline tundlikkus koondunud koleoptiili tippu, suuremal hulgal vartest on ta enam või vähem ühtlaselt jaotatud kasvamist veel mitte täielikult lõpetanud tsooni ulatuses.

Väga huvitav, kuid senini kaugeltki mitte veel lõplikult lahendatud küsimus on see, kuidas nimelt taimed raskustungi ärrituse suuna vastu võtavad.

Väga kaua aega oli nimetatud tungi vastuvõtmise mehhanism veel täiesti tume, ja alles viimastel aastatel arenenud õpetus kasvuhormoonidest on võimaldanud tunduvalt läheneda selle raske küsimuse lahendamisele. Lähtepunktiks oli siin asjaolu, et mitmesuguste organite geotroopiliselt tundlikud tsoonid langevad kokku tsooniga, kus töötatakse välja kasvuhormooni. Holodnõi (1926) katsed näitasid, et dekapteeritud ja ühes sellega geotroopilise tundlikkuse kaotanud juurtele võib selle tundlikkuse tagasi anda, kui juure lõikepinnale kleepida kas mahalõigatud juuretipp või maisi

koleoptiilitipp. Just samuti saab ka geotroopilise kõverdumisvõime kaotanud tühjaks puuritud lupiini hüpokotüülne osa (vt. § 78) selle tundlikkuse tagasi, kui teda varustada maisi koleoptiilitipust võetud kasvuhormooniga. Siit järgneb, et põhifaktoriks kõveruse tekkimisel on kasvuhormooni levimine, kusjuures organi horisontaalsel asetumisel võib tähele panna hormooni kuhjumist selle ühele — nimelt alumisele — küljele, mis Brauner'i (1927) andmetel on elektropositiivse laenguga. Niiviisi osutub hormoonivoolu kõrvalekaldumise põhjuseks siingi nähtavasti rakkude elektriline polarisatsioon.

Väga tähtis ja huvitav on küsimus, miks reageerivad juured ja varred raskustungi suunale diametraalselt vastupidisel viisil, kuigi nende tipud töötavad välja üht ja sedasama kasvuhormooni. Holodnõi seletab seda nähtust sellega, et see hormoon avaldab erinevat mõju varrele ja juurele: nimelt tema mõjul varreorganite kasvamine kiireneb, kuna aga juurte kasvamine muutub aeglasemaks. See nähtub kas või sellest faktist, et dekapteeritud varred kasvavad aeglasemalt edasi, kuna dekapteeritud juurte kasvamine muutub kiiremaks kui vigastamata juurte oma. Peale selle näitavad otsesed katsed, et üks ja sama kasvuhormoon (näit. maisi koleoptiilitipust eraldatud hormoon) aeglustab positiivselt geotroopiliste organite kasvamist, kuid kiirendab negatiivselt geotroopiliste elundite kasvamist. Seepärast — kuigi rõhtsuunas asetsevatesse vartesse ja juurtesse kuhjub kasvuhormooni peamiselt nende alumistesse külgedesse, on selle nähtuse tulemus erinev: samal ajal kui nimetatud hormooni kogunemisel varreossa viimase alumise poolme kasvamine muutub kiiremaks ning kutsub seega esile kõverdumise ülespoole, toimub juurel alumise poolme kasvamise peatumine ning tekib kõverdumine allapoole. Seega on geotroopilise reaktsiooni iseloomu erinevus seletatav juure ja varre rakkude erineva reageerimisega nendesse voolavale hormoonile (vt. § 78).

Geotroopiline tundlikkus pole taime elundite juures täiesti kindel ning see võib muutuda nii välimiste kui seesmiste tingimuste mõjul. Nii näiteks võib varte negatiivne geotropism muutuda madala temperatuuri mõjul ristisuunaliseks, mispuhul võsund hakkab kasvama rõhtsuunas. Seda nähtust võib tähele panna paljude kevadtaimede juures, mis külmal varakevadisel ajal liibuvad maapinna ligi ning alles hiljemini hakkavad kasvama püstloodis ülespoole. Samasuguseid muutuvusi geotroopilises „meeleolus", nagu seda nähtust paljud autorid nimetavad, võib tähele panna ka mõningate gaaside mõjul taimedesse, eriti atsetüleeni ja etüleeni puhul, millede vastu mõned taimed osutuvad erakordselt tundlikeks: Neljubov'i uurimuste järgi pii-

sab 0,002 cm^3 etüleeni lisandamisest 1 liitri õhu kohta, et herne ja viki idandid hakkavad kasvama rõhtsuunas. Seepärast pole gaasivalgustusega laboratooriumites kunagi võimalik saada niisuguste tundlikkude taimede täiesti normaalseid idandeid.

Samasuguseid geotroopilise „meeleolu" muutusi võib esineda ka seesmistel põhjustel. Nii kasvavad paljud juurikad suve vältel rõhtsuunas, kuid järgmisel kevadel kasvavad nendest vertikaalsed võsud. Maguna õievars on õitsemise eel positiivselt geotroopiline, mispärast selle ladvaosa on longus; see pole aga mitte passiivne varre allakõverdumine õiepunga raskuse mõjul, nagu seda varem arvati, kuna selle õigeks-sirutamiseks on tarvis kulutada jõudu, mis ületab mitmekordselt õiepunga raskuse. Õitsemisajaks aga muutub õievarre geotroopiline „meeleolu" ja ta ajab enese sirgeks uuesti tekkinud negatiivse geotropismi mõjul. Põhjused, mis kutsuvad esile niisugust geotropismi muutumist, pole seni selgitatud.

§ 87. Valguse mõju kasvavate organite suunale. Fototropism.

Nagu teada, on valgus paratamatuks tingimuseks roheliste taimede olelemisel, kuna ta annab neile süsihappegaasi lagundamiseks vajalikku energiat. Seepärast pole imestada, et taimed väljendavad valguse suhtes väga suurt tundlikkust ning reageerivad väga ärksalt neile langeva valguse suunale kui ka intensiivsusele.

Taimede võimet kõverduda sõltuvuses valguse suunast nimetatakse üldiselt fototropismiks. Noored kasvavad idandid ja varred pöörduvad tavaliselt valguseallika poole, missugust reaktsiooni nimetatakse positiivseks fototropismiks (joon. 125). Täpsed katsed on näidanud, et sel puhul ei tunnetata mitte valguse suunda ennast, vaid ainult erinevat valgustuse tugevust idandi (või teiste organite) pindadel, mis on pööratud valguseallika poole või on sellele vastassuunas. Kõverdumist valguseallikale vastupidises suunas nimetatakse negatiivseks fototropismiks, kuna võimet asetada oma elundid — näiteks lehelabad — risti langevate valgusekiirtega nimetatakse diafototropismiks. Üldine reegel on, et dorsiventraalse ehitusega organid — nagu lehed, maksasammalde tallused jne. — on diafototroopilised, radiaalse ehitusega teljeelundid aga positiivselt või negatiivselt fototroopilised.

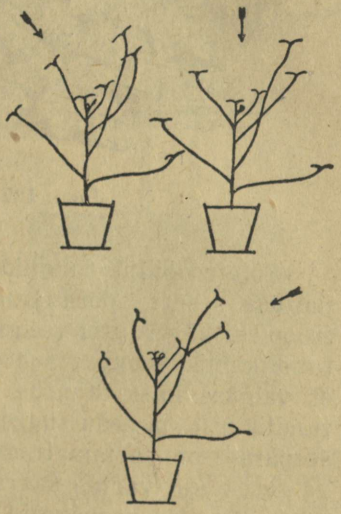
Mitte kõik taimede organid ei oma fototroopilist tundlikkust. See on omane peamiselt maapealsetele organitele, maa-alused organid aga, mis normaalselt kasvavad pimedas, nimelt juured ja juurikad, ei reageeri enamasti valgusele. Paljudel taimedel, näiteks sinepil ja

teistel ristõielistel, on juur negatiivselt fototroopiline ning kõverdub valgusele vastupidises suunas.

Võime anda positiivseid või negatiivseid kõverdusi pole iga organi jaoks püsiv, vaid see sõltub valguse intensiivsusest. Nimelt liiga tugeva valgustuse korral võib positiivne fototroopiline kõverdumine muutuda negatiivseks, ja — kasutades mitmesuguse intensiivsusega valgust — võib sundida ühte ja sama idandit pöörduma kord valguse poole, kord sellest eemale, või valida isegi niisugust valguse intensiivsust, mille puhul positiivne efekt kompenseerub negatiivsega ning taim paistab olevat valguse suhtes hoopis mittetundlik.



Joon. 125. Kaera idandite positiivne fototropism.



Joon. 126. Geraaniumi lehtede diafototropism (skeem). Nooled märgivad päikesekiirte langemise suunda.

Fototropismi tähtsus taimede elus on väga suur. Selle mõjul võtavad valguse käes valguse-energia arvel töötavad lehed asendi, mis on kõige soodsam valguse kasutamiseks, ning asetuvad langevate valgusekiirte suhtes risti (joon. 126). Fototroopiliste liigutuste toimel moodustavad taimede lehed nn. lehemosaiigi, mida eriti selgesti võib tähele panna varjutaimede — näiteks luuderohu — lehtede asetumises (joon. 127). Üldse ilmnevad puude varjus ja isegi tubades fototroopilised nähtused palju selgemini kui varjamata paikadel looduses. Selle põhjus seisab osaliselt valgusetundlikkuse vähe-

nemises tugeva valguse mõjul, osaliselt aga ka selles, et otsene päikese valgus muudab päeva jooksul pidevalt oma suunda. Mõned taimed reageerivad siiski nii kiiresti valgusele, et pöörduvad päevase päikese liikumise järgi; niisugused on näiteks päevalill ja ruse (*Bidens*).

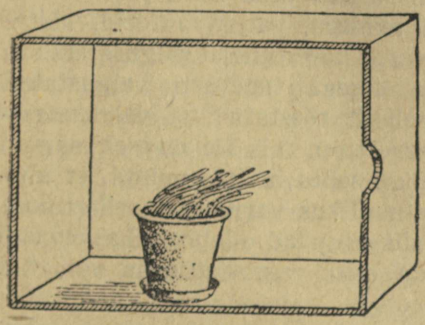


Joon. 127. Luuderohu lehemosaiik.

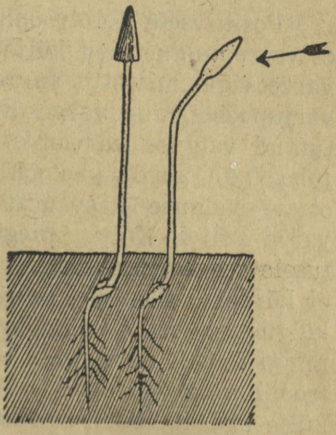
Fototroopiline tundlikkus pole sugugi seostatud klorofülliga. Ka paljude seente sporangiumikandjad ja viljakehad ilmutavad fototroopilisi kõverdusi; veelgi enam — etioolitud idandid on alati palju tundlikumad valguse suhtes kui rohelised. Üldse on pandud tähele, et valguse käes taimede kasvatamine alandab nende fototroopilist tundlikkust, ja seda suuremal määral, mida intensiivsem on valgus; seepärast on varjamata kohtadel kasvanud taimed vähem tundlikud valgusele kui varjus kasvanud taimed; tundlikemateks osutuvad aga päris pimedas kasvatatud taimed, mispärast neid kasutataksegi täpsete fototroopiliste katsete puhul. Katseid endid aga korraldatakse fototroopilistes kambrites, valgustihedates, seestpoolt mustaks värvitud seintega kastides, kuhu lastakse valgust langeda ainult ühe väikese külgava kaudu (joon. 128).

Darwin'i tähelepanuväärsete katsetega, mis on kirjeldatud tema klassikalises töös „Taimede liigutusvõimetest" (1880), näidati esmakordselt, et mõningate taimeorganite juures ilmneb täiesti kindel fototroopilise tundlikkuse lokalisatsioon, aga ka saadud ärrituse edasiandmine teistesse organitesse või sama organi teistesse osadesse, milledes tekib liikumine, s. o. kõverdus. Kõige rohkem katseid korraldas Darwin kanaaria paelrohuga (*Phalaris canariensis*), mis moodustab pimedas üsna pikki torutaolisi koleoptiile, milledesse on peitunud esimene roheline leht. Ühekülgsel valgustamisel annavad need koleop-

tiilid tugevaid positiivselt fototroopilisi kõverdusi. Kui aga katta koleoptiili tipp kinni valgustiheda tupega (mustaks värvitud klaasist või stanniolist), siis kõverust ei teki, kuigi koleoptiili alumine osa on ühekülgselt valgustatud. Ümberpöördult — kui katta kinni koleoptiili alumine osa (Darwin tegi seda niiske liiva abil) ning jätta ühekülgse valguse mõju kätte ainult koleoptiili tipp, siis tekib koleoptiili alumises, varjutatud osas normaalne kõverdus. Siit tegi Darwin järelduse, et koleoptiili ülemisest osast antakse alumisse osasse edasi mingisugune mõjutus, mille toimel tekib kõverdus.



Joon. 128. Kaera idandid fototroopilises kambris



Joon. 129. *Setaria* idandid. Paremal — valguse suunas kõverdunud, vasemal — püsib sirgena, kuna tema koleoptiil on kaetud valguskindla tupega.

Darwini katsed leidsid hiljemini tõestamist ning süvendamist Rothert'i poolt, kes näitas, et kõrreliste koleoptiili alumine osa omab siiski mingisugust — kuigi väga nõrka — fototroopilist tundlikkust, võrreldes selle tipuga. Täieliku tundlikkuse ja kõverdumisvõime eraldumise avastas Rothert etioolitud hirsitaolistel kõrrelistel, eriti *Sorghum*'il ja *Setaria*'l. Nimetatud taimede idud koosnevad kaunis pikast varreosast (mesokotüülist), mille lühike tipposa on pisike torujas koleoptiil, milles peitub esimene roheline leheke. Kui paigutada niisugused idandid fototroopilisse kambrisse, siis kõverdub mesokotüül järsult, kusjuures koleoptiil on pööratud oma tipuga valguse poole; alguses tekib kõverdus kohe koleoptiili all, kuid hiljem

nihkub see kõverdus ärrituse levikut mööda hüpokotüülses osas veidi madalamale.

Just selle objekti juures on võimalik selgesti kindlaks teha, et koleoptiil on valguseärrituse vastuvõtjaks, kuna hüpokotüülne osa ainult kostab koleoptiilist väljunud ärritusele. Nimelt kui katta koleoptiil hoolikalt kinni valguskindla tupega, siis ei toimu kõverdumisi üldse, kuigi seejuures hüpokotüülne osa on valgustatud (joon. 129). Vastupidi — kui katta valguskindlalt idandi hüpokotüülne osa ning jätta lahti ainult koleoptiil, siis tekib kõverdumine sama selgesti kui siis, kui terve idandi varreosa on valgustatud.

Positiivsete fototroopiliste kõverduste mehhanism seisab selles, et varre valgustatud külje kasv on takistatud, võrreldes varjupoolse varreosaga, mistõttu varre valgusepoolne külg osutub lühemaks kui varjupoolne ning vars kõverdub. Kõrvutades seda fakti juba ammu tuntud valguse kasvamist-takistava toimega, paljud autorid, alates juba De Candolle'iga, seletasid varte kõverdumist valguse suunas otsese valguse kasvamist-takistava toimega tugevasti valgustatud varre küljel. Kuna praegu on katseliselt tõestatud, et valguseärritusele reageerib lokaalselt ainult varre tipp, mis ise otseselt sugugi ei kõverdu, siis tuleb eelmist arvamust selles mõttes muuta, et ühekülgne valgustus kutsub esile valgustundlikus varreosas (selle tipus) mingisuguste ainete tekkimist, mis siis liiguvad allapoole kasvavasse tsooni ning kutsuvad seal omakorda esile valgustatud ja varjatud külje kudede ebaühtlast kasvamist.

Esimeseks veenvaks tõestuseks selle Darwin'i poolt esmakordselt väljendatud mõtte kohta olid Boysen-Jensen'i (1910—1911) katsed, mis näitasid, et ühekülgse valgustuse mõjul etioolitud kaeraidandite koleoptiilitipus esilekutsutud ärritus võib anduda edasi allapoole idandi reaktsioonitsooni mitte üksi elavat kudet mööda, vaid ka läbi õhukese želatiinikihi (etioolitud kaeraidandite koleoptiilid on oma eriti kõrge valgustundlikkuse tõttu tavalisteks fototroopiliste katsete objektideks). Ta pani nimelt tähele, et kui ära lõigata koleoptiili tipp ja see uuesti kleepida õhukese želatiinikihi abil sinna tagasi, siis toimub koleoptiili kõverdumine peaaegu samasuguse kiirusega ja intensiivsusega kui juhul, mil koleoptiil on vigastamata. Need tähelepanekud leidsid hiljem kinnitust ning edasiarendamist rea teiste autorite poolt (Paal, Stark, Söding jt.).

Edasised katsed on näidanud, et on võimalik idandi tippu tagasi kleepida mitte ainult endisele, millelt ta lõigatud, vaid ka hoopis võõrale dekapteeritud idandile, kusjuures see viimane mõne aja pärast võõra „pea" all hakkab kõverduma, vaatamata sellele et teda üldsegi

pole ühekülgselt valgustatud. Veelgi rohkem, kaera koleoptiilitippe võib kleepida dekapteeritud teiste kõrreliste idanditele, näiteks nisu, odra, rukki dekapteeritud koleoptiilidele ning kutsuda ka nendes võõrastes idandites esile samasuguseid kõverdumisi, kuigi vahest pisut nõrgemal kujul. Isegi maisi juuretipud, kui neid kleepida dekapteeritud kõrreliste koleoptiilidele, muudavad viimased uuesti tundlikeks ühekülgse valgustuse-ärrituse vastu ning kutsuvad esile kõverdumised.

See näitab, et fototroopilist kõverust esilekutsuv aine pole spetsiifiline, vaid et see on kõikides taimedes üks ja sama. Pärast on läinud korda tõestada, et siin on tegemist sama auksiiniga, mis põhjustab geotroopilisi kõverdumisi ning kasvamisnähtusi.

Läbi vilgukivikillu või stannioli ärritus edasi ei andu. See sunnib arvama, et siin on tegemist mingisuguse aine edasiliikumisega ja mitte elektrilaengu edasiandmisega.

Et kindlaks määrata auksiini edasiliikumisteid fototroopiliste kõverduste korral, Boysen-Jensen toimis oma esimeste katsete juures järgmiselt: ta tegi lõiked koleoptiili eespoolsesse (valgustatud) ja tagapoolsesse külge ning surus nendesse vilgukivikillukesi või stannioli. Selgus, et neil juhtudel, kui lõiked olid tehtud esiküljesse, tekkisid kõverdused normaalselt, kui aga tagaküljesse, siis koleoptiilid ei kõverdunud üldse. Siit jõuti järeldusele, et kasvuhormooni edasiliikumine toimub fototropismi puhul varre tagumist — varjutatud — külge pidi ja et hormooni kogunemine sellesse varrepoolmesse põhjustabki selle külje kiiremat kasvamist ning seega koleoptiili kõverdumist valgusallika suunas.

Kõrvutades kõik andmed fototroopilise ärrituse materiaalse loomuse ja selle edasijuhtimise viiside kohta varem § 78 öelduga varre- või koleoptiilitipus väljatöötatava kasvuhormooni ning selle toime kohta kasvamise kiirusele, võib anda fototroopiliste kõverduste tekkimise kohta järgmise skeemi (Holodnõi-Went'i teooria): Valguseärrituse mõjul toimub valgustundlikus varretipus kasvuhormooni paiknemises vastav muutus. Ühekülgne valgustus kutsub esile varretipu kudede elektrilise polarisatsiooni, nimelt omandab valgustatud külg negatiivse ning varjutatud külg positiivse laengu. Seesuguse polarisatsiooni mõjul liigub kasvuhormooni vool varjutatud külje kudesid pidi alla, mille tagajärjel selle külje rakud venituvad tugevamini välja ning kasvavad kiiremini kui vastaspoolse külje rakud, mille tulemuseks on idandi kõverdumine valguse poole. Kuna kasvuaine on universaalne ja mitte spetsiifiline iga taimeliigi tarvis, siis võib ka võõra taime varretipp kutsuda esile selle kleepi-

misel dekapteeritud varrele viimase fototroopilist kõverdumist just samuti, nagu tema enda tipp. Teised autorid pole pooldanud seda skeemi ning oletavad, et valguse mõjul tekivad spetsiaalsed kasvamist peatavad hormoonid, mis on kasvuhormoonist erinevad (tropohormoonid). Kuid praegusel ajal võib siiski pidada lõplikult tõestatuks, et mingisuguseid tropohormoone pole olemas ja et nii geotroopilised kui ka fototroopilised kõverdused kutsutakse esile hormooni ühekülgse paiknemise tõttu teljeosades (fototropismi korral varjupoolsesse külge ja geotropismi puhul — alumisse), kusjuures selleks hormooniks on kõikidele taimedele ühine kasvuhormoon — auksiin.

Mitte kõik spektri kiired pole ühesuguse fototroopilise toimega. Kõige väiksemat mõju avaldavad punased kiired, sinise spektriosa suunas kiirte mõju tõuseb ning saavutab maksimumi indigosinistes kiirtes (4650 Å), milledest edasi hakkab langema aeglaselt ultravioletsete kiirte suunas.

Ka fototroopiliste kõverduste puhul on rakendatav seesama ärritushulga-seadus, mida me juba vaatlesime geotropismi juures. Nimelt kui valgustada taime ühekülgselt mingisuguse valguseallika abil ja kui katkestada valgustamine enne reaktsiooni ilmumist, siis toimub kõverdumine siiski teatava ajavahemiku järele, mida nimetatakse reaktsiooniajaks. Kõige lühem valgustusaeg, mis on tarvilik palja silmaga nähtava kõverdumisreaktsiooni tekkimiseks, on siingi nn. presentatsiooniaeg. Uurimised on näidanud, et presentatsiooniaeg on otseses sõltuvuses valguse intensiivsusest, nimelt: mida nõrgem on valgus, seda pikem on presentatsiooniaeg, ja nende kahe suuruse korrutis on püsiv ehk konstantne suurus. Nii näiteks sai Blaauw kaera idandite kohta järgmised arvud:

Valguse intensiivsus meeter-küünaldes	Presentatsiooniaeg	Valgusehulk meeter-küünal-sekundites
0,00017	43 tundi	26,3
0,00085	6 „	18,8
0,00477	1 „	17,2
0,0898	4 minutit	21,6
5,456	4 sekundit	21,8
1902,0	0,01 sek.	19,0
26520,0	0,001 „	26,5

Siit järgneb, et valguse hulk, mis on tarvilik reaktsiooni saavutamiseks, osutub konstantseks väga laiapiirilise valguse intensiivsuse kõikumise võimaluste juures. Pärastised uurimused on näidanud, et

ärritushulga-seadus on kehtiv mitte üksi geotropismi ja fototropismi puhul, vaid ka teiste ärritusnähtuste suhtes. Muide on samasugune seadusepärasus kindlaks tehtud ka inimese füsioloogias silma valguseärrituste vastuvõtmise kohta.

§ 88. Kemo-, hüdro- ja termotropism.

Peale raskustungi ja valguse on veel terve rida teisi välisfaktoreid, mis ühekülgsel mõjumisel võivad esile kutsuda kasvavate taimeelundite kõverdumisi. Kõik need tropismid on aga veel väga puudulikult läbi uuritud, peale selle on nende osa taimede elus võrdlemisi väike. Seepärast meie piirdume siin ainult nende põgusa vaatlemisega.

Kemotroopilised kõverdused kutsutakse esile mingisuguse aine ebaühtlase jaotumise tõttu ümbritsevas keskkonnas. Kõige suurema tähtsusega on kemotropism seente ja teiste parasiitsete ning saprofüütsete taimede elus, aidates neid suunata oma hüüfe või imijuuri toiteainete-allika poole. Eristatakse positiivset ja negatiivset kemotropismi. Esimest nendest põhjustavad peamiselt mitmesugused toiteained, nimelt suhkrud, peptoonid, asparagiin, fosfaadid ja ammoniaagiühendid. Negatiivne kemotropism ilmneb vabade hapete ja leeliste, aga ka mõningate soolade, nagu näiteks kaaliumsalpeetri ja magneesiumsulfaadi juuresolekul. Heaks võtteks kemotropismi tundmaõppimisel seente juures on nende eoste väljakülvamine perforeeritud vilgukiviplaadile, mis asetatakse uuritava ainega läbiimmutatud želatiinikihile. Positiivse kemotropismi puhul tungivad seente hüüfid plaadi pooridesse, negatiivse kemotropismi puhul aga mitte. Sama eesmärgiga infitseeris jaapani teadlane Miyoshi taimelehti mitmesuguste lahustega; positiivse kemotropismi puhul tungisid siin seente hüüfid läbi õhulõhede lehtedesse, missugune pilt on väga sarnane sellega, mida võib tähele panna lehtede infitseerimisel parasiitseente poolt.

Üksikute ainete spetsiifiline mõju võib väga sageli muutuda sõltuvuses nende kontsentratsioonist: nimelt liiga kõrgete kontsentratsioonide korral võib positiivne kemotropism muutuda negatiivseks. Seenehüüfide tundlikkus mõningate ainete vastu osutub hämmastavalt kõrgeks; nii annab nutthallitus (*Mucor*) selgesti negatiivseid kemotroopilisi kõverdusi suhkrulahuste puhul, mille kontsentratsioon on kõigest 0,01%.

Analoogilist pilti seente hüüfide kemotropismiga pakuvad ka tolmutorukesed, mis liiguvad emakasuudmelt läbi kaela seemnepungadesse, olles seejuures kaheldamatult juhitud valmivate munarakkude poolt eritatud ainetest. Kui asetada preparaadi veetilgasse kateklaasi

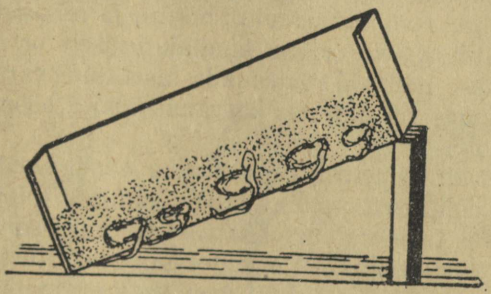
alla koos tolmuterakestega tükike sigimikku, siis kõik tolmutorukesed suunduvad selle sigimikutükikese poole.

Juurte kemotropism on veel puudulikult läbi uuritud. Selle tundmaõppimisel põrkame kokku suurte raskustega, kuna üks ja sama juure ümbruskonnas difundeerunud aine võib avaldada juurele kahesugust mõju: ühelt poolt — ta võib põhjustada selle juurepoolme kiiremat kasvamist, millega ta otseselt ise kokku puutub, ja teiselt poolt — ta võib esile kutsuda tundliku juuretipu spetsiifilist ärritust. Seejuures võivad aga mõlemad toimed olla vastastikku antagonismis. Nii näiteks võib mõni mürkaine, mürgistades tema poole pööratud juurekülge, peatada ühes sellega nimetatud juurepoolme kasvamist ning kutsuda järelikult esile positiivse kõverdumise. Sama aine aga, mõjustades tundlikku juuretippu, võib kutsuda esile ärrituse, mis kasvutsooni sunnib kõverduma hoopis vastupidises suunas. Prodko'l (1911) läks teravmõttelise meetodi abil korda lahutada üksteisest neid mõjutusi; selleks ta paigutas mitmesuguste taimede idandeid želatiinikihti, mida mööda liikus kemotroopiliselt toimiv aine, kusjuures ühtedes katsetes jäi želatiinist välja juuretipp, teistes aga — kasvutsoon. Need katsed andsid Porodkole sellised tulemused, milledest selgus, et anelektrolüüdid ei avalda juurtele üldse kemotroopilist mõju, kuid elektrolüütidel mõjuvad katioonid üldiselt negatiivselt, anioonid aga positiivselt, kuna soola üldmõju vastab katiooni ja aniooni mõju vahele.

Looduslikes tingimustes ei etenda kemotropism juurte kasvamise suuna määramisel kuigi olulist osa, vähemalt mis puutub lahuste tegevusse. Palju suurema mõjuga nendele on õhu ja vee jaotus mullas. Kui määrida õhukindlalt kinni nõu, milles asetseb taime juurestik, ja jätta vabaks ainult pisike auguke, siis suunduvad kõik juured selle augukese poole — vastu hapnikuvoolule. Seda nähtust nimetatakse aerotropismiks ja see pole muud midagi kui kemotropismi erinähtus. Veelgi suurema mõjuga juurte kasvamisele on keskkonna niiskus. Nimelt suunduvad ebaühtlaselt niiskes mullas juured niisketesse mullaosadesse, ja isegi õhus võib tähele panna juurte kõverdumist niiskuse poole (joon. 130). Viimased katsed õnnestuvad aga ainult niisuguses õhus, mis on veeauruga peaaegu küllastatud, kuna juured muidu ära kuivavad. Teiselt poolt ei teki aga täiesti niiskes (täisküllastatud) õhus hüdrotroopilisi kõverdumisi üldsegi, kuna siin kogu ruum on ühtlaselt niiske. Juure hüdrotroopiline tundlikkus on samuti nagu geotroopilinegi koondatud juure tippu.

Ka ebaühtlane temperatuuri jaotus võib esile kutsuda nii juurte kui ka varte kõverdumisi, kusjuures võib eristada positiivset ja

negatiivset termotropismi. Nimelt suhteliselt madalates temperatuurides, mis asetsevad optimumist madalamal, taimeorganid kõverduvad kõrgema soojuse poole; seevastu temperatuuris, mis on optimumist kõrgemal, nad moodustavad negatiivseid kõverdusi ning pöörduvad madalama temperatuuri suunas. Eriti selgesti võib näha juurte termotroopilisi kõverdusi, kui neid kasvatada niiskes saepurus.



Joon. 130. Juurte hüdrotropism. Juured — selle asemel et kasvada otse alla, kõverduvad niiskesse saepurusse.

Taimede reageerimisvõime tundmaõppimist tugevamatele nii keemilistele kui ka termilistele ärritustele raskendab suurel määral juba Darwin'i poolt (1881) avastatud traumatotropismi-nähtus. Nimelt kui vigastada juuretippu tugevasti ühekülgse sisselõikega või happega kõrvetamisega jne., siis saadud ärritus andub edasi juure venituvustsooni ning kutsub siin esile negatiivse kõverdumise. Traumatotroopiline tundlikkus aitab juurel mööda minna tema teel olevatest takistustest ja pole seepärast mitte vähese ökoloogilise tähtsusega. Taimede maapealsete organite juures, eriti idanditel, võib samuti tähele panna traumatotroopilisi kõverdusi, kuid enamasti vaid positiivse iseloomuga.

Erilise seisukoha tropismide hulgas omab nn. autotropism. Selle termini all mõistetakse taimede püüdlust kasvada otsesuunas edasi, milline töötab vastu teiste tropismide kõverdavale tegevusele ja põhjustab seda, et kõverdused, mis on tekkinud mingisuguse välisärrituse lühiajalisel toimel, uuesti sirgeks aetakse, kui need pole kasvamisega veel lõplikult fikseeritud. Autotropism ajab sirgeks ka kõik väikesed juhusliku iseloomuga kõverdused.

§ 89. Nüktinastilised ja seismonastilised liigutused.

Energilised kasvamisprotsessid, mis toimuvad puhkevates pungades, ilmnevad mitte üksi õie üksikosade mõõtmete üldises suurenemises, vaid ka omapärastes kasvamisliigutustes, mida üldnimega kutsutakse nastilisteks liigutusteks ehk nastideks. Meie just praegu tutvusime üht tüüpi kasvamisliigutustega, nimelt tropismidega, mis kutsutakse esile mingisuguse välisfaktori ühekülgse mõju poolt, näiteks valguse või raskustungi mõjul, ja mis avalduvad kõverdustes, millede abil kasvav organ kindlakujuliselt orienteerub antud mõjuteguri suhtes, näiteks rõhtsuunda asetatud vars pöörab oma ladva püstloodis üles või pimedas kasvanud idand pöörab oma ladvad valguseallika poole.

Sellest erinevalt nimetatakse nastideks niisuguseid liigutusi, mis kutsutakse esile difuusselt — ilma kindla suunata toimivate ärrituste poolt, nagu näiteks temperatuuri muutuste või valguse vahetuse mõjul, mis ei vii taimi kindlakujulisele orienteerumisele. Nastiliste liigutuste puhul on vajaliseks eeltingimuseks vastavate organite dorsiventraalsus ehk erikülgsus, s. o. liigutusi sooritavate organite kahekülgne sümmeetria.

Kui seejuures võib tähele panna organi morfoloogiliselt ülemise külje kiiremat kasvamist, siis nimetatakse seda epinastiaks, mis viib näiteks pungade ja õienuppude avamisele. Kiiremat alumise organi poolme kasvamist nimetatakse aga hüponastiaks ja see viib vastassuunalisele liigutusele — mõningatel õitel õiekatete sulgemisele pärast õitsemise lõppu.

Kõige rohkem levinud on nüktinastilised liigutused, s. o. niisugused liigutused, mida kutsub esile päeva ja öö vahetumine. Väga paljud õied avanevad hommikul ning sulguvad õhtul kogu ööks, samuti kui paljud lehedki — eriti liblikõieliste taimede liitlehed — muudavad oma asendit päeva ja öö vahetumisel. Niisugustest liigutustest, mis toimuvad küllaldase korrapärasusega, proovis Linné koostada „taimestiku kella", istutades ühele ümmargusele peenrale taimi, mis umbes vastava kella ajal hommikuti ja õhtuti avasid ja sulgesid oma õied. Niisuguseid liigutusi nimetatakse sageli ka „taimede uinakuks". See nimetus on väga ebasobiv, kuna nendel liigutustel pole loomade uinumisega midagi ühist.

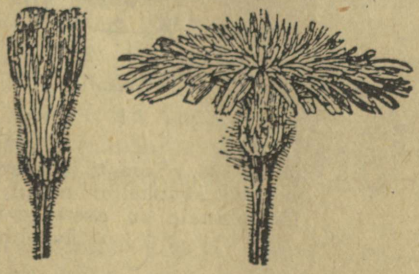
Nüktinastiliste liigutuste põhjuseks võivad olla kas temperatuuri või valguse-intensiivsuse muutused või siis mõlemad koos. Esimesel juhul on tegemist termonastiaga, teisel — fotonastiaga. Tüüpiliseks termonastilise liigutuse juhuks on krookuse või tulbi õite avanemine, mida on kerge näha, kui tuua need taimed väljast külma

käest sooja tuppa: umbes 3—5 minuti jooksul senini suletud õied avanevad kiiresti (joon. 131). Selle liigutuse mehhanism seisab selles, et temperatuuri tõustes hakkavad õielehtede seesmised (morfoloogiliselt ülemised) pinnad kiiresti kasvama ning jõuavad alumistest (välimistest) ette, mispärast õielehed kõverduvad väljapoole ja õied avanevad. Õite pikemal soojas toas viibimisel jõuavad ka õielehtede alumised (välimised) pinnad kasvamises ülemistele (seesmistele) järele, mispärast õied uuesti sulguvad.



Joon. 131. Krookuse õite termonastiline avanemine.

Fotonastiliste liigutuste näitena võib nimetada vesiroosi kroonlehtede ja võilille õisiku avamis-sulgumisliigutusi. Nimetatud taimede juures tekivad liigutused valguse intensiivsuse muutumise tagajärjel ja nende õied-õisikud sulguvad mitte üksi õhtuti, vaid ka pilvise ilmaga (joon. 132). Neid liigutusi on võimalik esile kutsuda ka kunstlikul varjutamisel, näiteks taimede paigutamisel väljast päikesepaistelt hämarasse tuppa. Mõned taimed, nagu aedtubakas, imelill jt., väljendavad vastupidist reaktsiooni, s. o. sulgevad oma õied tugeval valgustusel — keskpäeval — ja avavad need nõrga valgustuse ajal, näiteks õhtuti ja pilves ilmaga.

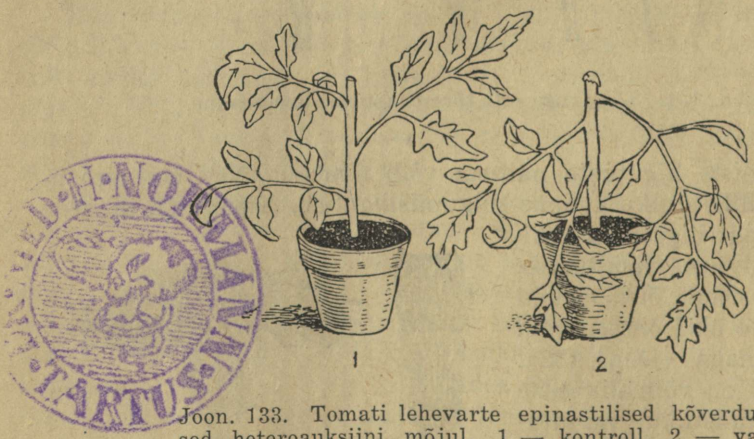


Joon. 132. Võilille õisiku fotonastiline avanemine.

Väga sageli esineb temperatuuri ja valguse kombineeritud toime. Sellel toimel liigutavad oma liitlehtede osi jänesekapsas, ristik ja teised taimed, kusjuures ühtedel taimedel leheosakesed tõusevad ööseks püsti, teistel langevad longu. Need liigutused toimuvad leheliigendite abil ning on vahelduva iseloomuga, s. t. nad toimuvad turgori muutuste tagajärjel liigendosa ülemises ja alumises poolmes. Lehekeste langemisel esineb turgori tõus liigendi ülemises poolmes ja selle langus — liigendi alumises poolmes, lehekeste tõusmisel on nähtused vastupidised.

Nüktinastiliste liigutuste ökoloogiline tähendus õite juures seisab selles, et need soodustavad tolmlemist hea ilmaga ja kaitsevad õie siseorganeid ebasoodsate välismõjude eest. Nüktinastilistele lehtede liikumistele omistatakse sageli tähtsat osa öösise jahtumise tagasihoidmisel. Kuid kuna niisugused liigutused on eriti levinud troopikataimede juures, kus öösise jahtumise hädaohtu pole üldsegi olemas, siis tuleb seda seletust võtta suure ettevaatusega.

Epinastilised ja hüponastilised liigutused on kaheldamatult ebaühtlase kasvuhormooni jaotumise tulemuseks ülemiste ja alumiste kõverduvate organite poolmete vahel, kuid millest tuleb see ebaühtlane



Joon. 133. Tomati lehevarte epinastilised kõverdumised heteroauksiini mõjul. 1 — kontroll, 2 — varre lõikepinnale on asetatud heteroauksiiniga immutatud lanoliinpastat.

hormooni jaotus, see on täiesti selgitamata. Väga huvitavad on kunstlikult esilekutsutud epinastiajuhud (Hitchcock ja Zimmermann, 1935), mis on saadud auksiini viimisega taimedesse, aga ka heteroauksiini (indool-äädikhappe) ning mõningate nendele lähedaste sünteetiliste ainete (indool-võihappe, naftaliin-äädikhappe

jt.) abil. Nii näiteks kui lõigata maha noorel tomatitaimel latv ning lõikepinnale asetada auksiini või heteroauksiini sisaldavat lanoliinpastat, siis lühikese aja järele kõverduvad kõik taime lehed auksiini mõjul tekkinud epinastia tõttu allapoole (joon. 133). Samasugune nähtus tuleb ilmsiks ka samade ainete viimisel taimedesse juurte kaudu, aga ka mõningate gaasiliste ainete — etüleeni, atsetüleeni, CO — mõjul. Väga sageli käib epinastiliste nähtustega kaasas massiline lisajuurte tekkimine tervel varrel, missugusest nähtusest on kõne hiljem § 92.

Kõikidest nastilistest liigutustest on suuremat tähelepanu enesele tõmmanud ning tõmbavad seda ka edaspidigi *seismonastilised* liigutused, mis on vastuseks tõugetele ja raputamistele, mis taime on tabanud.

Niisuguseid liigutusi võib tähele panna paljude korvõieliste õitel, näiteks rukkilillel, mille tolmukaniidid puudutamisel kiiresti kokku tõmbuvad, mis kutsub esile kokkukasvanud tolmukottidest moodustatud toru allapoole nihkumise ning sealt õietolmu väljatõukamise, mis satub pähe sellele putukale, kes on pistnud oma londi õiepõhja. Kukerpuu tolmukaniidid, kui puutuda nende alusel asuvaid erilisi padjandeid, kõverduvad kiiresti ning koputavad oma tolmukottidega vastu emakasuuet. Kõik need liigutused on ühenduses taimede tolmlemisega.

Teistest seismonastilistest liigutustest, mis pole ühenduses tolmlemisega, on kõige rohkem tuntud tundliku ehk häbeliku mimoosi (*Mimosa pudica*) lehtede liigutused, mis oma lehe laseb kiiresti langeda ka kõige nõrgema puudutamise korral, kusjuures liitlehe lehekesed käänduvad kahekaupa kokku (joon. 134). Kui aga raputada taime tugevamini, siis laskuvad kõik lehed korraga longu. Üksiku lehe väga tugeva ärrituse korral, näiteks vigastamisel, põletamisel või löömisel, võib tähele panna üsna kiiret ärrituse edasiandmist taime mööda, kusjuures lehekesed pöörduvad üksteise järele paarikaupa vastamisi sedamööda, kuidas ärrituslaine edasi jõuab, mis võib ühelt oksalt teisele üle minna ning lõppude-lõpuks haarata tervet taime.

Küllalt kõrge temperatuuri juures (mitte alla 25—30°) mimoosi leht suleb lehekesed ja langeb longu mõne sekundi vältel; saadud ärritus andub edasi kiirusega, mis ulatub 15 mm sekundis. Niisugune liikumise kui ka ärrituse edasiandmise kiirus pole omane taimedele, mispärast mimoos, mis esmakordselt Brasiiliast XVII sajandil Euroopasse toodi, sai siin väga ruttu suure kuulsuse osaliseks mitte üksi teadlaste ringides, vaid laias publikus. Mimoosi ärritatavus omab

palju sarnasust loomorganismide ärritatavusega, ja teda võib alla suruda nii jahendamisega kuni 15° ja sellest madalamale kui ka mitmesuguste anesteseerivate ainetega, näiteks eetri ja kloroformi aurudega.



Joon. 134. Mimoosi oks: vasemal — kaks rahulikus olukorras lahtist lehte, paremal — ärrituse tagajärel alla langenud ja lehekesed kokku tõmmanud leht.

Milles seisab seismonastilise tundlikkuse olemus, pole senini selgitatud; on ainult kindlaks tehtud, et see jaguneb taimedes ebaühtlaselt ja et mimoosil osutuvad kõige tundlikumateks kohtadeks liigeste pinnad. Liigutuse mehhanism seisab turgori muutumises liigese ülemises ja alumises poolmes, mis hoiavad mimoosi lehe ülestõstetud seisundis (joon. 134, p). Ärrituse puhul tõuseb protoplasma läbilaskevõime liigese alumises poolmes järsku, ja senini pinguli seisnud raku-kest — mitte enam vastusurvet leides protoplasma poolt — tõmbub kokku ning surub rakust osa rakumahla rakuvaheruumi. Selle järeldusel langeb turgor kiiresti, ent kuna liigese ülemine pool hoiab alal oma pingsuse, siis pöördub liiges allapoole ning leht langeb ühes sellega samuti alla. Rakumahla väljatungimine rakkudest avaldub väliselt selles, et liigese alumine osa

muutub läbipaistvaks rakuvaheruumide täitumise tõttu rakumahlaga. Kui aga lõigata leht varrest saadik maha, anda temale aega ärritusest toibumiseks ja teda siis uuesti ärritada, siis võib näha liigese allapoole kõverdumist ning lõikepinnale veetilga ilmumist. Kui reaktsioon on möödunud, imendub vedelik liigesesse tagasi ning liiges ajab enese sirgeks.

Väga huvitav on mimoositaimedel mehhanism ärrituse edasiandmiseks lehevart ja taimevart mööda. See edasiandmine toimub väga suure kiirusega, kusjuures R i c c a (1916) andmetel see toimub transpiratsioonivoolu sooni mööda. Mimoosi ärritatud osad eritavad nähtavasti soontesse erilist ainet, arvatavasti mõnd oksühapet, mille molekulaarne kaal on umbes 500, ja see aine levib sooni mööda, omastatakse sealt elavate kudede poolt ning kutsub lõppude-lõpuks esile lehtede liigeste kokkutõmbumise. Samasugust ainet on korda läinud eraldada ka teistest liblikõielistest taimedest, millede lehed on võimelised seismonastilisteks liigutusteks.

§ 90. Tolmlemise ja sigitamise füsioloogilised protsessid. Õietolmu idanemine ja tolmutoru kasvamine. Äraõitsemisnähtused. Noorvilja varisemine ja selle põhjused.

Sigitamisprotsess ja sellele järgnev uue taime idandi arenemine on morfoloogilisest ja tsütoloogilisest küljest väga täielikult tundma õpitud. Selle protsessi füsioloogiat tuntakse aga seni väga puudulikult, kuna detailset füsioloogilist analüüsi takistab siin toimuvate protsesside väga suur keerulikkus. Siin olgu märgitud vaid lühidalt kõige tähtsamad saavutused sel alal, kusjuures piirdume ainult kateseemneliste taimede sigitamise vaatlemisega, ja peale selle — meie ei puuduta siin üldse nende protsesside tsütoloogilist ja morfoloogilist külge, eeldades, et need on küllaldaselt valgustatud taimemorfoloogia ja -süstemaatika kursustes.

Sigitusprotsessi eel käib t o l m l e m i s p r o t s e s s, s. o. õietolmu ülekandmine tolmukatelt emakatele, kus toimub õietolmu idanemine. Seejuures tolmutera väliskest (eksiin) lõhkeb või avaneb kindlatest kohtadest ja sisemine kest (intiin) venitub välja pikaks torukeseks ning tungib läbi emakakaela kuni sigimikuni. See tolmutera kasvamine meenutab mitmes suhtes seente eoste idanemist, ja tolmutoru juures avaldub sama selgelt kemotropisminähtus nagu seente hüüfidelgi. Enamiku taimede õietolmuterakesed võivad hakata idanema mitte üksi emakasuudmeil, vaid ka kunstlikus keskkonnas, enamasti suhkrulahustes, millede kontsentratsioon kõigub 2—30% vahel. Vees idaneb ainult üksikute taimede õietolm, suuremal hulgal

taimedest see aga lõhkeb vees ja hääbub. Põhjuseks on siin liiga kõrge osmootne rõhk õietolmuterades.

Kõik õietolmutoru arenemiseks vajalised ained — nii lämmastikku sisaldavad kui ka lämmastikuvabad — on säilitatud õietolmurakus, ja õietolmutoru pikkus sõltub nähtavasti esijoones nendest tagavara-kogustest. Pole aga ka võimatu, et osa toiteaineid tuleb tolmutorusse ka väljastpoolt, s. o. emakakaela kudedest. Peale selle on õietolmutorude kasvamiseks tarvilik mõningate spetsiifiliste ainete olemasolu, mis kuuluvad arvatavasti hormoonide või vitamiinide tüüpi ja mis toodetakse emakakaela poolt, sest et paljudel taimedel kasvab õietolmutoru kaelakudedes palju paremini kui kunstlikes toitelahustes, millistes ta omandab hoopis lühikesed mõõtmed. Samuti idaneb õietolmutera õige paljudel juhtudel hästi ainult samasse liiki kuuluva taime emakasuudmel; võõrasse liiki kuuluvate taimede emakasuudmeil ta kas ei idane üldse või ta idaneb nii puudulikult, et ei ulatu sigimikuni. Paljudel taimedel, mis nõuavad kindlasti risttolmlemist, näiteks viljapuudel, õietolm idaneb väga halvasti sama taime-eksemplari emakasuudmeil, kuna aga võõrastel eksemplaridel samast liigist ja sordist ta idaneb hästi. Oletatakse, et siin tekivad takistavad ained, mis pidurdavad sama õie tolmuterade idanemist, ja et selle tulemusena tekib taimede füsioloogiline isesteriilsus. On huvitav märkida, et niisugune isesteriilsus levib ka kõikide nende taimede õietolmule, mis on saadud vegetatiivsel paljundamisel ühest ja samast lähtetaimest; sel asjaolul on suur tähtsus puuviljakasvatamisel, kuna tema tõttu võib äparduda tervete aedade viljasaak.

Ka temperatuuritingimused õietolmu idanemisel omavad suurt tähtsust tolmlemise edukusele. Nimelt on õietolmuterade idanemisel igal liigil oma kardinaalpunktid, kusjuures miinimum asetseb võrdlemisi kõrgel, mispärast külmad ilmad õitsemisajal võivad väga halvasti mõjuda viljade saagile. Vihmade ja udude kahjulikku mõju seletatakse sellega, et märjaks saanud õietolm lõhkeb ning hävib. Peale selle uhutakse emakasuudmeilt maha õietolmu idanemiseks tarvilikud suhkrud ja teised ained.

Kuna õietolmuterad vastavad õieti puhkavatele eostele, siis nad võivad mõne aja kestel säilitada oma idanemisvõime. Selle perioodi kestus sõltub nii taime spetsiifilistest omadustest kui ka säilitamise tingimustest: nimelt enamiku taimede õietolm säilib kõige kauemini kuivas ja jahedas ruumis, sageli läheb korda idanemisvõimelist õietolmu säilitada eksikaatoris mitu kuud. Kuid kõrreliste õietolm, samuti ka mõne teise taime oma, moodustab teissuguse füsioloogilise tüübi: nende õietolmuterakeste kestad lasevad kergesti vett läbi ja

kuivas õhus kuivab niisugune õietolm ruttu ning hävib. Seepärast tuleb seda alal hoida niiskes õhus, kuid ka niisugustes tingimustes on tema eluiga väga piiratud. Küsimus õietolmu eluiga soodustavatest tingimustest omab väga suurt praktilist tähtsust, eriti kui soovitakse teostada kunstlikku risttolmlemist taimede juures, mis õitsevad eri-aegadel.

Jõudnud seemnepungani või õigemini lootekotini, õietolmutoru lõhkeb ja tema kaks generatiivset tuuma toimetavad sigitamise, kusjuures üks nimetatud tuumadest ühineb munaraku tuumaga ning teine — lootekoti tuumaga. Kohe pärast seda algavad sigitatud rakkude jagunemisprotsessid, mispuhul esimesest sugutatud rakust (munarakust) areneb seemne idu ning teisest — endosperm. Ilma sigitamata nende rakkude jagunemist harilikult ei toimu (välja arvatud partenogeneesi juhud, millede juures me siin ei peatu), millest võib järeldada, et sigitamisel kõrvaldatakse mingisugune pidur, mis peitub valminud munarakus ja mis takistab selle edasi-arenemist.

Milles just see pidur seisab ja mil viisil sigitamine seesuguse takistuse kõrvaldab, sellest kõigest on väga vähe teada. Katsed loom-objektidega kui ka vetikate vabaltujuvate munarakkudega on näidanud, et on võimalik mitmesuguste keemiliste ärritustega, erijuhtudel ka mineraalsooladega, kutsuda esile kunstlikku partenogeneesi, s. o. sigitamata munaraku jagunemist. Siit võib teha järelduse, et ka kõrgemate taimede tolmutoru generatiivne tuum kannab eneses mingisugust keemilist vahendit, mis viib munaraku edasisele arenemisele.

Sigitamise järeldusena algab mitte üksi idu ja endospermi arenemine, vaid ka veel terve rida teisi muutusi nii seemnepungas kui ka teistes õieosades. Seemnepunga kestad hakkavad kasvama ning moodustavad lõppude-lõpuks seemnekestad; ka sigimiku seinad hakkavad kasvama ning nendest kujuneb vili, kusjuures viimase kujunemisest võtab mõnikord osa ka õievarretipp ehk õiepõhi. Samal ajal õie teised osad — tolmukad, kroonlehed, tupplehed — surevad ära, kuivavad ning varisevad maha.

Otseselt viimatinimetatud osad ei võta osa sigitamisprotsessist ja kõiki neid muutusi tuleb vaadelda kui omapärast induktsiooni, mis väljub arenevast idust (või idudest, kui on tegemist paljuseemnelise viljaga), kusjuures on rohkesti põhjusi oletuseks, et siin on tegemist keemilise induktsiooniga, s. o. et sigitatud munarakk eritab endast mingisuguseid hormoone, mis difundeeruvad ümbritsevatesse kudedesse ning kutsuvad esile nende kasvamise.

Väga huvitav on fakt, et paljudel taimedel äraõitsemisnähtused algavad juba enne sigitumist, kuid siiski pärast tolmlemist, siis, kui tolmutorud alles hakkavad tungima emakasuudme koesse. Eriti selgesti võib neid nähtusi vaadelda orhideede (käpaliste) juures, kus tolmlemata õied jäävad kauaks püsima värsketena, kuid õitsevad kiiresti ära, kui viia õietolmu nende suudmeile. Nagu Fitting'i (1909) uurimused on näidanud, esineb samasugune efekt ka tolmlemisel võõra õietolmuga, mis pole suuteline esile kutsuma sigitamist, aga ka surnud õietolmuga tolmutamisel. Viimane asjaolu näitab selgesti, et siin äraõitsemist põhjustavad mingisugused õietolmuterakestest väljadifundeeruvad ained. Võimalik, et siingi on tegemist sama auksiiniga, mida õietolmus leidub rohkesti.

Mõningatel juhtudel võivad keemilised stiimulid sigimiku edasiarenemist võimaldada ka ilma seemnepungade (munarakkude) sigitamata, kuna sel korral seemnepungad muidugi edasi ei arene. Selle tulemusena tekivad seemnetud viljad, mis on iseloomulikud mõningate kultuurtaimede juures, nagu banaanidel, mõningatel viinamarjasortidel (kišmiš, korindid), pirnidel, õuntel jt. Seda nähtust nimetatakse partenokarpsuseks. Viies sigitamata õite sigimikku heteroauksiini, läks ameerika füsioloogil Gustavson'il (1937) korda saavutada võrdlemisi head viljade kasvamist, s. o. kutsuda esile kunstlikku partenokarpsust.

Kaugeltki mitte kõik kasvama hakanud sigimikud (noored viljanupud) ei arene valminud viljaks. Õige sagedasti suur osa nendest jääb varsti oma kasvamises ja arenemises seisma ning variseb. Eriti hästi on niisugune noore vilja varisemine tuntud viljapuude juures, aga ka puuvillapõõsal, kusjuures sageli heidetakse puu küljest ära võrdlemisi suured viljad, mis on peaaegu täiesti valminud. Niisuguse viljade varisemise peapõhjuseks on taime puudus toiteainеist, mida kulub palju rikkalikul ja ühtlasel viljakandmisel. Paljudel kultuurtaimedel tekib kaugelt rohkem õisi ning nendest pärast õitsemist noori vilju, kui taim neid olemasolevate toiteainete tagavarade ja tekkivate assimilaatide arvel suudab viia valmimiseni. Väga tõenäolik, et siin on puudus mitte ainult toiteainetest, — süsivesikutest, valkudest, õlidest jne., vaid ka spetsiifilistest hormoonidest, mis juhivad nende ainete edasiliikumist valmivatesse viljadesse. Selle tagajärjel algab võitlus toiteainete pärast noorte viljade eneste vahel, kusjuures kõige enne saavad kannatada kõige nõrgemad ning hiljemini-loodud viljad, mis ei saa enam toiteaineid ning siis puu küljest maha heidetakse. Viljade varisemine ehk äraheitmine on aktiivne füsioloogiline protsess, mis väljendub risti läbi viljavarre

viimase kudesid läbilõikava korkkoe tekkimises, mis seejärele ise pooldub, mille tagajärjel vili oma raskuse mõjul variseb.

Kuna viljade varisemine toimub võrdlemisi hilja, mil suur hulk toiteaineid on nendesse juba üle rännanud, siis käib sellega kaasas suur väärtuslike ainete kaotsiminek, ja aianduses püütakse seda vältida õigeaegse viljade harvendamise teel või ka osalise kandvate viljaokste äralõikamise kaudu. Kui soovitakse aga saada eriti suuri vilju, siis jäetakse viljapuude külge võimalikult vähesel arvul vilju ning kõrvaldatakse kõik teised — kõige parem veel enne nende loomist. Niisugust reguleerimisvõtet kasutatakse nii puuvilja kui ka aedvilja juures (kordon-viljapuude kultuurid, tomatite kepikultuurid jne.). Kuna aga ka kiiresti kasvavad vegetatiivsed võsundid tarvitavad rohkesti toiteaineid, siis on kasulik ka nende liigset kasvamist takistada ning needki enamikus maha lõigata. Sel asjaolul põhineb tomatite ja maisitaimede võsundite mahalõikamine, viljapuudel vesivõsude äralõikamine jms.

Uutes puuvillarajoonides, kus vegetatsiooni-ajajärk on lühike ja palju loodud viljakapsleid ei suuda valmida, on suure tähtsusega akad. Lõssenko poolt väljatöötatud võte, mis seisab puuvillapõõsa ladvakasvude ning kõrvalpungade ja võrsete äralõikamises, pärast seda kui on loodud juba küllaldasel hulgal viljakapsleid. See võte soodustab saagi valmimist ning takistab viljade enneaegset varisemist.

Kuiva kliima tingimustes võib viljade varisemine toimuda puuduliku veevarustuse tõttu kas mulla liigsel kuivamisel või kuivade tuulte tagajärjel. Samasugust viljade äraheitmist võib sageli tähele panna puuvillakultuurides nende kunstliku niisutamise puhul, kui suve algul toimetatud rikkalikule niisutamisele järgneb kas liiga pikk niisutamise vaheaeg või liiga tugev põud. Üldse igasugune elutingimuste halvenemine või nende järsk muudatus viljade loomise ajajärgul võib väga kergesti esile kutsuda viljade varisemist, mispärast sellel taimede vastutusrikkal eluperioodil tuleb nende eest kõige rohkem hoolitseda.

§ 91. Taim kui tervik-organism. Korrelatsiooninähtused.

Taime üksikud osad omavad märksa suuremal määral iseseisvust kui loomorganismi üksikud osad. Kõigile on tuntud taimede paljundamine pistikutega, millest pikemalt on juttu hiljem, mis näitab, et väike lõik taime küljest, kui see aga omab punga (s. o. kasvukuhikut), võib taastada kõik puuduvad elundid ning muutuda iseseis-

vaks taimeks; mõningatel taimedel võib isegi väike lehetükk, varre- või juurelõik moodustada pärast emataime küljest eraldamist uue kasvukuhiku ja sellest terve uue taime. Ning on põhjust oletada, et õieti iga kõrgema taime rakk on võimeline taastekkimisel moodustama uut taime, ja kui seda alati pole võimalik näha, siis vaid seepärast, et meie ei tunne veel kõiki tingimusi ega oska neid ka õigesti valida, et niisugune taasarenemine võiks toimuda.

Sellel taimeosade isetegevusel põhinebki rida võtteid taime üksikute füsioloogiliste protsesside tundmaõppimiseks. Õppides tundma hingamist, fotosünteesi, transpiratsiooni ja teisi taime funktsioone, meie juba nägime, et neid uuritakse väga sageli taime küljest eraldatud okste või isegi lehtede tegevuse kaudu, kusjuures sellise meetodi vajalikuks eelduseks on vaid see, et niisuguste osade eraldamine ei või kutsuda esile olulisi muutusi nendes toimuvates protsessides. Ja lõppude-lõpuks on paljudel kujunenud kindel veendumus, et taimorganism polegi ühtlane tervik, vaid et see on üksikute osade koloonia, mis on väga nõrgalt üksteisega seostatud.

Niisugune kujutlus on täiesti ebaõige. Vaatamata sellele et taime üksikud elundid võivad tõesti jätkata iseseisvat elu ka veel pärast emataime küljest eraldamist, kogu taimorganism on siiski üksainus tervik, mille kõik osad on vastastikku koordineeritud ning avaldavad üksteisele vastastikust mõju. Meil on olnud korduvalt võimalusi niisuguse seose märkimiseks. Nii näiteks, vaadeldes taimede veemajandust, me nägime, et juurte veeimemine sõltub esijoones transpireerivate lehtede imemisvõimest ja et transpiratsiooni edukus omakorda sõltub jälle rohkest vee tulekust taimede juurtesse. Nagu märgitud, sõltub soolade tungimine juurtesse lehtedes toimuva assimilatsiooniprotsessi käigust ja orgaaniliste ainete väljatöötamine lehtedes ning eriti nende ainete kasutamine kasvamisel sõltub väga tugevasti lämmastiku ja mineraalainete juurdevoolust juurte kaudu mullast.

Niisuguste taimeosade vastastikuse teenindamise ehk abistamise näiteid võiks tuua palju enam, kuid mitte üksi selles ei ilmne taimeosade vastastikune seostumine. See ilmneb nimelt väga selgesti taimede kasvamisprotsesside juures.

Selgeks näiteks niisuguse sõltuvuse kohta on kasvava ladva mõju madalamal-asetsevatele pungadele. Väga paljude taimede vars, näiteks päevalille oma, ei harune, kuigi iga lehe kaenlas on olemas pung. Need pungad püsivad kogu taime eluea vältel „magavas ehk uinuvas“ olekus ja pärast seemnete valmimist sureb terve taim koos nende pungadega, mis polegi saanud avaldada oma võimet edasikasvamiseks.

Kuid on tarvis vaid ära lõigata kasvava päevalille latv, kui kõik need uinuvad pungad — või vähemalt paljud nendest — hakkavad kasvama ja moodustavad harusid, milledest igaüks lõpeb väiksema õisikuga ning annab mõnesuguse hulga seemneid, nagu kompenseerides seega suure ladvaõisiku kaotsiminekut, mis oleks pidanud kroonima varre tippu.

Samasugust ladva mõju madalamal-asetsevatele taimeosadele võib väga selgesti tähele panna puuliikide juures. Seda on eriti soodus jälgida okaspuudel, mida iseloomustab korrapärane okste asetus. Näiteks männil lõpeb tüvi ladva tipp-pungaga, mille aluse ümber asetseb pärg kõrvalpungi, arvult 4—5. Kevadel pungade puhkemisel arenevad nendest küünalsirged kasvud, kusjuures pea- ehk tippvõsu kasvab edasi püstloodis temale omase negatiivse geotropismi mõjul, kuna külgvõsud kasvavad kõrvale teatava kindla nurga all.

Kui vigastada tipp-punga, siis avaldub see kohe külgpungade kasvamise iseloomus. Osa nendest, sageli koguni kõik, hakkavad edasi kasvama kindlalt püstloodis — samas suunas, milles kasvas peavõsu, ja selle tulemuseks on peatelje asendumine ühe kõrvalteljega (külgvõsuga) või siis mitme püstikasvava ladvaharu tekkimine, s. o. paljuladvalisus. Kui kõrvaldada männil terve latv kõikide pungadega, siis ladva funktsioon läheb üle ühele või mitmele kõrvalharule, ja nende ladvad, mis senini kasvasid viltu, hakkavad kasvama selgesti püstloodis.

Niisuguseid juhte taimeosade vastastikusest mõjust nende kasvamisele nimetatakse korrelatsiooniks. Nende nähtuste olemus oli väga kaua ebaselge, mis andis põhjust nende mitmesugusteks vitalistlikeks seletusteks. Praegusel ajal on selgitatud, et siin on tegemist hormonaalsete nähtustega, s. o. kasvamisnähtuste reguleerimisega spetsiifiliste keemiliste agentide kaudu. Varre tipp töötab välja isesugust ainet, mis hoiab tagasi kõrvalpungade kasvamist ja surub need „uinuvasse" olekusse. Ladva kõrvaldamisega jääb ära niisuguse aine vool, ja külgpungad hakkavad kiiresti kasvama. Selleks aineks on uuemate uurimuste järgi aine, mis on identne kasvuaine — auksiiniga (vt. § 78).

Juuresüsteemi arenemisel võib tähele panna analoogilist nähtust. Kasvav juuretipp takistab külgjuurte tekkimist oma otseses läheduses ja juurte harunemine algab alles võrdlemisi kaugel tipust. Kui aga kõrvaldada juure tipp, siis algab kohe jõuline külgjuurte arenemine. See nähtus on juba ammu tuntud aianduse praktikas ning nn. pikkimise, s. o. noorte seemikute laiali-istutamise tähtsus ei

seisa mitte üksi igale taimele laiema kasvupindala andmises, vaid ka nende juuresüsteemi kasvamise iseloomu muutmises.

Pikkimisel näpistatakse ära peajuure tipp, mis tungiks muidu liiga sügavasse mullasse, kus sisaldub vähem toiteaineid ning kus ta saab kastmisel vähem niiskust, kuid selle asemele kasvab nüüd terve kimp külgjuuri, mis arenevad pinnalähedasemates kihtides. Niisugune juuresüsteemi ehitus hõlbustab pikitud taimede edasist ümberistutamist põllule või peenrasse.

Ümberistutamiskultuure kasutatakse juba muinasajast saadik, eriti karmimates kliimalistes tingimustes. Harilikult kasvatatakse idandid lavades või kasvuhoonetes ette juba külmal ajal, kevade alguses, mil valgust on taimede heaks kasvamiseks ja toitumiseks juba küllaldaselt, kuid temperatuur on vabas õhus veel liiga madal. Soojade ilmade saabumisel istutatakse noored taimed välja vabamaasse. Sel viisil on võimalik tunduvalt pikendada vegetatsiooniaega ning kasvatada isegi kaugel põhjas niisuguseid lõunamaa taimi, nagu kurke ja tomateid. Väljaistutatavate taimede juurdumise edukuseks karmimasse vabamullasse istutamisel on vajalik, et juurestik oleks koondatud võimalikult kitsamale mullamahule. Selle eesmärgiga kasutatakse mitte üksi taimede pikkimist, vaid mõnikord veel nende juurestiku kärpimist.

Praktikute seas on levinud üsna laialiselt veendumus, et seemikute ümberistutamine annab võimaluse mitte üksi pikendada taimede vegetatsiooniaega, vaid see kiirendab taimede kasvamist ning tõstab saagiandi, olles seega mingisuguseks eriliiki stimulaatoriks. Nimetatud põhjusel tekkis oletus viia ümberistutamismenetlus ka põllutaimede kasvatamise praktikasse, näiteks kõrsviljade kasvatamisel, kusjuures leiutati selleks isegi vastavad ümberistutamismasinad. Niisugune liikumine ümberistutamiskultuuride kasuks teravilja kasvatamisel levis üksvahe suuresti Saksamaal; meil oli selle tuliseks pooldajaks ja reklaamijaks D e m t š i n s k i.

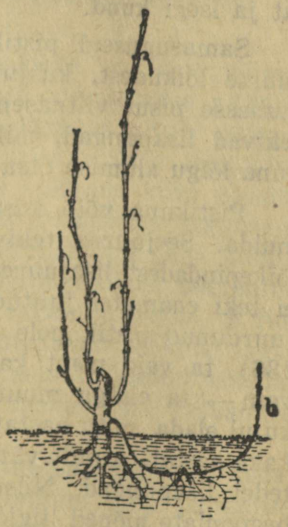
Täpsel järeleproovimisel ümberistutamiskultuuride pooldajate lubadused ei leidnud aga praktikas kinnitamist. Ümberistutatud taimede jõulisem arenemine seletus sellega, et ümberistutamisel asetatakse taimed palju kaugemale üksteisest kui reaskülvi puhul. Kui aga arvutada saagid ümber maapinna ühikutele, siis selgub alati, et ümberistutatud taimed ei anna igatahes mitte suuremaid saake kui külvatud taimed ja et seejuures suured kulud tööjõule ning masinatele ei leia kuskilt tasumist. Täpsed füsioloogilised katsed, mis sooritati Taimekasvatuse Instituudis I. V. K r a s s o v s k i poolt, näitasid samuti, et igasugune ümberistutamine, mis kutsub esile

ajutist kasvamise seisakut taimedel ning ainete kulu juuresüsteemi taastamisel, on alati seotud vegetatsiooniaja pikenemisega ning saakide vähenemisega. Seepärast tal on mõte ainult neil juhtudel, kui varajaste sügiskülmade või kuivade perioodide tulekuga vegetatsiooniaeg kipub jääma lühikeseks ega võimalda taimedel oma arenemisega lõpule jõuda ja kui on tarvilik taimi ette kasvatada kitsal maa-alal klaasi all juba külmal ajal.

§ 92. Kunstlik taimede paljundamine pistikutega ja võsunditega. Restitutsioon ja polaarsus. Juuretekkimist soodustav hormoon — risokaliin.

Selle tunduva füsioloogilise iseseisvuse juures, mida omab peaaegu iga taimeosa ning isegi selle üksikud rakud, nad võivad suurel määral taastada kõiki puuduvaid elundeid ning muunduda uuteks isenditeks. Seda omadust kasutatakse laialt põllumajanduses, eriti aianduses — viljapuude ja köögiviljataimede kasvatamisel, ja alates juba iidsetest aegadest kasutatakse siin tervet rida taimede kunstliku paljundamise võtteid. Kunstliku paljundamise all mõistetakse nisugust paljundamist, kus kasutatakse mitte taimede endi poolt spetsiaalselt selleks moodustatud sugulise või suguta paljunemise elundeid, vaid kus kasutatakse igat taime vegetatiivset osa.

Kunstlikest taimede paljundusvõtteist kuulub kõige levinumate hulka paljundamine p i s t i k u t e g a ja v õ r s i k u t e g a. Pistikuks nimetatakse igat varre, juure või isegi lehe osa, mis taime küljest eraldatuna ning soodsatesse kasvutingimustesse asetatuna võib areneda uueks isendiks. Kui aga niisugune osa kas või ajutiselt esimesel juurdumisastmel jäetakse ühendusse emataimega, siis teda nimetatakse võrsikuks. Üht kui teist võtet kasutatakse laialt puuviljakasvatuses ja aianduses, kusjuures võrsikuid kasutatakse sel juhul, kui pistikud vastavast taimest halvasti juurduvad, näiteks viinapuul, sarapuul, mustal mooruspuul, karusmarjal jt. Võrsiku saamiseks koolutatakse tavaliselt taime oks maha ning kaetakse teatud ulatuses mullaga, kuna tema latv pööratakse ülespoole ning jäetakse mulla alt välja. Mulla alla maetud osa annab lisajuuri, ja



Joon. 135. Viinapuust võrsiku (b) saamine.

pärast juurdumist teda võib emataime küljest lahti lõigata (joon. 135). Mõnikord ei toimu ka niisugustes tingimustes juurdumist, siis tuleb teha mulla alla maetavale oksaosale sisselõiked või eraldada rõngakujuliselt selle ümbert koor. Lõikest ladva pool tekib puhetis, ja sellest kohast tekivad juba ka juured.

Taime küljest eraldatud pistikud, mis on kas lehtedega varustatud varreosad või siis lehtedeta pistoksad, pistetakse alumise otsaga teatud sügavuselt mullasse, kusjuures on soovitatav võtta võimalikult kobedat mulda või isegi liiva ning paigutada pikemad pistoksad või ka pistikud sinna poolviltu, et alumine ots ei osutuks liiga sügavalt mulla alla maetuks. See on tarvilik seepärast, et haava kinnikasvamisel kui ka juurte tekkimisel tõuseb nendes osades hingamisprotsessi intensiivsus, mispärast peab olema sinna õhu juurdepääs vaba. Peale selle on jõudsaks juurdumiseks tarvilik veel kõrge õhuniiskus, et pistikud enne juurdumist ära ei kuivaks, s. o. enne kui neil tekib oma juuresüsteem. Eriti oluline on viimane tingimus lehtedega varustatud pistikute puhul. Seepärast hoitakse juurduma pandud pistikuid kas lavades või pikkimiskastides, mis on pealt klaasiga kaetud, või neid kaetakse koguni klaaskupliga — kuni nad on täiesti juurdunud. Mõningate taimede pistikud ja pistoksad juurduvad kiiresti — näiteks paju ja papli pistikud — juba mõne päeva jooksul, teised aga — näiteks okaspuude ja kameelia pistikuid — vajavad selleks mitu nädalat ja isegi kuud.

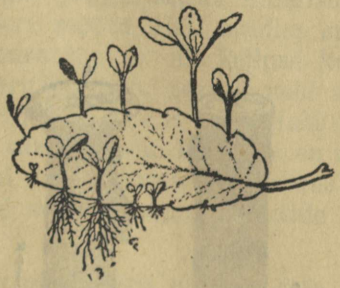
Samasuguseid pistikuid võib mõnedel taimedel valmistada ka juurte lõikudest, kusjuures need paigutatakse juurdumiseks üleni mullasse pisut viltuasendis; niisuguste juurelõikude ülemistel otstel tekivad lisapungad, milledest sirguvad maapinnale uued võsundid, kuna lõigu alumise otsa juures tekivad juured.

Pistikuna võib kasutada ka lehte, pistes see vartpidi niiskesse mulda. Seejuures tekivad enamatel juhtudel — nagu vartelgi — lõikepindadest lisajuured, kuid kuna lehtedel puuduvad pungad, siis ei teki enamatel juhtudel lehepistikutel varre-elundeid ja niisugune juurdunud pistik pole suuteline arenema iseseisvaks taimeks (joon. 136), ta vaid pisut kasvab suuremaks, kuid — mis kõige huvitavam — ta eluiga muutub palju pikemaks ning ta võib niisugusel kujul elada mitu aastat, kuna ta iga puu küljes on kõigest üks kuni kaks aastat. Ainult vähestel taimedel võivad tekkida äralõigatud lehtedel lisapungad. Niisugustest taimedest on kõige rohkem tuntud begooniate mõned liigid. Kui asetada niisuguse begoonia leht niiskele liivale ning teha lõigud läbi jämedamate roodude, siis tekivad nende lõikude kohtadesse pungad, millistest võivad areneda uued taimed.

Niisugune begooniate paljundamine lehetükkide abil on tavaline võte aianduses. Lehepungi võivad moodustada veel ka mõned teised taimed, nagu jürilill — *Cardamine*, *Bryophyllum* (joon. 137), tomat, hüatsint jt.



Joon. 136. *Aucuba japonica* juurdunud leht.



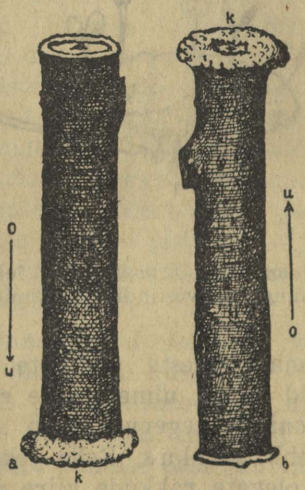
Joon. 137. *Bryophyllum*'i lehepungadest võsundite tekkimine.

Taime küljest eraldatud sageli üsna pisikeste pistikute võimet taastada kõiki teisi puuduvaid elundeid ja osi nimetatakse r e s t i t u t s i o o n i k s. Taimede restitutsiooniline tegevus algab sellega, et lõikepinnale tekib h a a v a k u d e ehk k a l l u s. Selle tekkimine toimub haavapinna otseses läheduses olevate rakkude kiire pooldumise ning paljunemise tagajärjel, kusjuures hakkavad jagunema isegi niisugused rakud, mis enne haava tekkimist olid juba ammu kasvamise lõpetanud. Eriti energiliselt toimub kalluse tekkimine floeemi pindade otseses läheduses. Sellest on tekkinud oletus, et floeem sisaldab spetsiaalseid hormoone, mis soodustavad rakkude jagunemist. Haava tekkimisel satuvad need hormoonid floeemi lähedal asetsevatesse rakkudesse ning kutsuvad esile nende kiire kasvamise ja jagunemise.

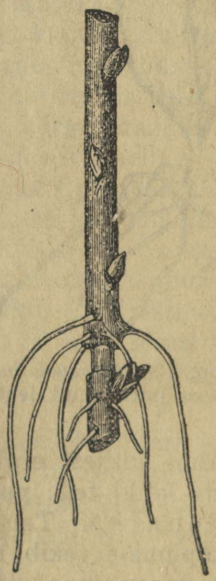
Tekkiv haavakude ehk kallus on indiferentne parenhüümne kude, milles hiljem eralduvad juhtelemendid ja kambium ning pannakse alus kasvukuhikutele, milledest tekivad lisajuured. Suurel arvul tekivad lisajuured ka pistikus asetsevast kambiumist, uued võrsed arenevad aga kallusest väga visalt, ja seepärast on edukaks pistoks-

tega paljundamiseks äärmiselt tähtis, et pistoksal oleks vähemalt ükski pung küljes, mis võiks areneda uueks võrseks. Huvitav on märkida, et pistokstel annavad väga kiiresti võrseid nn. uinuvad pungad, mis ilma lõikamiseta poleks hakanud arenema paljude aastate vältel.

Kui võtta pistoksana oksa keskelt lõigatud lühike tükk, millel on kaks ühesuurust lõikepinda, siis tekib selle alumisel otsal kallus palju kiiremini kui ülemisel lõikepinnal. Siin ei seisa aga asi sugugi mitte, nagu võiks arvata, toiteainete vajumises alumise otsa juurde.



Joon. 138. Papli pistoksad niiskesse õhku üles riputatult: vasemal — normaalses, paremal — ümberpööratud asendis. Kalluse tekkimise polaarsus.



Joon. 139. Rõngastatud koorega pajuoks juurtega, mis on tekkinud peamiselt koorerõngast kõrgemal.

Kui niisugune pistoks asetada mullasse ümberpöördult, s. o. nii, et selle morfoloogiliselt alumine (juurepoolne) ots on pööratud ülespoole, siis tekib haavakude ikkagi palju kiiremini ning suuremas ulatuses morfoloogiliselt alumise (pistoksal antud juhul ülemise) otsa lõikepinnal, vaatamata sellele et siin raskustung mõjub vastupidises suunas (joon. 138). Seda teljeorganite omadust isegi lühikestes lõikudes reageerida morfoloogiliselt vastupidistes otstes erinevalt nimetatakse polaarsuseks.

Polaarsus ilmneb selgesti nii pistokste juurte moodustamisel kui ka pungade kasvamisel. Nimelt — kui riputada niiskesse ruumi pistoks kasvama, siis tekivad sellel juured peamiselt alumisest otsast ja varre võsundid nendest pungadest, mis asetsevad ülemise otsa ligidal. Kui riputada pistoks üles ümberpöördult, siis ka sel korral tekivad juured ikkagi tema morfoloogiliselt alumise otsa lähedusest, kuigi see ots osutub nüüd pistoksa ümberpööramise tõttu ülemiseks, ning varremoodustised — pistoksa morfoloogilise ülemise otsa pungadest. Kui aga võtta pistoksal keskosa ümbert koor ringikujuliselt ära, siis on sellel just samasugune mõju, nagu pistoksa poolekslõikamisel. Siit võib teha järelduse, et polaarsuse põhjus seisab mingisuguste ainete kogunemises, mis liiguvad koort mööda alati kindlas suunas ning mis stimuleerivad oma kogumiskohtades nii kalluse kui ka juurte arenemist. Uuemad autorid, eriti Loeb, peavad neid aineid hormoonideks. Loebi arvates tekivad juuritekitavad hormoonid lehtedes ning valguvad sealt alla tüve ehk varre kaudu. Kuni oks on ühenduses tüvega, ei teki temal juuri. Kui aga lõikame hormoonide äravoolamistee katki, siis nad kuhjuvad selle lõikepinna juurde ning kutsuvad seal esile juurte tekkimise.

Kui võtta paju pistoksal rõngakujuliselt ära alumise otsa läheduses koor 1—2 cm laiuselt ning asetada pistoks pärast seda vette niiviisi, et koorest vabastatud koht jääks niiskesse õhkkonda, siis tekivad lisajuured palju kiiremini, paremini ja suuremal arvul rõngastatud kooreosast kõrgemal (joon. 139). Kontroll-pistoksal aga arenevad juured kõige paremini ning suuremal arvul kohe alumise otsa juurest. Muidugi etendab siin mõnesugust osa ka äravõetud koorerõnga poolt toiteainete allavoolamise takistamine, kuid kõige suurem tähtsus on siin siiski juuri-tekitavate hormoonide takistamisel.

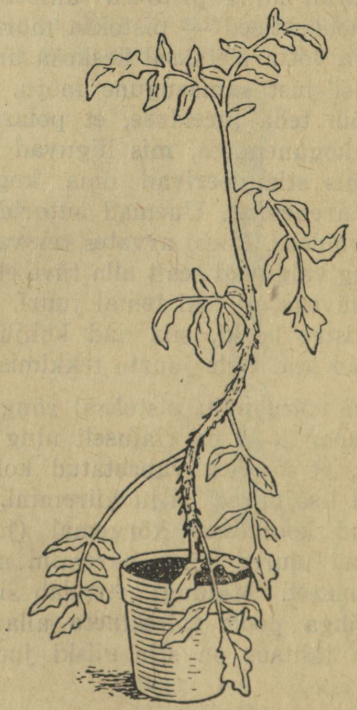
Viimasel ajal on belgia teadlasel. Bouyin'il ja hollandi uurijal Went'il läinud korda tõestada juuri-tekitava hormooni olemasolu, mida nad nimetavad risokaliiniks. Nende vaatluste kohaselt töötatakse risokaliin välja lehtedes fotosünteesiprotsessil. Seega on seletatav juba ammu tuntud fakt, et taimedel, mille pistoksad raskesti juurduvad, on suure tähtsusega, kui jätta nende pistokstele külge vähemalt ükski roheline leht ja asetada nad juurduma valguse kätte: siis nad juurduvad kiiremini. Tugevasti soodustab juurdumist ka pistoksa alumise otsa koore rõngastamine või traadiga kinni pigistamine veel emataime küljes, enne pistoksa äralõikamist (Jeremejev, 1933). Sel viisil pidurdatakse risokaliini äravool, mis soodustab takistuskohast kõrgemal juurealgmete moodusta-

mist. Pärast emataime küljest lahtilõikamist ja mullasse asetamist hakkavad pistoksal juurealgmed kiiresti edasi arenema.

Edaspidised uurimused on viinud paljusid autoreid arvamusele, et risokaliin on identne auksiiniga ja et juurte tekkimist pistikutel ning pistokstel kutsub esile seesama kasvuhormoon, mis reguleerib kasvamisnähtusi. Peale selle on selgunud, et mitte ainult loodus-



Joon. 140. Juurte tekkimine tomatitaime varrest pipetiga sinna viidud heteroauksiinilahuse mõjul.



Joon. 141. Massiline juurte tekkimine ja lehevarte epinastia tomatitaimel CO mõjul.

likult taimedes tekkinud auksiin, vaid ka indool-äädikhape (heteroauksiin, vt. joon. 140) ja veel terve rida sünteetilisi aineid (indoolvõihape, antratseen-äädikhape, naftaliin-äädikhape jt.), aga ka gaasilised ained — etüleen, atsetüleen ja CO — võivad soodustada lisajuurte moodustamist, mõnel juhul isegi nii rikkalikku, et (vähemalt niiskes õhus) terve taime vars osutub nendega üleni kaetuks (Hitchcock ja Zimmermann, 1935, joon. 141).

Võimalus sünteetiliste ainete abil kutsuda esile või vähemalt kiirendada juurte tekkimist pistokstel on viimastel aastatel viinud reale katsetele nimetatud ainete ärakasutamiseks vegetatiivsel taimede paljundamisel raskesti juurduvate puutaimede kui ka teiste taimede pistikute juures. Positiivseid tulemusi on saadud sellega näiteks mandariini ja teiste *Citrus*'e liikide pistikutega paljundamisel (Maksimov ja Gotšolašvili, 1937, vt. joon. 142). Seejuures on tähtis märkida, et positiivse efekti saavutamiseks piisab juba võrdlemisi lühiajalisest pistikute mõjutamisest nimetatud ainete nõrga kontsentratsiooniga lahustega. Nii näiteks saavutati kõige kiirem ja ühtlasem *Citrus*-liikide pistikute juurdumine siis, kui neid asetati 24 tunniks alumiste otstega heteroauksiini-vesilahusesse, kusjuures heteroauksiini koondis vastas 1 : 2500 ja 1 : 5000. Kõrgemad kontsentratsioonid aga mõjusid peatavalt.



Joon. 142. Mandariini pistikud: vasemal — heteroauksiiniga mõjustatud (1 : 2500), paremal — kontroll.

Auksiini ja sünteetiliste ainete tegevuse iseloom juurte tekitamisel on senini veel tume. Teatavasti tekivad juured pistikutel ja üldse varreorganitel peritsüklist, kusjuures nende tekkimiskäiku võib jagada kolmeks faasiks: mõningate peritsükli rakkude muutumine embrüonaalse iseloomuga rakuks, nendest rakkudest juurealgmete moodustamine ja — lõppeks — nende algmete muutumine algelisteks juurteks, mis purustavad koore ning tulevad selle alt nähtavale. Viimast faasi nähtavasti pidurdavad auksiin ja sünteetilised ained,

mis, nagu nägime, peatavad juurte kasvamist. Seepärast tuleb oletada, et kõik need ained mingil viisil soodustavad peritsükli rakkude muundumist primaarseks embrüonaalseks koeks, s. o. et siin auksiini tegevus on hoopis teissuguse loomuga kui kasvamise juures, kus, nagu nägime, ta mõjus peamiselt rakukestade väljavenitumist soodustavalt.

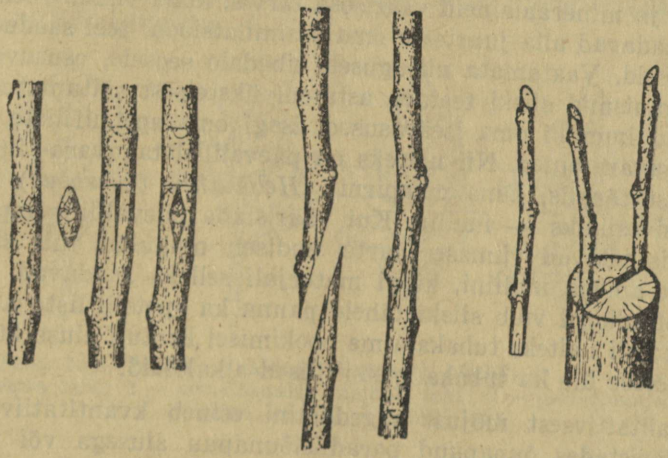
Viimasel ajal W e n t ja teised teadlased pöörduvad tagasi mõttele, et juurte tekkimist stimuleerib spetsiifiline aine— risokaliin — ja et auksiini ning sünteetiliste preparaatide tähtsus pistikute juurdumisel seisab selles, et nad aitavad kaasa risokaliini kiiremale liikumisele ning selle kuhjumisele pistikute või pistokste alumise otsa juurde. Teiselt poolt — Wenti arvates — töötatakse välja taimede juurtes erilist ainet — kaulikaliini, mis on tarvilik varte kasvamisel. Sellele viitab see fakt, et kui herne idanditel juure tipp ära lõigata, siis jääb kohe iduvarrekese kasvamine seisma, kuigi idulehtedes on veel küllaldaselt toiteainete-tagavarasid. Kõik need hüpoteesid omavad siiski veel esialgset iseloomu ja on huvitavad ainult kui viitajad, milliseid teid kaudu liigub praegu uurijate mõttekäik nende keeruliste küsimuste tundmaõppimisel.

§ 93. Vääristamine ja kimäärid. Väärisoksa ja aluse vastastikune mõju.

Kui emataime küljest eraldatud pistikul ei lasta iseseisvalt juurduda, vaid ta istutatakse teisele taimele, millega ta on võimeline kokku kasvama, siis ta hakkab ka edasi arenema ning annab alguse uuele taimele, mis aga ei moodusta siiski oma juuri. Seda operatsiooni nimetatakse v ä ä r i s t a m i s e k s ehk transplantatsiooniks, külgepoogitatavat pistoksa nimetatakse v ä ä r i s o k s a k s ehk pookoksaks ja taime, millele see külge poogitakse — a l u s e k s. Vääristamist kasutatakse väga laialdaselt viljapuude kasvatamisel, kuna siin kõik väärisoksa väärtuslikud omadused ning parandatud („õilsad") sorditunnused edasi antakse, mis seemnetest kasvatamisel pole võimalik, ja kuna niisugused pistoksad iseseisvalt väga halvasti juurduvad. Alustena kasutatakse tavaliselt istikuid, mis on kasvatatud metsõunapuu või -pirnipuu seemnetest, need lõigatakse tagasi peaaegu juurest saadik ning allesjäetava tüüka külge poogitakse väike väärissorti puu küljest võetud väärisoks.

Kui väärisoks ja alus on võrdse jämedusega, siis asetatakse ühe viltu-lõigatud pind teise samaselt lõigatud pinna vastu. Niisugust vääristusviisi nimetatakse k o p u l a t s i o o n i k s. Kui väärisoks on alusest palju peenem, siis poogitakse lõhesse, ajades alus keskelt lõhki ning asetades pookoks kiilukujuliseks lõigatud alumise otsaga lõhesse.

Et takistada ärakuivamist, selleks määritakse vääristuskoht pookimisvahaga üle ja köidetakse niinega kinni. Väga sageli kasutatakse terve väärisoksa ehk pookoksa asemel ainult ühtainsat „silma", s. o. punga ühes vähese selle külge kuuluva koorega, ja niisugune kilbikujuline osa asetatakse aluse lahtilõigatud koore alla. Niisugust vääristamisvõtet nimetatakse *silmastamiseks* (joon. 143). Kasutatakse veel ka teissuguseid vääristusviise, millede juures meie aga siin ei peatu.



Joon. 143. Tähtsamad vääristusviisid: paremal — lõhesse asetamine, keskel — kopulatsioon, vasemal — silmastamine.

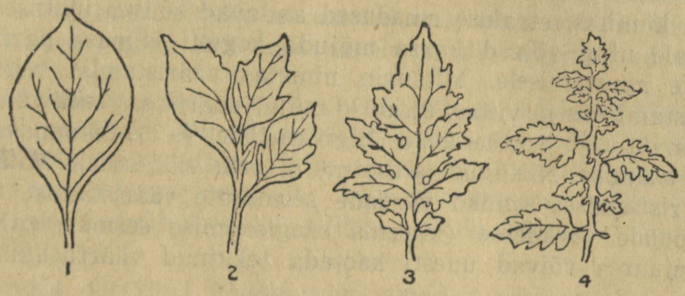
Kõikide vääristusviiside juures on oluline, et aluse ja väärisoksa ühenimelised koed satuksid hästi tihedasti vastamisi, kuna kokkukasvamine toimub ainult ühenimeliste kudede vahel, kusjuures vahendajaks nende vahel on jällegi haavakude ehk kallus, millest hiljemini diferentseeruvad sooned ning sõeltorud, mis mõlema taime vastavaid elemente ühendavad. Eriti tähtis on vääristamise juures floeemelementide vastastikune tihe kohastikku sattumine, kuna just need, nagu me nägime, osutuvad nendeks tsentrumiteks, milledest algab kalluse tekkimine ja kus see toimub energilisemalt. Väga sageli tekib vääristuskohal kalluse tugeva kasvamise tagajärjel mõnesugune varre jämendumine. Kokkukasvamine toimub seda paremini, mida ligidasemad on üksteisele süstemaatilises mõttes mõlemad osad: kõige paremini edeneb kokkukasvamine ühte liiki kuuluvate sortide vahel, kuid läheb korda kinni kasvatada ka ühte perekonda kuuluvaid eri liike või isegi ühte sugukonda kuuluvate eri perekondade esindajaid.

Viljapuude kasvatamise praktikas kasutatakse vääristusvõtteid juba kõige vanematest aegadest saadik, kuid neid võtteid on teaduslikult läbi töötatud ja analüüsitud alles võrdlemisi uuemal ajal, peamiselt Vöchting'i (1892), Winkler'i (1912) ja Krenke (1928) töödes. Kõige suuremat tähtsust omavad seejuures I. V. Mitšurin'i tööd. Eriti olulise tähtsusega on küsimus aluse ja väärisosa vastastikusest mõjust, kuna need koos moodustavad ainsa tervikliku organismi, kusjuures aluse juurestik ammutab mullast vett ja mineraalaineid väärisosa tarvis, kuna viimase lehed omakorda saadavad alla juurtesse oma assimilatsiooni teel saadud orgaanilisi aineid. Vaatamata niisugusele tihedale seosele, osutuvad mõlemad organismid siiski teatava astmeni üksteisest sõltumatuiks ning säilitavad kumbki oma iseärasused, isegi oma spetsiifiliste omadustega tagavara-ained. Nii näiteks on päevalillel tagavara-aineks süsivesikutest tärklis, kuna maapirnil (*Helianthus tuberosus*) on tagavara-süsivesikuks — inuliin. Kui vääristada päevalill maapirni alusega, siis tekivad viimase juurtel endiselt mugulad, mis sisaldavad tagavara-ainena inuliini, kuigi materjali selleks saadavad päevalille lehed. Mõnikord võib siiski tähele panna ka spetsiifiliste ainete üleandmist; nii näiteks tubakataime pookimisel kartuli aluse külge lähevad alusesse üle ka tubaka spetsiifilised alkaloidid.

Kvalitatiivsest mõjust sagedamini esineb kvantitatiivne mõju. Nii, vääristades õunapuud paradiisiõunapuu alusega või pirnipuud küdoonia alusega, saavutatakse kiirem viljakandmise algus, mis tähendab sageli suurt tulu; sel korral aga muutub viljapuude eluiga märgatavalt lühemaks, ja paradiisiõunapuu alusele poogitud õunapuude eluiga on kõigest 20—25 aastat, kuna see aga ilma vääristamata võib kesta kuni 200 aastani.

Eriti selgeks tõendiks, et vääristamisel iga kokkukasvanud komponent säilitab oma spetsiifilised omadused, on kimäärid, mida üksvahe nimetati koguni vääristushübriidideks (pookbastarditeks) ning mida on põhjalikult uurinud Winkler. Kimärideks nimetatakse taimi, mida saadakse mõnikord kahe eriliigi vääristamisel ja mis sisaldavad mõlema liigi tunnuseid. Algul arvati, et siin toimub rakkude liitumine analoogiliselt sigitamisele, kust on pärit nimetuski — vääristushübriid, kuid Winkleri uurimused on näidanud, et asjad pole siin sugugi nii. Temal õnnestus täpselt selgitada nii kimääride loomust kui ka nende tekkimisviise. Kõige kergemini võib saada kimääre mitmesugustel maavitsaliste (*Solanum*) liikidel, näiteks musta maavitsa (*Solanum nigrum*) ja tomati (*Solanum lycopersicum*) vääristamisel. Kui maavitsa aluse lõhesse poo-

kida kiilukujuliselt lõigatud tomatipistik, anda nendel aega kokkukasvamiseks ja pärast seda lõigata väärisosa tihedalt alusest saadik maha, siis tekivad lõikepinnal lisapungad. Nendest, mis on tekkinud aluse läbilõigatud osal, arenevad maavitsa võsundid, nendest aga, mis on tekkinud tomati kiiluosast, kujunevad tomati kasvud; kuid mõnikord tekivad lisapungad mõlema taime kokkukasvamise piiril ning niisugustest pungadest tekivadki segatud omadustega kasvud. Need ongi kimäärid, milledel üks pool vastab ühele taimele ja teine pool — teisele; kui niisugune liitumispiir läheb läbi lehe, siis osutub see ebasümmeetriliseks (joon. 144, 2). Niisuguseid kimääre nimetatakse antiklinaalseteks.



Joon. 144. Musta maavitsa ja tomati kimäärid: 1 — maavitsa leht; 2 — antiklinaalse kimääri leht; 3 — periklinaalse kimääri leht; 4 — tomati leht.

Winkleril läks korda hiljem saada veelgi omapärasema iseloomuga kimääre. Mõnikord tekkisid pungad sel viisil, et kasvukuhik osutus jagatuks kahe taime vahel mitte ristsuunaliselt, vaid nii, et ühele taimele kuulusid välimised kihid, teisele — sisemised. Lõppudelõpuks kõik elundid, mis niisugustest pungadest arenesid, koosnesid kahesugustest kudedest: välised koed kuulusid ühele taimele, sisemised — teisele. Neid kimääre nimetatakse periklinaalseteks ning oma väliskujult nad on midagi vahepealset mõlema liigi vahel (joon. 144, 3), kuid sellele vaatamata tsütoloogilised uurimused näitavad, et kummagi komponendi koed koosnevad rakkudest, milledel on erinev kromosoomide arv vastavalt tomati ja maavitsa kromosoomide arvule, et ka teised tunnused on erinevad ja et — järelikult — isegi seesuguse tiheda kokkukasvamise korral vastastikune mõju ei osutugi nii väga suureks.

Hiljemini on saavutatud veel teisigi kimääre, ning on välja selgitatud, et paljud ainult vegetatiivsel kujul paljundatavad vormid, nagu *Cytisus Adamii*, rohked pelargoniumisordid, kartulisordid jne.,

on samuti kimäärid, milledel sisekoed kuuluvad ühele ja katekoed — teisele taimele. Ka niisuguste kimääride viljad on vahepealse iseloomuga, kuid seemned kuuluvad alati sellele taimeliigile, mis moodustab kimääri sisekoed. Seepärast ongi võimalik kimääre alal hoida ja paljundada ainult vegetatiivsel teel.

See fakt, et komponendid nende kokkukasvamisel säilitavad oma spetsiifilised jooned, ei eita veel sugugi sügavamat vastastikust mõju väärisosa ja aluse vahel. Transplantatsioonimeetodile taimede parandatud liikide ja sortide aretamisel, aga ka külmakindlate sortide aretamisel ning külmaõrnade sortide viimisel karmima talvega kohtadesse, omistas geniaalne selektsionäär I. V. Mitšurin suurt tähtsust. Ta kinnitas, et aluse omadused anduvad suures ulatuses edasi väärisosale ning võivad kaasa mõjuda koguni viimase pärilikkude omaduste muutumisele. Mitšurin nimetas vääristamist vegetatiivseks ligistamiseks ja viitas, et aluse mõjul väärisosas tekkivad geneetilised muutused soodustavad liigivaheliste ja perekonnavaheliste värdade saamist. Niisuguse aluse mõju tõttu väärisosale Mitšurin ei soovita ristlemisel saadud värdade seemikute vääristamist täiskasvanud puude võradesse (kiirema saagisaamise eesmärgiga), kuna need seejuures võivad uuesti kaotada tekkinud väärtuslikud omadused.

Väga huvitavaid muutusi väärisosas aluse mõjul saavutas S. Lebedeva kõrvitsalistel taimedel. Ta vääristas kõrvitsa aluse meloniga ja saavutas sel teel värdade juures märksa väiksemat soojusenõudlikkust, nii et melonid valmisid ja andsid head saaki isegi Voroneži ja Moskva oblastite tingimustes. Seejuures võis tähele panna väga tugevat aluse mõju väärisosale, kusjuures näiteks varemvalmiva aluse juures ka väärisosa valmis varemini, aluse õitsemine soodustas ka väärisosa õitsema-hakkamist ning kõrvitsa kui aluse juurekava suurenes väärisosa — meloni — mõjul. Peale selle toimusid transplantatsiooni mõjul muutused ka väärisosa pärilike omaduste juures. Taimed, mis olid üles kasvatatud väärisosa (meloni) seemnetest, kasvasid suurema-protsendiliselt alusega kokku, osutusid veelgi külmakindlamateks ning valmisid kiiremini. Ühinedes Lõssenko arvamustega, et inimene võib taimede loomust oma tahte järgi muuta (millest kõneleme järgnevas osas), Lebedeva arvab, et ka transplantatsioon võib olla üheks niisuguse muutmise võtteks.

VIII osa

TAIMEDE ARENEMISFÜSIOLOOGIA

§ 94. Kõrgemate taimede normaalse arenemise tsükkel. Mono- ja polükarpsed taimed. Kasvamise ja arenemise vastastikused suhted.

Nagu igal organismil, nii ka kõrgemate taimede elutsükkel algab sigitatud munaraku esimese pooldumisega ning lõpeb vanusepiirini jõudnud indiviidi surmaga. Selle elutsükli algust iseloomustab peamiselt vegetatiivsete organite kasvamisprotsess, mille hiljemini asendab paljunemisprotsess, millele lõpuks järgneb vananemine ja surm.

Taimede eluvältus kõigub väga laiades piirides. Kui piirduda ainult kõrgemate õistaimedega, siis ka siin võib märkida ühelt poolt efemeerseid taimi, nagu seda on tavaline varakevadik (*Draba verna*), mille terve arenemine lõpeb viie-kuue nädala jooksul, ja teiselt poolt — suuri puutaimi, mis ületavad mitmesaja aasta vanuse (meie tammed, pärnad) või isegi mitme tuhande aasta (mammutipuud Kalifornias). Seejuures tuleb siiski esile tõsta üht väga tähtsat erinevusjoont kõrgesse vanusse jõudnud loomade ja taimede vahel. Nimelt on loomorganismis kõik tema koed ja elundid sama palju aastaid vanad kui terve organismgi, seevastu tuhandeaastasel puutaimel on kõik töötavad osad — lehed, pungad, võsude tipud, imevad juured — töövõimelised ainult lühikest aega ning asendatakse siis uutega, nii et näiteks mõnesajaaastase tamme leht on kõigest mõni nädal vana, arvates tema tekkeajast. Ja ainult puutüve kõige sisemised osad, mis muide juba ammugi surnud, on tõeliselt tekkinud mõnisada aastat tagasi.

Kuid mõnedel taimedel võib leida ka üksikute osade ja kudede juures väga pikka eluiga. Nii näiteks kirjeldab ameerika botaanik MacDougal elusrakke, millised ta on leidnud hiigelkaktuste tüvede säsis, missugused koed juba ammu olid oma kasvamise lõpetanud, ja tema arvutuste järgi need rakud pidid olema vähemalt sada aastat vanad, kuid sellele vaatamata olid säilitanud kõik elufunktsioonid.

Kuna taime elutsükli kohta on iseloomustav mitte niivõrd selle üldine kestus, mis võib varieeruda mõnest nädalast kuni mitme tuhande aastani, vaid vastastikused suhted tema vegetatiivse kasvamise ning viljakandvuse vahel, siis võib kõiki taimi jagada kahte suurde rühma: monokarpseteks ja polükarpseteks, s. o. ühekordselt ja paljukordselt viljakandvaiks. Esimesse rühma kuuluvad kõigepealt nn. üheaastased taimed, millistel terve elutsükkel lõpeb üheainsa vegetatsiooniperioodi vältel (edaspidi hõlpsuse mõttes meie algame taime arenemistsüklit mitte idu tekkimismomendist, vaid seemne idanemismomendist; mitmes suhtes omapärase seemnete valmimise perioodi jätame kõrvale); seeme idaneb, noorel taimel arenevad kiiresti vegetatiivsed organid, seejärele ta hakkab õitsema, temal tekivad ja valmivad viljad, ning siis kõik taime elundid vananevad kiiresti ja surevad, terve taim kuivab ära. See ärakuivamise periood langeb sageli ühte sügise tulekuga, ning siis paistab, nagu põhjustaks taimede surma välistingimused. Tõeliselt aga sõltub see hoopis sisemistest põhjustest, ja väga paljud kiiresti valmivad üheaastased taimed, näiteks mitmesugused põllumajanduslikud taimed, levitavad oma seemned ning kuivavad juba ammu enne vegetatsiooniperioodi lõppu. Veelgi selgemini esineb see nähtus efemeersete taimede juures (§ 105).

Mitte alati ei jõua õitsemine ja viljakandmine kätte esimesel eluaastal. Mõnikord see algab alles teisel eluaastal, ja siis meil on tegemist kaheaastaste taimedega, nagu seda on porgand, peet, kaalikas ja teised juurviljad, mis elavad talve üle puhkeolekus ning uuendavad oma kasvamist alles järgmisel kevadel (joon. 145). Kuid nendel taimedel käib viljakandmisega koos ka nende endi ärasuremine. Lõpuks leidub kaunis harva ka niisuguseid taimi, millede juures võib paljude aastate vältel tähele panna ainult vegetatiivset kasvamist, mis selle aja jooksul võivad omandada võrdlemisi suuri mõõtmeid ning hakkavad siis rikkalikult vilja kandma. Kuid ka neil järgneb viljakandmisele ärakuivamine. Niisugused taimed on agaavid, mida vahel nimetatakse sajaaastasteks, mis oma kodumaal Mehhikos õitsevad 8—10-aastaselt, vähem soodsates kasvamistingimustes, nagu Vahemere rannikuil ja kasvuhoonetes, nad vajavad selleks palju pikemat ettevalmistusperioodi — 20 kuni 50 aastat (joon. 146). Niisugused on ka mõningad palmid, teiste hulgas kuulus Tseiloni saarel kasvav varjupalm.

Missugused sisemised protsessid kutsuvad esile pärast õitsemist taimede suremise, pole senini veel läinud korda kindlaks teha. Kuid et viljakandmise ja suremise vahel on kindel kausaalne seos, seda on

võimalik paljude katsete abil tõestada, ning sel teel taimede eluiga isegi tunduvalt pikendada, et kõrvaldatakse õiepungad ning takistatakse seega vilja tekkimist. Niiviisi näiteks on võimalik harilikku



Joon. 145. Metsporgandi — kaheaastase taime arenemistsükkel. Vasemal — seemik; keskel — taim esimese sesooni lõpul, mis on moodustanud lihaka juure; paremal — täiskasvanud õitsev eksemplar — teise aasta keskel.



Joon. 146. Õitsev agaav.

aedreseedat, nagu seda tegi Molisch, sundida elama mitte üks aasta, vaid kaks ja kolm aastat, kusjuures taim omandab koguni väikese puukese ilme. Vastupidi, kui kaheaastased taimed ühtedel või teistel põhjustel annavad seemneid juba esimesel aastal (näit.

peedid jt. juurviljad), siis niisugustel juhtudel nende vegetatiivsed organid pärast seda surevad ära.

Teise tüübi moodustavad paljukordselt õitsevad polükarpsed taimed, millede hulka kuulub rõhuv enamus meie püsikuid ja puutaimi. Need õitsevad ja kannavad vilja igal aastal, kuid see ei takista nendel vegetatiivse kasvamise jätkamist, ja nende eluea pikkus on — õieti öeldes — piiramata. Missugused sisemised füsioloogilised iseärasused võimaldavad nendel taimedel pärast viljakandmist oma vegetatiivset kasvamist jätkata, on senini täiesti tundmata.

Kuigi taime arenemistsükli läbitegemisega käib kaasas harilikult ka taime kasvamine, pole sellele vaatamata need kaks nähtust sugugi identsed ja ei väljenda sugugi mitte ühte ja sama taime elu külge. Vahe kasvamise ja arenemise vahel on selgesti piiritletud akad. T. D. Lõssenko töödes, kes on taimede järk-järgulise arenemise teooria loojaks, missugune teooria on praegusaegse bioloogilise arenemisõpetuse aluseks. Arenemise all mõistab Lõssenko „seda rakkude sisaldise tarviliku kvalitatiivse muutumise ning organite kujunemise protsesside teed, mille taim läbib külitud seemnetest kuni uute seemnete moodustamiseni. Võib tähele panna, et see või teine taim antud tingimustes ei või anda valminud seemneid või ta ei alustagi viljakandvate organite moodustamist. Selle põhjuseks võib olla nende või teiste taime elundite arenematus või jälle see, et antud organi rakkude sisaldis pole omandanud vastavat omadust, ilma milleta antud taim ei saa jõuda oma arenemises nende või teiste organite ning lõpptulemusena seemnete moodustamisele".

Kasvamine on taimede juures nende mõõtmete suurenemine ning korduv vegetatiivsete elundite, nagu varte, lehtede ja juurte tekkimine, mille põhiülesanne seisab edaspidises taime orgaanilise aine massi kogumises.

Lõssenko sõnadega öeldes, on „kasvamine üheks taimede arenemise nähtuseks. Sõltuvuses taime loomusest, ümbritsevaist väliskeskkonna tingimustest, aga ka taime arenemisjärgust, võib kasvamisvõime olla väljendatud erinevail astmeil".

Näitena selle kohta, kui suurel määral kasvamine võib arenemisest erineda, Lõssenko viitab rukki- ja nisutaimedele, mis on üles kasvanud tee ääres juhuslikult sinna sattunud seemnetest; need võivad seal oma arenemist lõpetada, s. o. anda valminud seemneid, üheaegselt sama sorti taimedega, mis on üles kasvanud siinsamas ligidal asetseval kultuurpõllul. Kuid kasvu kõrgus, samuti nende taimede tugevus ja saagi hulk erinevad väga järsult. Teeäärsete taimede kõrgus on kõigest 10—15 cm, nende kehvades peades leidub

kõigest 1—2 kortsuskestalist terist, kuna kultuurpõllu taimede kõrgus ulatub 200 cm ja üle selle ning teriste arv peades on 60—80. Vaatamata niisugusele järsule erinevusele kasvus, on nende taimede arenemine võinud edeneda täiesti ühesuguse kiirusega ning kõik arenemisjärgud kulgeda üheaegselt.

Tähtsamat taime arenemise tunnust, tema üleminekut sugulisele paljunemisele ning seejärel valmivate seemnete moodustamisele, tuleb vaadelda kui uue omaduse ilmumist — omadus paljuneda, omadus ennast taastekitada järglasis —, mis võib toimuda arenemise vältel saabunud kvalitatiivsete muutuste tulemusena. Nagu Lõssenko uurimused on näidanud, kulgeb taimede arenemine seemnete idanemisest kuni nende poolt valminud viljade moodustamiseni mitte üheainsa pideva protsessina, vaid üksikute üksteisele järgnevate arenemisjärkude läbimisena, missugustest igaüks vajab enese tarvis kindlaid väliskeskkonna tingimusi ning võib alata alles siis, kui eelmine arenemisjärk on lõppenud. Niisuguseid arenemisjärke ehk -staadiume on praeguse ajani täie selgusega kindlaks tehtud kaks, nimelt jarovisatsioonijärk ja valgusejärk, milliseid me üksikasjalisemalt vaatleme edaspidi. Lõssenko arvates on niisuguseid arenemisjärke üheaastastel taimedel viis või selle ümber, kuid teised järgud pole senini veel kindlasti selgitatud.

Taimede arenemine lõpeb paljunemisprotsessiga, küpsete seemnete moodustamisega, mis on küll sarnased, kuid mitte identsed selle seemnega, millest taim hakkas arenema. Taimede idanemisprotsessi dialektika on avastatud Engels'i poolt tema „Looduse dialektikas", kus ta näitab, et seemne idanemine ja selle muundumine täiskasvanud taimeks on seemne eitamine, kuna paljunemisprotsess — uute seemnete moodustamine taimedes — on seemne eitamise eitamine. Sugulise paljunemise teel kõrvaldatakse põhiline ja sügavam vasturäägivus, mis on peidetud igasse organismi, nimelt vasturäägivus elu ja surma vahel. Isend sureb, kuid liik elab edasi ning areneb järkjärgulise põlvkondade vahetumise teel.

§ 95. Taimede paljunemisele ülemineku tingimused. Klebs'i õpetus taimede keemilise koostise muutumise tähtsusest.

Selleks, et taim võiks üle minna vegetatiivselt kasvamiselt paljunemisele, on tarvis täita rida kindlaid tingimusi. Väljaspool neid tingimusi osutub üleminek paljunemisele võimatuks ja taim võib määramata pika aja vältel jääda viljatuks. Nende tingimuste väljaselgitamine omab väga suurt nii teoreetilist kui ka praktilist täht-

sust, sest teades neid tingimusi, meie võime nende muutmisega mõjutada taimede arenemiskäiku ja juhtida seda meile soovitavas suunas, võime valitseda taimede arenemistsükli üle; niisugune valitsemine, nagu me nägime, osutubki üheks taimefüsioloogia põhiküsimuseks.

Väga kaua aega arvati, et arenemistsükli kulg on põhjustatud ainuüksi taimedele omase sisemise perioodsusega ja et see looduse poolt ettemääratud tsükkel ja arenemise rütm on iga taime kohta midagi rangesti muutmatut ning välistele mõjutustele vähe alluv. Peafaktoriks taimede üleminekul paljunemisele peeti tema vanust. Nii valmib üks sort palju kiiremini ning saab küpseks kiiremini kui teised, millede valmivus on palju hilisem. Ka puude ja põõsaste liikidest hakkavad mõned õitsema võrdlemisi varakult, juba 5—10 aasta vanuselt, nagu näiteks paljud viljapuud; teised — nagu pärnad, vahtrad, lehised — hakkavad õitsema alles 25—30-aastastena, kuna mõned puuliigid, nagu näiteks tammed, jalakad, hobukastanid, jõuavad seesugusesse küpsusikka alles 40.—60. aasta vahemikus. Ja kuigi aianduse praktikas kasutatakse juba ammust ajast võtteid viljakandeaja kiiremaks saavutamiseks, peamiselt viljapuude vääristamisega kääbusalustele, siiski pole senini midagi ette võetud vegetatsiooniperioodi pikkuse mõjustamise vahendite süstemaatilise läbitöötamise mõttes.

Taimede arenemisfüsioloogia valdkonna pioneeriks tuleb pidada saksa teadlast K l e b s'i, kelle tööd kuuluvad XIX s. lõppu ja XX s. algusesse. Klebs astus esimesena otsustavalt välja mõtte eest, et taimede arenemistsüklit võib inimene oma vahelesegamisega tahtlikult muuta. Tema õpetuse järgi on taimede arenemiskäik — samuti kui kõik teisedki eluprotsessid — suuresti välistingimuste mõju all, ja muutes neid tingimusi võib muuta ka taimede arenemiskäiku, seda kas kiirustades või aeglustades. Seejuures kõik välistingimuste muutused mõjuvad taimede paljunemisprotsessi mitte otseselt, vaid nende seesmise oleku muutmise kaudu, peamiselt taimede rakkudesse kogunevate toiteainete vahekordade muutmise teel.

Klebsi järgi on üheks tähtsaimaks tingimuseks, mis soodustab taimede üleminekut paljunemisele, küllaldane valguse intensiivsus. Kui kultiveerida taimi kõikide teiste kasvamist soodustavate tegurite suhtes soodsates tingimustes, kuid puudulikus valgustuses, siis on õitseaja algus tugevasti pidurdatud või ei saabu üldse. Nii näiteks läks Klebsil korda mitme aasta vältel kasvatada maajalga (*Glechoma*) hajunud valguses pidevalt vegetatiivses olekus, ja oli tarvis seda taime asetada tugevamasse valgusse, et see lühikese aja vältel hakkaks õitsema. Samasuguseid katseid korrati ka teiste taimedega.

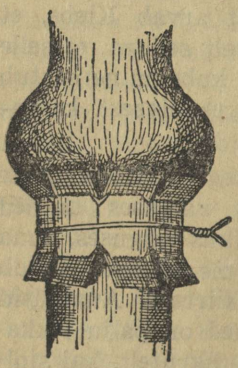
Klebs ei pea aga valguse mõju taimede arenemisele mitte otseseks, vaid kaudseks. Nimelt need taimed, milledel on olemas küllalt suured toiteainete tagavarad, eriti süsivesikute näol, hakkavad õitsema ka pimedas, nagu näiteks hüatsindid ja teised sibultaimed. Samuti võib saada õisi taime üksikutel okstel, mis on paigutatud pimekambrisse, kuid ilma emataime küljest eraldamata, milline asetseb seejuures küllalt tugevas valguses. Seepärast arvab Klebs, et valgus soodustab taimede õitsema minekut peamiselt sellega, et selle mõjul tekivad taimedes süsivesikud ja et viimaste kuhjumine osutub juba otseseks põhjuseks taimede üleminekul vegetatiivsest kasvamisest paljunemisele.

Seda väidet Klebs püüdis kinnitada katsetega mitmesuguste spektrikiirtega värviliste klaaside abil. Punases valguses taimed hakkasid õitsema peaaegu sama kiiresti nagu harilikus valguses, kuna aga sinine valgus takistas õitsemist; kuid, nagu me nägime, sõltub formatiivne valguse tegevus peamiselt sinistest kiirtest. Analüüsid näitasid, et punases valguses üleskasvatatud taimed on palju rikkamad süsivesikute poolest, nagu tärkliselt, aga ka suhkrutelt, kui sinises valguses kasvatatud taimed.

Klebsi andmetel mõjuvad viljakandvuse algusele peale süsivesikute veel taimedes peituvad mineraalained ja lämmastikuühendid. Juba ammu on pandud tähele, et lämmastikväetised tõstavad tugevasti taimede vegetatiivset kasvu, kahjustades ühtlasi paljunemisfunktsioone; samasuguse mõjuga on ka teised mullast saadavad ained, välja arvatud fosforhape, mis soodustab viljakandvust. Klebsi arvates on otsustavaks momendiks viljakandvuse algusel mitte ühe või teise aine absoluutne hulk taimes, vaid nende omavaheline suhe; nimelt — kui taimes on ülekaalus süsivesikud lämmastiku- ja mineraalühendite üle, siis võtab ülekaalu viljakandvus, ümberpöördud vahekorra juures saab ülekaalu vegetatiivne arenemine. Seepärast, kombineerides mitmesuguseid väetisaineid ning teisi kultuurvõtteid sel viisil, et kutsuda esile taimede täitumist süsivesikutega või jälle lämmastikainete ülejääke taimedes, võib mõnel määral juhtida taimede arenemiskäiku.

Süsivesikute ja mullast-tulevate ainete vahekorra muutmisel põhineb terve rida võtteid, mida kasutavad viljapuuaednikud viljakandvuse kiirustamiseks või selleks, et teha viljakandvust rikkalikumaks. Selleks kasutatakse mõnikord viljapuude ümberistutamist, nende juurte tagasilõikamist või isegi mullaharimise ärajätmist viljapuuaias. Kõikidel nendel võtetel on see halb omadus, et nad halvendavad taimede üldist arenemist.

Ratsionaalsemad on need võtted, mis takistavad assimilaatide äravoolamist tüvest või üksikutest okstest. Selleks kas rõngastatakse koort (võetakse koor tüvelt või oksalt rõngakujuliselt ära) või pigistatakse koor traadi abil puutüve ümber kokku; mõnikord painutatakse alla või väänatakse veel okste latvu. Kõige paremaks nendest võtetest on Saksamaal kasutatav „viljakandvusevöö" (joon. 147), — tsinkpleki riba, mis traadi abil surutakse tihedasti viljapuu tüve või oksa ümber ja mis sõeltorud kinni pigistab ning seega plastiliste ainete allavoolu takistab, mille tõendusena esineb ülevalpool vööd tekkiv tüve jämendumine ehk paisumine. Nimetatud vöö ei tekita koorele suuri vigastusi ja teda on vajaduse möödumisel kerge taimelt ära võtta. Ka üldtuntud viljakandvuse kiirenemine viljapuude vääristamisel on seletatav — vähemalt osaliselt — sellega, et toiteainete liikumine läbi vääristuskoha on mõlemas suunas takistatud.



Joon. 147. Viljakandvusevöö sireli oksa küljes. Vööst kõrgemal on tekkinud paisumine (loomulik suurus).

Ka taimede veerežiim pole ilma mõjuta viljakandvuse algusele. Nimelt õhu kuivus, mis tõstab süsivesikute kontsentratsiooni taimes, soodustab viljakandvust; vastupidi — suur õhu niiskus takistab seda. Teisest küljest osutub kuiv muld vähem sobivaks viljakandvusele kui niiske muld. Seepärast on kõige soodsamad viljakandvuse tingimused seal, kus muld on küllaldaselt niisutatud ning kus kliima on kuiv — rohkete päikesepaisteliste päevadega, nagu Californias ja Kesk-Aasias. Ja tõepoolest, nendes tingimustes annavad viljapuud väga kõrgeid saake.

Klebsi vaated toitumistingimuste tähtsusest viljakandvuse alguse kohta ja eriti süsivesikute ning lämmastikuühendite vahekorra rõhutamine sel puhul viisid õpetuse tekkimisele nn. antagonismist vegetatiivse kasvamise ning sugulise paljunemise vahel, mis tõmbas enesele suurt tähelepanu viljapuude kasvatamisel. See õpetus toetus niisugustele hästituntud faktidele, nagu näiteks sellele, et viljapuude väga tugev kasvamine ehk nn. rasvumine lõpeb viljatusega, või jälle, et vegetatiivse kasvamise tagasihoidmine niisuguste võtetega, nagu okste murdmine või väänamine jne., kutsub esile viljakandvuse kiirenemise ning saagi suurenemise. Ka üheaastaste taimede kultuuride juures võib kohata analoogilisi fakte. Näiteks kunstlikul viljakandvuse takistamisel õienuppude mahamurdmisega või nn. kastratsiooniga kaasub väga sageli vegetatiivse kasvamise tugevnemine ning

taime eluea pikenemine. Samasugune nähtus tuleb ilmsiks ka niisuguste tingimuste loomisel, milledes taim üldse ei saa hakata õitsema, nagu näiteks taliviljade kevadise külvi puhul.

Klebsi õpetus vahekordade tähtsusest süsivesikute ja lämmastikainete vahel ning antagonismist vegetatiivse kasvamise ja reproduktsiooni vahel leidis väga laia leviku Ameerikas. Suurt osa etendasid seejuures Kraus'i ja Kreibil'i uurimused vahekordade kohta tomatitaime kasvamise ja viljakandvuse vahel, kus tuuakse ette tähelepanekud, et valdav lämmastikainetega toitumine kutsub esile peamiselt vegetatiivse kasvamise ning surub alla viljakandvuse ja et süsivesikutega toitumisel toimub ümberpöördult — nimelt rikkalik viljade tekkimine võrdlemisi nõrga vegetatiivse kasvamise juures. Nende uurimuste põhjal tekkis isegi terve õpetus C : N suhetest (süsivesikute suhe lämmastikainetega) viljakandvuse tõstmisel. See õpetus omas üksvahe väga suurt mõju, ning alles viimastel aastatel on tekkinud tema vastu tõsisem arvustav suhtumine.

Klebsi töödel oli omal ajal kaheldamatult suur positiivne tähtsus, kuna nende kaudu näidati esmakordselt, et inimesel on võimalik muuta taimede arenemiskäiku. Seda märkis ka juba K. A. Timirjazev, kes soojalt neid töid tervitas. Kuid Klebsi teoreetilised konstruktsioonid osutuvad liiga mehhanistlikeks, kuna ta terve taimede arenemisprobleemi püüab viia toiteainete vahekordade muutumisele. Peale selle tema arvamine, et tervet taimede arenemistsüklit on võimalik oma tahtmise järgi muuta või suunata koguni vastupidiselt, pole kooskõlas kõikumatult kindlaks tehtud vaatega organismide ontogeneetilisele arenemisele kui pööramatute protsesside seaduspärasele vahelduvusele. Pole meile vastuvõetav ka antagonismiteooria vegetatiivse kasvamise ning viljakandvuse vahel, kuna terve rida fakte füsioloogiast, eriti aga ka Nõukogude sotsialistliku korra stahhaanovlaste katsete saavutused põllumajanduses, tõendavad ümberlükkamatult, et on võimalik saada samaaegselt nii tugevat vegetatiivset kasvamist kui ka rikkalikku saagiandi. Edaspidine taimede arenemisfüsioloogia läbitöötamine peab seepärast minema mitte Klebsi poolt märgitud teed mööda, vaid seda teed, mis on rajatud akad. Lõssenko tähtsate töödega, kes oma uurimustes lähtub Darwini õpetusest ning toetub dialektilise materialismi metodoloogiale.

§ 96. Lõssenko õpetus taimede stadiaalsest arenemisest. Jarovisatsiooni- ja valgusejärkude üldmõisted.

Akadeemik Lõssenko poolt välja töötatud õpetus taimede järgulisest ehk stadiaalsest arenemisest on tihedasti seostatud tema

poolt püstitatud ning eespool vaadeldud seisukohaga, et kasvamine ja arenemine on kaks iseasja. Kasvamine on taime massi ja mõõtmete suurenemine ilma kasvavate organite sügavamate kvalitatiivsete muutusteta. Arenemise all aga mõistab Lõssenko rea sügavaid muutusi, mis lõppude-lõpuks viivad taime paljunemisprotsessini, küpsede seemnete moodustamiseni, mis osutuvad juba uueks põlvkonnaks.

Mitmesugused taimed vajavad oma normaalseks kasvamiseks ja arenemiseks erinevaid kliimalisi tingimusi. Talikõrsviljade tarvis on need tingimused järsult erinevad nendest, mis on tarvilikud niisugustele soojusenõudlikkudele taimedele, nagu seda on puuvillapõõsas. Kuid ka üksiku taime vajadused selle või teise faktori suhtes nende elu jooksul — idanemisest kuni uute seemnete valmimiseni — pole ühesugused: mitmesugustel eluperioodidel need on isesugused. Näiteks niisugused taimed, nagu kõrsviljad, eriti aga nende talisordid, nõuavad oma arenemise alguses madalamat temperatuuri kui elu lõpul. Taliviljadel nende arenemise alguses on tarvis 20—50 päeva vältel (sõltuvuses nende sordist) temperatuuri, mis ei tõuse üle 10°, kuid edasisel arenemisel — kõrgemat temperatuuri. Seepärast kui neid taimi kasvatada kindla temperatuuri juures — kas kõrgemal või madalamal kui 10°, siis kuigi need taimed võivad kasvada, ei hakka nad neil juhtudel õitsema ega vilja kandma. Erinevad on ka taimede nõudlused päeva pikkuse kohta; näiteks kui kasvatada kõrsvilju pidevas 10-tunnilise päeva ja 14-tunnilise öö tingimustes, siis jääb nende arenemine seisma ja nad ei hakka vilja kandma.

See nõudluste muutumine, mida taimed esitavad väliskeskkonna teguritele, viitab Lõssenko arvates sellele, et ka taimede arenemine ise seemnete idanemisest kuni uute seemnete valmimiseni pole ühetüübiline, pole ühesuguse kvaliteediga. Taimede arenemine koosneb üksikutest eriomadustega etappidest — arenemisjärkudest, millede läbitegemiseks ongi vajalikud erinevad välistingimused. Järgud on arenemise üksikud vajalised etapid, ja ainult kindlatel arenemisjärkudel võivad kujuneda need või teised organid või tunnused. Kuid ei tule arvata, et uute morfoloogiliste tunnuste ilmumine on alati taimede uude arenemisjärku ülemineku tulemuseks; niisugused tunnused võivad tekkida ka sama vana arenemisjärgu baasil. Teisest küljest uude arenemisjärku üleminekul ei tarvitse sugugi tingimata kohe tulla nähtavale uute organite ja tunnuste tekkimine, sest need võivad ilmuda alles hiljem.

Seega tuleb arenemisjärkude all mõista mitte mitmesuguste organite ja taimeosade tekkimist ennast, vaid neid sisemisi omadus-

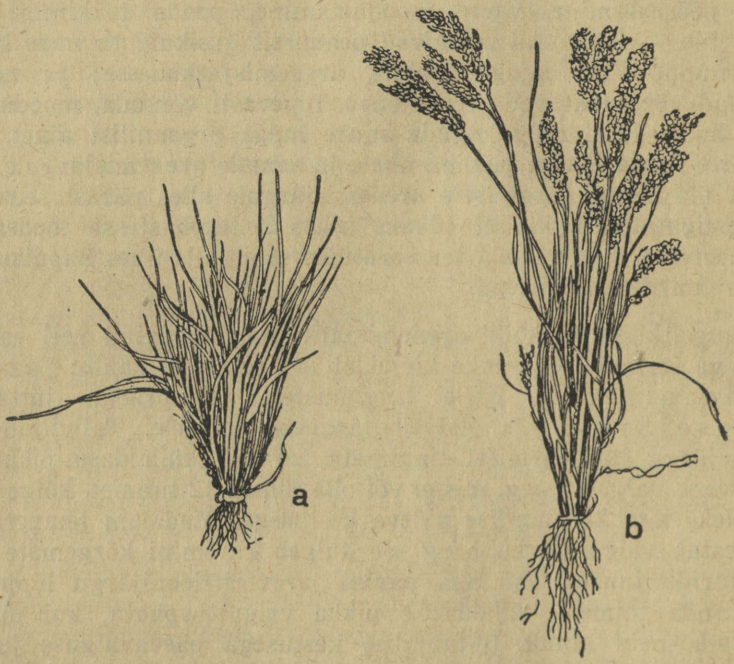
likke murdemomente taimede arenemises, ilma milledeta pole võimalik edasine normaalne arenemistee, mis viib üle mitmesuguste organitę ja tunnuste tekkimise viljakandmisele.

Seega erinevad arenemisjärgud järsult nendest väliselt nähtavatest arenemisfaasidest, mida tavaliselt kasutatakse fenoloogilistel vaatlustel taimede vegetatiivset arenemist kirjeldades. Niisugused faasid, nagu idandite ilmumine, esimese või teise lehe lahtihargnemine, põõsastumine, varre moodustamine, peade tekkimine (loomine) jne. — kõik nad märgivad peamiselt üksikuid taimede kasvamise etappe ilma mingi suhteta arenemisjärkudesse; ja näiteks taliviljad võivad kasvada terve suve, tugevasti võrsuda, moodustada suure hulga lehti ning koguda suure hulga orgaanilist ainet, kuid seejuures jääda ikkagi püsima ühele ja samale arenemisjärgule. Nad võivad üle minna järgmisele arenemisjärgule alles pärast seda, kui neid paigutatakse küllalt pikaks ajaks sellekohastesse soodsatesse tingimustesse, s. o. madala temperatuuri mõju alla ühes hapniku küllaldase juurdepääsemisega.

Kaugeltki mitte kõiki arenemisjärke pole suudetud veel vajalise selgusega eristada. Lõssenko kirjeldab senini ainult kahte: *jarovisatsioonijärku*, mille tingimustest oli praegu juttu, ja *valgusejärku*, mis otseselt järgneb eelmisele. Taliviljadel on valgusejärgu läbitegemisel tingimata tarvilik küllaldase pikkusega igapäevane valgustusaeg, mis ei või olla lühem 12 tunnist, kõige soodsam oleks aga 24-tunnilise pideva kestusega. Madalam temperatuur aga peatab valgusejärku, ning see kulgeb kiiremini kõrgemate temperatuuride juures. Kui aga pärast jarovisatsioonijärgu lõppemist mitte anda taimele küllaldaselt pikka valgustuspäeva, kui näiteks kasvatada neid ainult 10-tunnilise kestusega päevavalguse juures, siis ka pärast jarovisatsiooni lõppemist taimed ei suuda hakata päid looma ega kõrt kasvatama, vaid kasvavad endiselt puhmikutena edasi nagu taimed, mis jarovisatsioonijärku veel pole läbinud.

Erinevaisse füsioloogilistesse tüüpidesse kuuluvatel taimedel on erisugused ka need tingimused, mis on tarvilikud vastavate arenemisjärkude läbitegemiseks. Nii näiteks vajab hirss jarovisatsioonijärgu läbimiseks viibimist 5—7 päeva jooksul mitte madalas, vaid kõrges — kuni 20—25° temperatuuris, kuna valgusejärk võib temal kulgeda ainult lühendatud päevadel või veelgi paremini täielikus pimeduses (joon. 148). Umbes samasugused on tingimused ka maisil, puuvillapõõsal ja teistel soojusenõudlikel taimedel nende jarovisatsioonijärgu läbimiseks.

Igat arenemisjärgu läbimist märgivad kindlad kvalitatiivsed mitteümberpööratavad muutused, mis toimuvad varre kasvukuhiku embrüonaalsete rakkude protoplasmas. Need arenemisjärgulised muutused antakse edasi kõikidele seesugusest kasvukuhikust tekkinud rakkudele, kuid mitte varemtekkinud rakkudele ja kudedele. Seepärast võivad täiskasvanud taime mitmesugused osad kuuluda erinevatesse arenemisjärkudesse. Arenemisjärguliselt on kõige kauge-



Joon. 148. Hirsitaimed — kasvanud jaroviseerimata seemnetest (a) ja jaroviseeritud seemnetest (b), mõlemad ühel ajal külvatud ja ühevanused.

male arenenud või kõige vanemasse arenemisjärku jõudnud taime ladvaosade rakud, mis on tekkinud pärast eelmiste arenemisjärkude läbimist. Seevastu taimevarre alumised osad, mis on tekkinud enne nende arenemisjärkude läbitegemist, on kronoloogiliselt kõige vanemad, kuid arenemisjärguliselt kõige nooremad. Sellelt seisukohalt vaadates on maharaiutud puu kännust tekkinud kännuvõsud arenemisjärgult nooremad kui puu ise, ja sellega seletuvadki aianduses laialt levinud nn. puude ja põõsaste noorendamisvõtted. See

„noorendamine" pole sugugi vasturääkivuses selle Lõssenko töödega vääramatult kindlaks tehtud seisukohaga, et arenemisjärgulised muutused pole ümberpööratatavad ega või omandada tagaspidist käiku.

§ 97. Taimede jarovisatsioonijärgu läbimise tingimused ning selles järgus toimuvad muutused. Jarovisatsiooni-agrovõte, selle teoreetiline põhjendus ja praktiline tähtsus.

Üks esimestest arenemisjärkudest, mida nimetatakse jarovisatsioonijärguks, võib alata siis, kui seemne idu on vast hakanud kasvama, kui selleks on olemas vastavad väliskeskkonna tingimused. Kui need tingimused aga puuduvad, siis taim ei tee läbi jarovisatsioonijärku, kuigi tema kasvamine võib seejuures edeneda täiesti normaalselt; taim võib oma mõõtmeilt suureneda ning koguda orgaanilist ainet, kuid temal ei teki viljakandmiselundeid.

Jarovisatsioonijärgu avastas ning uuris kõrsviljade juures üksikasjaliselt läbi Lõssenko, algul taliviljadel, pärast aga ka suviviljadel. Üheaastaste sortide kultuurid, mis üheaegse kevadkülvi korral teistest varemini hakkavad vilja kandma, on varavalmivad, need sordid aga, mille arenemisperiood külvist kuni viljakandvuseni on venitatud, on hilised ehk hiljavalmivad. Lõpuks need sordid, mis kevadkülvi korral sügisel ei hakka vilja kandma, on taliviljad.

Paljud uurijad on otsinud vahet tali- ja suviviljade vahel ning püüdnud selgitada põhjusi, miks taliviljad kevadkülvi korral ei hakka samal aastal vilja kandma. Ühed arvasid, et taliviljad vajavad puhkeaega, mida suviviljadel pole tarvis, teised oletasid, et taliviljad vajavad enne viljakande-ikka jõudmist läbikülmumist, kolmandad väitsid, et taliviljadel on lihtsalt nii pikk vegetatsiooniperiood, et nad ei jõua esimesel suvel hakata veel kõrt ja viljapead looma jne. Kõik need oletused osutusid ekslikeks, ja ainult Lõssenkol läks korda avastada selle erinevuse loomust seetõttu, et ta teisel viisil asus selle küsimuse lahendamisele. Nimelt ta võttis enesele ülesande mitte lihtsalt *seletada* kevadel väljakülvatud taliviljade mitte-viljakandmise põhjust, vaid leida *võte, kuidas sundida neid viljakandmisele*, ja pealegi niisugune võte, mida saaks kasutada mitte üksi laboratooriumis ning väikestel katselappidel, vaid ka põllumajanduslikes tingimustes. Niisugust võtet läks temal tõeliselt korda ka leida, ja see on omandanud laialdast kuulsust *jarovisatsiooni-meetodi* nime all.

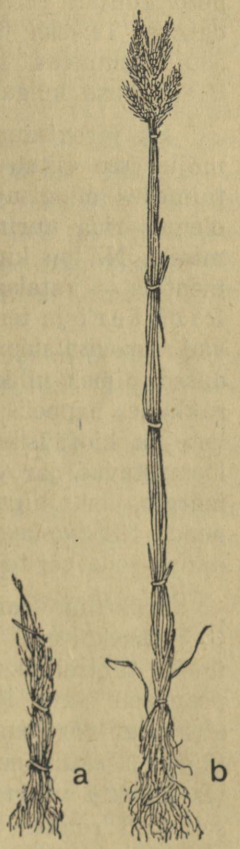
Jarovisatsioonimeetod on äärmiselt lihtne ning üldiselt kergesti kasutatav. Põhimiselt see seisab selles, et vaevalt idanema hakanud seemned allutatakse kindlaile välistingimustele, millede mõjul nendes

toimuvad vastavad sisemised füsioloogilised protsessid, mis põhjustavadki nende üleminekut reproduktsioonile. Ühel teistest varemini tundma õpitud jarovisatsioonijuhul, nimelt nn. taliviljade „muundamisel" suviviljadeks, õigemini küll nendele peade loomise võime andmisel, samuti nagu suviviljadel kevadkülvi puhul, on jarovisatsiooni juhtivaks faktoriks madala temperatuuri mõju küllalt pika ajavahemiku vältel.

Lõssenko arvates kevadel väljakülvatud taliviljad ei hakka vilja kandma seepärast, et nende arenemise esimese järgu läbitegemiseks on tarvis madalat temperatuuri 20—50 päeva jooksul (sõltuvuses sordist). See temperatuur peab olema madalam kui 10°, kõige parem, kui see on +2 kuni 0°. Sügisel külvatud taliviljad alluvad looduslikes tingimustes jarovisatsiooniks tarvilikule madalale temperatuurile. Pärast seda, kui nad küllalt kaua on arenenud madalas temperatuuris, nad ei vaja seda enam oma edasiseks arenemiseks. Kuid kevadkülvi korral taliviljad ei saa looduses neile vajalikku madalat temperatuuri nõutava ajavahemiku vältel ega suuda seepärast ka minna üle kõrre ja pea loomisele. Seepärast kevadkülvi korral taliviljad kasvatavad terve suve jooksul ainult lehti, võrsuvad tugevasti, moodustavad ikka ja ikka jälle uusi lehti, kuid pead ei moodusta. Kui neid aga enne väljakülvamist kunstlikult jaroviseerida, nimelt kui hoida vaevalt idanema hakanud terised küllaldase aja vältel külma käes, siis nad läbivad selle arenemisjärgu, mis vajab madalat temperatuuri, ja hakkavad pärast seda ilma takistamata ka kevadkülvi korral kõrsi ja päid moodustama (joon. 149).

Lõssenko poolt väljatöötatud kunstliku jarovisatsioonimenetluse põhiline osa seisabki selles, et viljakandmiseks vajaliku ülemineku saavutamiseks vastava välistegurite kompleksi (temperatuuri, niiskuse, õhustuse) mõjutusele allutatakse mitte täiskasvanud taimed, mis tehniliselt on läbiviimata isegi laboratooriumi tingimustes ja väljakultuurides on hoopis võimatu, vaid vaevalt idanema hakanud seemned, s. o. külvis. Selleks, et võrdlemisi pika mõjutamisaja ehk jarovisatsiooniaja (kuni 50—60 päeva) vältel seemned ei idaneks liiga tugevasti, neile antakse kõigest umbes 50% täielikuks paisumiseks vajalikust veest. Niisuguse niisutamise juures toimuvad seemnetes peaaegu kõik biokeemilised protsessid, mis on omased rakkude elutegevusele, seejuures on aga kasvamisprotsess väga tugevasti pidurdatud. Seesugune kasvamise peatamine on tarvilik selleks, et seemneid ka pärast jarovisatsiooni läbitegemist oleks võimalikult kerge transportida ning külvimasinate abil maha külvata, et väljavenitunud iduvarred ja -juured ei murduks ega takistaks külvamist.

Suviviljad erinevad taliviljadest mitte selle poolest, et neil jarovisatsioonijärk täiesti puudub, vaid selle poolest, et neil kulgeb see järk kõrgema temperatuuri juures, 5° kuni 12° vahel, ja vajab läbitegemiseks palju lühemat ajavahemikku, kõigest 5 kuni 15 päeva. See erinevus pole aga alati küllalt terav, ja suvi- ja taliviljade rühmad on üksteisega seostatud rea üleminekuvormidega. Peale selle võib üks ja sama sort kohtades, kus kevad on pikalt külm, käituda kui suvivili, kuna ta suudab niisugustes tingimustes ka kevadel läbi teha jarovisatsioonijärgu ning sooja kevadega paikkonnas osutuda talisordiks, kuna niisugustes tingimustes tema jarovisatsioonijärk ei suuda kevadel lõpule jõuda. Rakendades külvieelse jarovisatsiooni menetlust ka suviviljade seemnetele, eriti niisugustele sortidele, milledel see järk on võrdlemisi pikk, võib sundida neid sel teel palju kiiremini oma arenemist lõpetama ning andma küpsi seemneid mõned päevad varem kui ilma jarovisatsioonita. Jarovisatsiooni-agrovõte osutub seepärast väga tähtsaks kõikidel niisugustel juhtudel, kus on tarvis lühendada kultuurtaimede vegetatsiooniperioodi.



Joon. 149. Talinisu kevadkülv Ukrainas: a — taimed harilikkude seemnete külvist ei moodusta pead; b — jaroviseeritud külvisest taimed moodutavad pea normaalselt.

Kuid mitte kõik taimed ei vaja jarovisatsioonijärgu läbimiseks tingimata võrdlemisi madalat temperatuuri. Paljud soojusenõudlikud taimed vajavad selleks kõrgemat temperatuuri kui tavalisteks kasvamisprotsessideks. Nii näiteks vajab puuvillapõõsas selleks, et hakata õitsema ning vilja kandma, küllaldaselt pika aja vältel võrdlemisi kõrget temperatuuri, 20° kuni 30°. Umbes samasuguselt käituvad ka hirss, mais, sojauba ning teised lõunamaise päritoluga taimed.

Peale kindla temperatuuri on jarovisatsioonijärgu läbimiseks tarvilikud ka teised tingimused. Nende hulgast võib mainida vajaliku hapniku juurdepääsu, sest hapnikuvabas kui ka vähese hapnikusisaldusega keskkonnas jarovisatsioon ei toimu. Seepärast on tarvilik praktilisel

seemnete jaroviseerimisel kolhooside ja sovhooside tootmistingimustes, kus külvise jaroviseerimist toimetatakse hoone põrandal suuremates või väiksemates hunnikutes, hoolitseda selle eest, et need kuhjad poleks liiga paksud ja et neid aeg-ajalt läbi kühveldataks. Teiseks jarovisatsiooni tingimuseks on küllaldane niiskuseaste seemnetes, sest kui niiskusesisaldus on palju väiksem 50% täisniiskuse hulgast, siis jarovisatsioon ei toimu.

Et jarovisatsiooniks on tarvis kindla välisfaktorite kompleksi mõju, see viitab selgesti asjaolule, et sel puhul peavad toimuma taimedes mingisugused biokeemilised protsessid. Praegusel ajal on olemas rida uurimusi, mis on suunatud nende protsesside selgitamisele. Nii on kindlaks tehtud, et jarovisatsioonil hapendajate fermentide — katalaasi ja peroksüdaasi — aktiivsus tõuseb. Akadeemik Richter'i ja tema kaastööliste (1934) uurimuste kohaselt muutuvad jarovisatsiooni mõjul ka protoplasma kolloid-keemilised omadused, nimelt nihkub valkude-lipoidide kompleksi isoelektriline punkt rakkudes happelisele küljele. Kuid senini oleme veel kaugel biokeemiliste ja biofüüsikaliste muutuste täielikust mõistmisest, mis iseloomustavad jarovisatsioonijärgu läbimist. Ja, nagu Lõssenko õieti märgib, oleks liiga lihtsameelne seletada järgulise arenemise olemust nende füüsiko-keemiliste muutustega, mida on läinud korda tähele panna selle või teise järgu läbimisel.

Praktiline jarovisatsioonimenetluse kasutamine on väga suur ja mitmekülgne. Kõrsviljade vegetatsiooniperioodi lühendamine on üheks tähtsamaks võitlusvahendiks põuaga seal, kus põud esineb peamiselt suve lõpul, nimelt terves NSVL lõuna- ja kaguosas, kus isegi võrdlemisi niisketel aastatel osutub mullapinnas sügiseks täiesti läbikuivanuks. Jarovisatsiooni abil on võimalik nendes oblastites külvata väärtuslikumaid hilja-valmivaid nisusorte, muutes neid sel viisil rohkem vara-valmivaiks ning ühes sellega põuda ennetavaiks; vara-valmivate ja praegu nendes rajoonides kasvatatavate sortide hulgas leidub aga väga vähe küllaldaselt heade omadustega sorte.

Suure tähtsusega on jarovisatsioon ka põhjapoolsetes rajoonides, kus suvi on liiga lühike, võimaldades siiagi nihutada rohkem väärtuslikke hilja-valmivaid nisu, kaera ja teiste taimede sorte. Hirsi, puuvillapõõsa, maisi ja teiste soojusenõudlike taimede seemnete jarovisatsioon võimaldab levitada nimetatud taimede kultuure põhja poole, mis on samuti suure tähtsusega Nõukogude Liidule, kuna see võimaldab nende taimede külvipinna laiendamist.

Üksvahe arvati, et jarovisatsiooniga on võimalik talivilju ära hoida talvisest hukkumisest, külvates neid välja mitte sügisel, vaid kevadel koos suviviljadega, kuid jaroviseeritult. Kuid see osutus ebatulusaks, kuna pole ratsionaalne kanda üle kevadele kõik põllumajanduslikud tööd, ja kuna peale selle sügisel väljakülvatud taliviljade saak osutub soodsatel aastatel märksa kõrgemaks kui kevadkülvi korral. Seepärast kasutatakse jarovisatsiooni praegu peamiselt suviviljade juures, kui on tarvis nende arenemist kiirustada. Niisuguste jaroviseeritud külvisega pindalad moodustasid NSVL-s 1933. a. ligikaudu 200 000 ha, 1934. a. — ligikaudu 600 000 ha, 1935. a. — 2 000 000 ha, 1936. a. umbes 5 000 000 ha ja 1937. a. ulatus see juba 10 000 000 ha. Niisugune kiire pindala kasvamine jaroviseeritud külviste all osutub teaduse ajaloos täiesti enneolematuks ning on võimalik ainult sotsialistlikus riigis kui näide teaduse leiutiste kiire leviku kohta põllumajanduse praktikas.

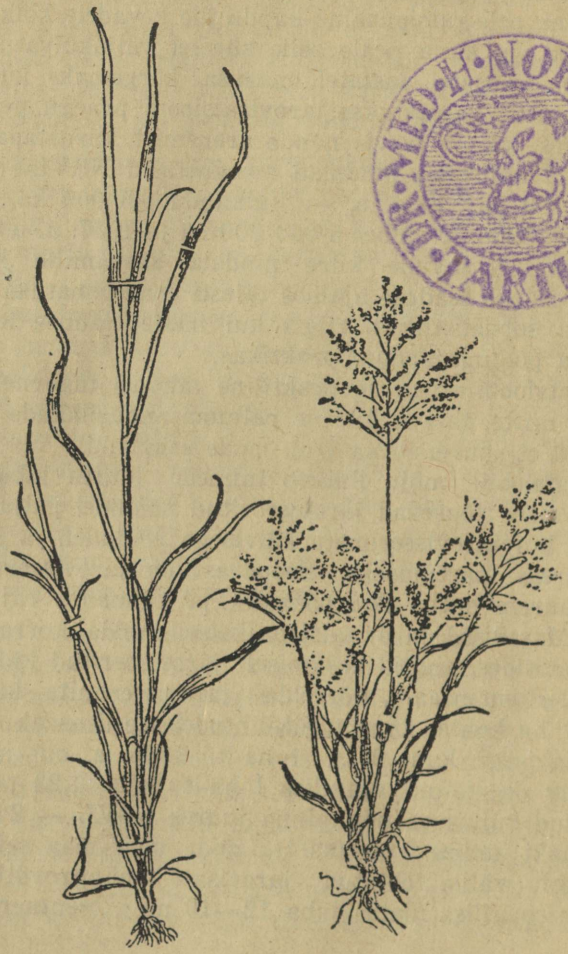
Jarovisatsioonimenetluse praktiline tähtsus tugevneb veel seega, et selle abil mitte üksi ei kiirene põllumajanduslikkude taimede arenemine, vaid et suureneb ka veel nende saagiand.

Jarovisatsiooni mõju ilmneb taimede juures juba üsna vara, nimelt — orased tõusevad jaroviseeritud põldudel palju varemini ja ühtlasemalt kui jaroviseerimata külvisega põldudel, ja juba ainuüksi see on suureks paremuseks. Seepärast on jaroviseeritud külviste saagiand suurem mitte üksi põuastes ja külmades rajoonides, vaid igal pool. Massilised jarovisatsioonikatsed, mida korraldati 1934. a. NSVL kolhoosides, andsid keskmiselt jaroviseeritud külvisega põldudelt suvinisu enamsaaki, võrreldes jaroviseerimita külvisega, 1,13 tsentnerit 1 ha kohta, kuna üksikjuhtudel see lisasaak oli kuni 2—3 tsentnerit ja isegi kuni 9 ts. 1 ha-lt. 1935. a. oli jarovisatsiooni tõttu saadav keskmine saagilisa 1 ha-lt juba 1,23 ts., mis üldise jaroviseeritud külvisega põllupinna juures NSVL — 2 000 000 ha — andis lisasaaki umbes 2 500 000 ts., mida meie maa sai akad. Lõssenko poolt välja töötatud jarovisatsiooni-agrovõtte tagajärjel. 1937. a. see saagilisa ulatus juba 12—15 milj. tsentnerile.

§ 98. Taime arenemise valgusejärgu läbimise tingimused. Ööpäeva valgustatud ja pimeda perioodi pikkuse mõju — fotoperioodsus.

See suur mõju, mida avaldab taimede arenemisele ja viljakandvuse algusele vahekord ööpäeva pimeda ja valgustatud perioodide vahel (mida lühidalt märgitakse terminiga — päeva pikkus) avastati esmakordselt ameeriklaste Garner'i ja Allard'i katsetega 1920. a. Nimelt leidsid nad, et mõningad taimed, nagu näiteks paljud

sojaoa sordid, puuvillapõõsa sordid, aeduba, astrid jt. taimed, kõrsviljadest hirss, sorgo ja riis, hakkavad seda kiiremini õitsema, mida lühem on päev ja mida pikem on öö, mispärast need taimed loodus-



DR·MED·H·NORMANN·TARTUS·

Joon. 150. Hirss — lühipäeva-taim, arenenud ühesuguse päevade arvu juures 12-tunnilise (paremal) ja 18-tunnilise päevapikkuse juures (vasemal).

likes tingimustes hakkavad õitsema alles sügise eel, mil päevad on hakanud muutuma lühemaks. Lühendades kunstlikult päeva, näiteks viies taimi varajastel õhtutundidel pimedasse ruumi või kattes neid

valgust-pidavate kastidega ning jättes neid sinna hilishommikuni, võis sundida neid hakkama õitsema juba suve alguses. Niisuguseid taimi nimetati lühipäeva-taimedeks (joon. 150); need vastavad rohkem lõuna laiustele, kus suvine päev pole suhteliselt pikk. Vastupidi — paljud taimed, nagu nisu, kaer ja teised kõrsviljad, hakkavad seda kiiremini õitsema, mida pikem on päev ja mida lühem öö; valgustades neid taimi osa ööst või terve öö läbi elektrivalgusega, võib tunduvalt kiirendada nende õitsemisaja algust. Need on pikapäeva-taimed (joon. 151). Neil taimedel on vegetatsiooni-



Joon. 151. Oder — pikapäeva-taim — arenenud võrdse hulga päevi 9-, 12- ja 18-tunnilise päevapikkuse juures.

periood lühem põhja laiustes, kus suvipäev on väga pikk ja kus päeva pikkus kaalub üles madalama temperatuuri peatava mõju. Kõige kiiremat arenemist ilmutavad pikapäeva-taimed, kui neid pidevalt valgustada terve ööpäeva kestel.

Päeva ja öö pikkuse vahekorra mõju taimede arenemisele nimetatakse fotoperioodsuseks. Huvitav on märkida, et taime suhtumise iseloom päeva pikkusesse sõltub suurel määral taime päritolust: nimelt on troopikamailt pärinevad taimed enamikus lühipäeva-taimed, kuna parasvöötme taimed kuuluvad pikka päeva vajavate taimede rühma. Seepärast — kui meie maa taimed viia troopikamaale, siis paljud nendest ei hakka seal üldse õitsema.

Fotoperioodsuse reaktsioon ühe ja sama kultuuri piirides, kuid erinevatele sortidele, pole kaugeltki mitte ühesugune. Nii näiteks sojauba, nagu nimetatud, kuulub lühipäeva-taimede hulka. Nii üksikud selle sordid (näit. „Biloksi") venitavad väga oma arenemist päeva pikenemisel, näiteks 12-tunnilise päeva muutumisel 16-tunniliseks muutub nende vegetatsiooniperiood kahekordseks; teised sordid jälle (näit. sort „Mandariin") peaaegu ei reageeri niisugustele muutustele ja hakkavad üheaegselt õitsema nii pika kui ka lühikese päeva puhul. Samasugust erinevust võib tähele panna ka pikapäeva-taimede juures, näiteks nisul, kusjuures on läinud korda selgitada, et see on ühenduses tema liikide geograafilise päritoluga. Nii näiteks põhjamaa nisude arenemine pikeneb väga tugevasti lõunapoolsete laiuste kultuurides — lühema päeva juures, kuna aga india nisud suhtuvad päeva lühenemisse peaaegu ükskõikselt (Dorošenko ja Razumov, 1925).

Fotoperioodsus on väga suure tähtsusega kultuuride rajoonimisel, nende ümberjaotamistel ning ühest rajoonist teise üleviimisel. Nimelt pikapäeva-taimed, nagu näiteks nisu, nende üleviimisel põhjapoole ei leia takistust päeva pikkuses, mis põhja poole suundudes suvel järjest pikeneb ning mis kiirustab nende arenemist; see muidugi kergendab väga niisuguste taimede kultiveerimist enam põhjapoolsetes laiustes ning kompenseerib suures ulatuses põhjamaa suve vähemat pikkust. Lühipäeva-taimi on palju raskem liigutada põhja poole, kus suvi on niigi lühike, kuna pikk päev takistab nende arenemist. Niisugustel kultuuridel tuleb valida põhja pool kasvatamiseks seesuguseid sorte, mis võimalikult vähem reageerivad päeva pikkusele, s. o. omavad võimalikult väikest fotoperioodsuse-tundlikkust. Seepärast on fotoperioodsuse reaktsiooni täpne tundmine üksikute sortide juures väga tähtis.

Peale õitsemisaja alguse mõjutamise omab päeva pikkus veel suurt mõju ka vegetatiivsete organite arenemisele. Nii näiteks lühipäeva-taimedel soodustab valgustusaja pikenemine lehepindade arenemist ning üldse vegetatiivsete elundite kasvamist, mispärast niisugused taimed põhjapoolsetes kultuurides ei suuda valmida, kuid seevastu nad moodustavad rohkesti rohelist massi ning neid võib suure eduga kasvatada heinteks või silomaterjaliks. See suur lehepindade arenemine on selle tulemuseks, et õitsemise pidurdamisega tekkivad orgaanilised ained suunatakse uuesti peamiselt taime uute tööorganite — lehtede — moodustamiseks. Samal põhjusel me leiame pikapäeva-taimedel tugevat lehepindade arenemist ning rikkalikku rohelise massi tekkimist ka lühipäeva-tingimustes, kuigi päeva lühine-

mine iseenesest — vähendades klorofülliaparaadi töötundide arvu — peaks põhjustama orgaanilise ainehulga vähenemist taimedes. Ja tõepoolest, kui lühendada päeva ülemääraselt, näiteks 6 tunnile ning alla seda, võib juba tähele panna taimede kiduraks muutumist. Vahekorrad taimede üldiste mõõtmete vahel nende kasvatamisel päeva erineva pikkuse juures on hästi näha ülaltoodud joonistel 150 ja 151.

Päeva pikkus on väga suure mõjuga ka mugulate, sibulate ja teiste toidutagavarade-mahutite arenemisele. Paljudel taimedel, näiteks aedsibulal, soodustab pikk päev maa-aluste organite — sibulate — arenemist, kuna lühipäeva juures tekivad temal peaaegu ainult rohelised lehed. Paljud troopikataimed, näiteks metsikud kartulite liigid, moodustavad oma kodumaal Lõuna-Ameerikas rikkalikult mugulaid, kuid nende kultiveerimisel Kesk-Euroopas, kus päev on pikem, nad ei moodusta üldse mugulaid. Kui aga lühendada nendele päeva kuni 12 tunnini, siis tekib neil palju mugulaid. Kuid kultuurkartulil päeva pikkus ei takista mugulate tekkimist ja ta annab head saaki veel polaarringist kõrgemal, kus päike ei looju ööpäeva jooksul üldse. Siin on otsustav mõju mulla temperatuuril. Kui kõrgmägedelt pärinev taim võib kartul edukalt areneda madalamas temperatuuris; mullastiku temperatuuri tõus üle 22—25° juba takistab temal mugulate tekkimist.

Fotoperioodsuse mõju sisuliseks mõistmiseks on väga olulised rea uurijate (Egitz, Razumov, Ljubimenko, Štšeglova) tähelepanekud, millede järgi pole viljakandvuse kiirendamiseks sugugi vaja mõjutada taime vastava fotoperioodsusega tema kogu elu jooksul. Sellest juba jätkub, kui mõjutada taime võrdlemisi lühikese aja vältel enne õieorganite tekkimist. Nii näiteks — et tüüpiline lühipäeva-taim, hirss, võiks oma pöörise välja sirutada isegi pidevas ööpäevase valgustuse tingimuses, selleks on tarvis mõjutada teda lühipäeva-valgustusega 10—15 päeva jooksul pärast idandite ilmumist. Seda nähtust nimetatakse fotoperioodsuse järelmõjuks ehk fotoperioodiliseks induktsiooniks.

Lõssenko annab sellele nähtusele järgmise seletuse. Pärast jarovisatsioonijärgu möödumist, millele fotoperioodsus ei avalda mingisugust mõju, algab järgmine arenemisjärk, mida ta nimetab valgusejärguks. Selle järgu läbimiseks vajavad ühed taimed kindlat ajavahemikku valguses püsimiseks, kuna valgus kiirendab nende viljakandvuse kättejõudmist, teised taimed jälle vajavad kindlat ajavahemikku pimedas viibimiseks, kuna nendel valgus peatab viljakandvuse-aja kättejõudmist. Esimesed on pikapäeva-taimed, milledel valgusejärk möödub kõige kiiremini pidevas valguses. Need taimed

ei vajagi õieti perioodilist valguse ja pimeduse vaheldumist, ja seepärast Lõssenko peab fotoperioodsuse mõistet ennast üldse ebaõigeks, kuna tegemist pole mitte valguse ja pimeduse vaheldumisega, vaid valguse ja pimeduse mõjuga. Lühipäeva-taimedel need arenemisjärgulised muutused, mis põhjustavad valgusejärgu läbimist, kulgevad kiiremini pimeduses. Kuid kuna pidevas pimeduses taimed ei või elada fotosünteesiprotsessi seismajäämise tõttu, siis niisugustel taimedel osutub tõesti vajaliseks valguse ja pimeduse vaheldus, kusjuures ööpäeva valgel perioodil neil toimuvad toitumisprotsessid, pimedal perioodil aga arenemisjärgulised muutused.

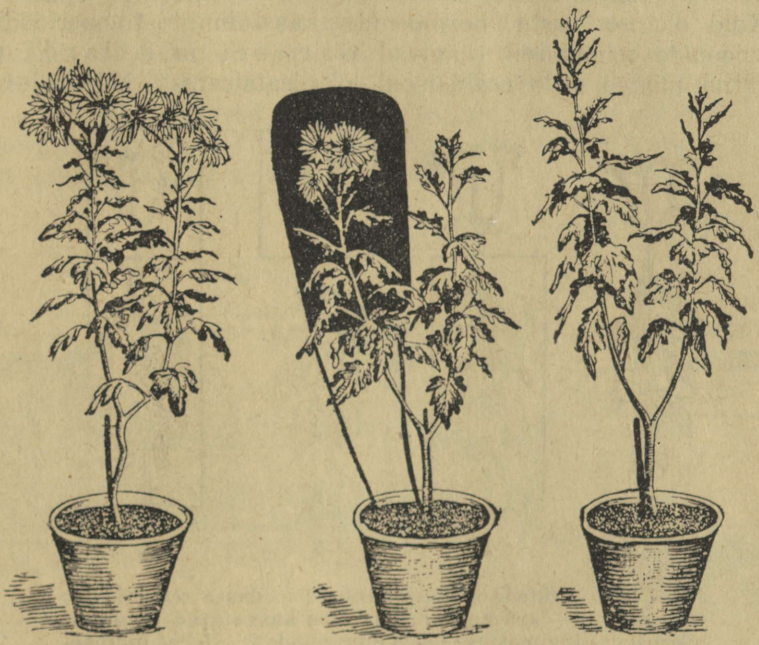
Erinevalt jarovisatsioonijärgust, mis võib toimuda vaevalt idanema hakanud seemnete idandeis ning mis pole seostatud morfoloogiliste muutustega kasvukuhikutes, saadab valgusejärgu kulgemist vähemalt õieorganite algete loomine. Nisul ja teistel kõrsviljadel see algab võrsumise (põõsastumise) ajal, mil kasvukuhikus varre tipul hakkavad diferentseeruma viljapeade alged. Seepärast pole enamiku taimede juures läinud korda esile kutsuda valgusejärgu läbimist sel ajal, mil need on veel külvise seisukorras. Ainult vähestel lühipäeva-taimedel, milledel valgusejärk on väga lühike, nagu näiteks hirsil, on võimalik esile kutsuda arenemise kiirenemist, kui nende seemneid idandada pimedas umbes samasugustes tingimustes nagu jaroviseerimisel, kuna nendel taimedel pimedus kiirendab valgusejärgu läbimist (vt. eespool joon. 148). Peale selle niisugused valgusejärgu läbi teinud taimed võivad välja sirutada oma pöörise mitte üksi pikapäeva-tingimustes, vaid isegi pidevas valguses.

Fotoperioodsuse toime loomus on senini veel puudulikult selgitatud. Pole kahtlust, et see pole otseselt seostatud süsihappegaasi assimilatsiooniprotsessiga; sellele viitab fakt, et fotoperioodsuse mõju sooritamiseks piisab väga nõrgast valgusest (kõigest 5—10 luksi), mille juures fotosüntees jääb kaugele maha hingamisest, kui ka see, et on tarvilik nimelt pikendada ööd, s. o. välja lülitada varahommikused ja hilisõhtused tunnid. Taimede varjutamine valgusekindlate kastidega mõningate keskpäeva tundide vältel ainult takistab orgaanilise aine kogumist, kuid ei avalda mingisugust mõju õitseaja kättejõudmisele.

On huvitav seejuures märkida, et taimede kasvatamine pikema valgusepäeva tingimustes, seda enam aga veel pidevas valguses, viib kõik taimed — nii pika- kui lühipäevalised — suuremale süsivesikute kogumisele, s. o. C:N suhte suurenemisele süsiniku kasuks; sel korral pikapäevaliste taimede viljakandvuse-aja kättejõudmine kiireneb, kuid lühipäeva-taimedel see aeglustub. See osutub üheks

kõige veenvamaks tõendiks süsivesikute ja lämmastikainete vahekorra teooria puudulikkuse kohta, mida peeti põhifaktoriks viljakandvuse kättejõudmise aja määramisel.

Viimaste aastate tööd on toonud hulga tõendeid vana, juba Sachs'i poolt (1880) esitatud hüpoteesi kasuks, et õitsemisajaks tekib taimedes isesugune „õisi-moodustav aine". Seda hüpoteesi

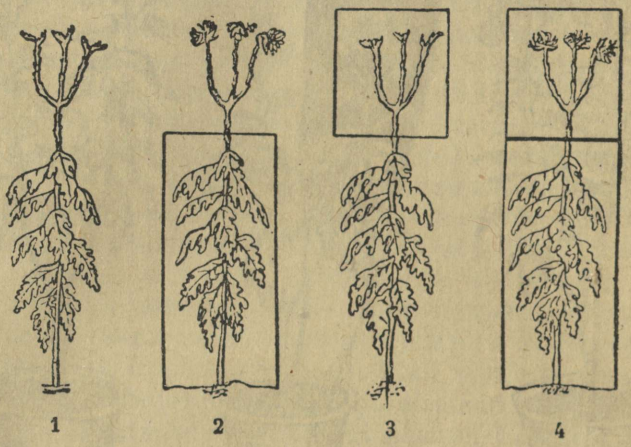


Joon. 152. Fotoperioodsuse reaktsiooni lokaliseerimine krüsanteemil: vasemal — taim, mis on kasvatatud lühipäevalise, 10-tunnilise valgustuse juures; paremal — pikapäevalise valgustuse juures; keskel — taim, mille vasem haru on kasvanud lühipäeva-, kuid parem pikapäeva-valgustuses.

põhjendas Sachs oma tähelepanekutega, et pistikud, mis olid võetud õitsevatelt begooniatelt kui ka teistelt taimedelt, hakkasid õitsema õige ruttu — niipea kui nad olid suutnud juurduda, kuna mitteõitsevatelt taimedelt võetud pistikud hakkasid õitsema alles pärast üsna pika vegetatiivse kasvamisperioodi läbitegemist. Sachsi tähelepanekuid on teised uurijad korduvalt kinnitanud, kuid tema hüpotees isesuguste õisi-moodustavate ainete tekkimisest ei leidnud algul kuigi suurt poolehoidu. Ja ainult viimastel aastatel, mil selgus, et paljud kasvamisprotsessid mitte üksi loom-, vaid ka taimorganismides,

leiavad reguleerimist hormoonide poolt, need vanad Sachsi vaated on uuesti äratanud tähelepanu. Fotoperioodsuse järelmõju nähtused (nagu sellele minu poolt oli tähelepanu juhitud juba antud õpperaamatu teises trükis 1929. a.) annavad samuti põhjust oletamiseks, et päeva pikkus tugevdab või, vastupidi, peatab taimedes spetsiifiliste hormoonide tekkimist, mis põhjustavad õitsemist, ja et edaspidine arenemiskäik sõltub suurel määral tekkinud hormoonide hulgast.

Kuid oletuse vastu hormoonide kaastoimest fotoperioodiliste reaktsioonide toimumisel räägivad Garner'i ja Allard'i poolt avastatud nähted selle reaktsiooni lokalisatsioonist. Mõjutades üht

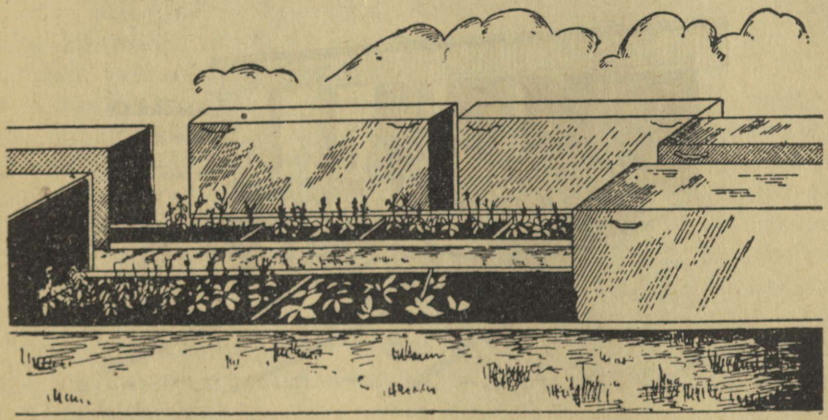


Joon. 153. Lehtede osa taime fotoperioodsuse reaktsioonis (skeem): 1 — krüsanteem, mis üles kasvatatud täielikult pikapäeva-tingimustes — õied puuduvad; 2 — lehed lühipäeva-, kuid ladvad pikapäeva-tingimustes — taim õitseb; 3 — lehed pikapäeva-ja ladvad lühipäeva-valgustuses — taim ei õitse; 4 — terve taim on lühipäeva-valgustuses — õitseb.

taimeoksa pikapäevalise valgustusega, teisi — lühipäevalisega, nad panid tähele, et igaüks nendest taimeosadest reageerib fotoperioodsuse tingimustele teistest sõltumatult ja et see reageerimine on rangelt lokaliseeritud. Nii näiteks — kui võtta niisugune tüüpiline lühipäeva-taim, nagu aedkrüsanteem, ja selle üht haru mõjutada lühipäeva-valgustusega, teist aga — pikapäevalisega või veel parem pideva valgustusega, siis näeme, et lühipäeva-valgustuses olnud haru hakkab õitsema, kuna pidevas valgustuses olnud haru püsib endiselt vegetatiivses kasvamisfaasis (joon. 152). Fotoperioodsuse reaktsiooni ülekandumist ühest taimeosast teise pole märgata; kuid hor-

moonid on just niisugused ained, mis tekivad organismi ühes osas, kuid avaldavad oma mõju teistes osades.

See vasturääkivus on leidnud lahenduse viimaseaegsetes töödes. Mõjutades lühipäeva-valgustusega mitte terveid üksikuid võrseid, vaid lehti eraldi ning kasvupunkte eraldi, Moškov (1936) ja peaaegu samaaegselt Tšailahjan (1936) tegid kindlaks, et otsustav tähtsus taimede fotoperioodsuse tingimuste vastuvõtmisel on lehtedel. Kui krüsanteemi lehed saavad lühipäeva-valgustuse ja lehtedest vabastatud ladvakasvud püsivad pikapäeva-valgustuses, siis taim hakkab õitsema, tema kasvupunktid moodustavad õiepungi; vastupidi — kui lehed jäävad pikapäeva-valgustusse, aga võrsete tipud lühipäeva-valgustusse, siis kasvupunktid jätkavad vegetatiivset kasvamist, kuna õitsemist ei toimu (joon. 153).



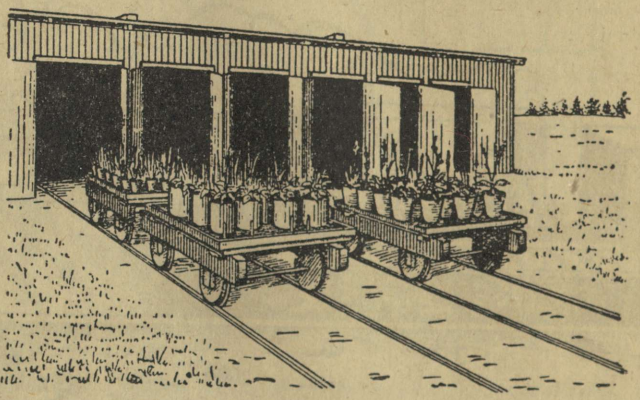
Joon. 154. Pealelükatavad vineerist kabiinid taimedega lühipäevaliste katsete korraldamiseks.

Siit tehti järeldus, et lehed, aga mitte kasvukuhikud, osutuvad fotoperioodsuse mõjutuse vastuvõtuorganiteks ja et lehtedes tekib spetsiifiline õitsemist soodustav hormoon (Tšailahjan paneb ette nimetada seda florigeeniks), mis suundub siit kasvukuhikutesse ning mõjutab õiepungade tekkimist. Tuleb siiski märkida, et niisugust hormooni pole senini läinud korda veel kusagilt puhtal kujul saavutada ega isegi taimekehast eraldada, mispärast tema olemasolu pole senini veel kaugeltki tõestatud.

Taimelehtedes tekkiva spetsiifilise õitsemishormooni hüpoteesi vastuvõtmine ei ole vastuolus — Moškovi arvates — Lõssenko seisukohaga, mille järgi arenemisjärgulised muutused toimuvad kasvamis-

punktide rakkudes. See hüpotees viitab ainult sellele, et lehtedes väljatöötatav hormoon on ainult üheks faktoriks teiste hulgas, mis põhjustavad arenemisjärguliste muutuste sooritamist.

Fotoperioodsuse katsete metoodika on üsna lihtne. Põhimiselt see seisab selles, et vineerist valmistatud kastidega varjutatakse taimi varahommikustel ja hilisõhtustel tundidel, millega lühendatakse päeva ning pikendatakse ööd. Suuremate taimede varjutamiseks kasutatakse ratastel liigutatavaid vineerist majakesi, mis taimedele peale asetatakse (joon. 154). Poti- ja vegetatsioonianumate-kultuuride puhul on käepärane kasutada vagonette, milledega need nõud lükatakse õhtuti pimedasse hoonesse ja hommikuti sõidutatakse sealt välja (joon. 155).



Joon. 155. Fototroopiline maja NSVL Teaduste Akadeemia Taimefüsioloogia Instituudi juures.

Väga suurt mõju avaldab päeva ja öö pikkuse vahekord puude kasvamisele, kusjuures ka siin taimed, mis on erineva geograafilise päritoluga, reageerivad erinevalt. Lõunamaa puud pikendavad pikapäevase valgustuse puhul põhjamail oma võsude kasvamisaega, mis seetõttu ühe suve vältel saavutavad palju suurema pikkuse kui lõunamail, kuid ei suuda seejuures valmida ning hävivad talvise külma mõjul. Põhjamaise päritoluga puudel aga toimub puidu valmimine pikapäevase valgustuse juures hästi. Üksikasjalisemalt päevapikkuse mõjust puhkeperioodi kättejõudmisele on juttu pärastpoole.

§ 99. Stadiaalse arenemise teooria rakendamisest varavalmivate sortide aretamisel ning võitluses kartulite kidumisega lõunas. Lõssenko katsed taimede loomuse ümbermuutmiseks.

Akadeemik Lõssenko poolt loodud taimede stadiaalse arenemise teooria on põhjalikult muutnud meie ettekujutusi taimede varavalmivuse ja hiljavalmivuse kohta ja üldse nende vegetatsiooniperioodi pikkuse kohta. See teooria võimaldas selgitada erinevuste loomust tali- ja suviviljade kui ka varavalmivate ja hiljavalmivate sortide vahel. Taliviljad, nagu näitas Lõssenko, erinevad suviviljadest seepoolest, et nemad ühe oma individuaalse arenemisperioodi, mida nimetatakse jarovisatsioonijärguks, läbimiseks vajavad madalamat temperatuuri kui suviviljad, kusjuures nad selle järgu läbimiseks vajavad ka palju pikemat ajavahemikku. Oma valgusejärgu pikkuse poolest ei erine taliviljad ja suviviljad oluliselt, ja jaroviseeritult kevadel välja külvatuna taliviljad hakkavad päid looma umbes samal ajal kui neile vastavad suviviljasordidki.

Lõssenko uurimustega on samuti täie kindlusega tõestatud, et pole järsku vahet tali- ja suvisortide vahel ja et need moodustavad talvitamise omaduse järgi ühe pideva rea. Üks sort vajab jarovisatsioonijärgu läbimiseks madalamat temperatuuri ja pikemat ajavahemikku, teised jälle vähem madalat temperatuuri ja lühemat ajavahemikku, kolmandad — veelgi vähem madalat temperatuuri ning võivad üsna ruttu jarovisatsioonijärgu läbi teha kevadkülvi korral. Esimesed sordid on talisordid, teised — pooltalisordid (teisiti neid nimetatakse veel vaheldussortideks, kuna neid võib kohati välja külvata nii kevadel kui ka sügisel) ja — lõppeks — kolmandad on päris suvisordid.

Seega määrab vilja talvitusastme tema nõudlus madala temperatuuri suhtes jarovisatsioonijärgu läbimisel. Suvisordid aga oma erineva varavalmivuse või hiljavalmivuse poolest võivad erineda omavahel nii jarovisatsioonijärgu pikkuse kui ka valgusejärgu pikkuse poolest. Kui valime kaks sorti ühesuguse vegetatsiooniperioodi pikkusega, siis see veel ei tähenda, et mõlema sordi mõlemad arenemisjärgud on samuti ühesugused. Võib juhtuda, et näiteks ühe sordi jarovisatsioonijärk on võrdlemisi lühike, kuid valgusejärk pikem, kuna jälle teisel on jarovisatsioonijärk pikem ning valgusejärk lühem. Kuna aga päevade arv, mis on tarvilik valgusejärgu läbitegemiseks, sõltub ööpäeva valgustatud perioodi pikkusest ja on seda lühem, mida pikem on päev, siis taime kasvatamisel põhjapoolsetes tingimustes, kus suvipäev on pikem, esimene meie sortidest osutub rohkem varavalmivaks, kuna tema valgusejärk lüheneb suurema

hulga päevade võrra kui teisel, millel see niikuinii on lühike. Lõunapoolsetes tingimustes kasvatamisel osutub aga rohkem varavalmivaks teine sort. Seega sordid erineva pikkuse vahekorraga esimese ja teise arenemisjärgu vahel muudavad erinevalt oma vegetatsiooniperioodi kestust mitmesugustes geograafilistes punktides. Nii muutub varavalmivuse mõiste relatiivseks ning sõltuvaks sordi reaktsiooni iseloomust väliste tingimuste muutumisele.

Üksikute arenemisjärkude suhtelise pikkuse määramine, mida lühidalt nimetatakse arenemisjärkude analüüsiks, on suure tähtsusega vanemate-paari valikul uute varavalmivate sortide aretamisel ristlemise teel.

Enne Lõssenko uurimusi arvati, et selleks on tarvis tingimata ristelda kõige varajasema valmivusega sorte. Lõssenko aga näitas, et varavalmiva sordi võib saada kahe võrdlemisi hilise sordi ristlemisel, ainult selle tingimusega, et üks nendest omaks lühikest jarovisatsioonijärku, teine aga — lühikest valgusejärku. Need hübriidid, milledes on ühendatud mõlemad need tunnused, on palju varavalmivamad kui nende vanemad üksikult. Arenemisjärkude analüüs annab võimaluse seega mitte pimesi ja hea õnne peale, vaid teadlikult ja plaanikindlalt valida vanemate-paare uute sortide aretamisel, mis muidugi tunduvalt kiirendab uute sortide aretamise tööd. Kasutades neid võtteid, läks Lõssenkol korda aretada uut varavalmivat sorti Lõuna-Ukraina tarvis kõigest 2,5 aasta jooksul, missugune ajavahemik on ennenägematult lühike selektsioonitööde ajaloos.

Arenemisjärkude teooria andis Lõssenkole võimaluse asuda uueviisiliselt kartulite kidunemise küsimuse lahendamisele NSVL lõunarajoonides ning leida väga efektset võtet võitlemiseks kidunemisnähtusega, mis järsult surus alla selle äärmiselt väärtusliku juurvilja saagianni nii kvalitatiivselt kui ka kvantitatiivselt. Lõssenko lähtus seejuures järgmistest asjaoludest. Arenemine toimub alati selle muutumise ja muundumise kaudu, mis areneb. Kui kartulite külvis kiduneb, siis — järelikult — peavad kidunevate mugulate juures — võrreldes tervetega — toimuma mingisugused spetsiifilised muutumise ja muundumise protsessid. Oli tarvis avastada need spetsiifilised erinevused lõunarajoonide välistingimustes, mis viivad kartulimugulad kidunemisele. Võrreldes praktikas saadud lõunarajoonide kartulimaterjali, Lõssenko jõudis tulemusele, et tähtsamaks kidunemise põhjuseks on kõrge temperatuur mugulate arenemise momendil, samuti seesuguse temperatuuri toime mugulate ärganud silmadele nende nii põllul pealsete all olles kui ka talvisel hoidumisajal. Lõssenko arvates pole kidunemine bioloogiliselt mitte

mõni haigus, vaid vananemine, taimekudede mandumine, mis tekib kõrges temperatuuris kulgevate arenemisjärguliste muutuste puhul. Meie juba märkisime § 96, et Lõssenko katsetele vastavalt on üheaastase taime latv vanuselt kõige noorem, kuid arenemisjärguliselt — selle kõige vanem osa. Kartulimugulad saavad oma alguse maa-alustest varreosadest, mis põhjapoolsetes tingimustes mulla võrdlemisi madalas temperatuuris jäävad alati arenemisjärguliselt noorteks, vaatamata sellele et kartulitaimed lõpetavad igal aastal kõikide oma arenemisjärkude läbimise. Lõunapool aga — kõrge temperatuuri juures — kartulimugulate ärganud silmade rakkudes toimuvad niisugused arenemisjärgulised muutused, mis viivad need kidunemisele. Niiviisi annavad kidunenud mugulad idandeid, mis juba esimesest päevast saadik on arenemisjärguliselt palju vanemad kui samal põllul tervetest mugulatest tekkinud idandid. Niisugusest kidunenud materjalist ei või kuidagi enam saada terveid mugulaid, kuna arenemisjärgulised muutused pole ümberpööratavad. Seepärast on lõunas kartulikasvatamisel juba ammust ajast kasutatud põhjapoolt värske ja terve istutusmaterjali sissevedamist.

Niisugune kartuliseemne sissevedu põhjapoolt on aga liiga suureulatuslik ning kallis, ja Lõssenko seadis endale ülesandeks leida võimalus kohapeal tervete kartulimugulate saamiseks. Ta esitas selleks suvise kartulipanemisviisi. Kui põuase lõuna tingimustes panna kartulid põllule kasvama mitte varakevadel, vaid suvel — juuli alguses, siis langeb mugulate moodustamine jahedamatele septembrikuu päevadele ja niisugused mugulad osutuvad mittekidunenuiks — muidugi sel tingimusel, et istutusmaterjaliks olid terved mugulad. Et niisuguse suvise kartulipanemise korral mullapinnas mitte enne läbi ei kuivaks, vaid et seal säiliks veel küllaldaselt talve-kevade niiskust, on tarvis kartulipõllu maa hoida kevadest suveni mustkesana.

Esimene katse suvise kartuli-istutamisega toimetati Odessa Aretusinstituudis 1933. a. 0,25 ha maa-alal. Katse osutus täiesti kordaläinuks, ja juba 1935. a. pandi Lõuna-Ukrainas kartuleid suvel 1600 ha-le, 1937. a. teostas niisugust kartulipanekut aga juba üle 10 000 kolhoosi. Praegusel ajal rahuldatakse peaaegu kõik nõuded Lõuna-Ukrainas tervete ja mittekidunenud kartulimugulate järgi kohapeal suviste kartuli-istutamiste teel ja värske seemnekartuli sissevedu põhjapoolt osutub juba üleliigseks. Nii lahendas akad. Lõssenko järgulise arenemise teooria põhjal ühe väga valusa põllumajandusliku praktika küsimuse.

Praegusel ajal on Lõssenko asunud sama teooria põhjal veelgi keerulisema ja veelgi tähtsama küsimuse lahendamisele, nimelt t a i-

mede päriliku loomuse muutmisele. Juba Darwin'i poolt on vääramatult kindlaks tehtud pidev organismide muutumise fakt, ja kuigi paljud teadlased on töötanud selleks, et määrata kindlaks seadusi, mis nende muutumiste üle valitsevad, et avastada teed nende muutuste käigu juhtimiseks ning selgitada välistingimuste osa selles taimeorganismide vormumise lõputus protsessis, sellele vaatamata pole senini kellelgi läinud eksperimentaalselt korda näidata — kunas, missugused tingimused ja missugustel taimede arenemisjärkudel on tarvilikud selleks, et ettekavatsetud suunas muuta taimede järglaste loomust. Lõssenko alustas oma taimede loomuse muutmisele suunatud katseid nende sellekohase kasvatamise teel 1935. a., ja nimelt jarovisatsioonijärgu ümberkujundamisega, lähtudes sellest, et just selle järgu läbimise kohta on tema enda poolt väliskeskkonna tingimuste nõuded kõige täielikumalt läbi uuritud.

Seemnete ennekülvilise jaroviseerimise teel, nagu näidatud § 97, ei muudeta ümber taimede loomust ja nende nõudeid väliskeskkonna tingimuste suhtes. Taliviljade seemnete jaroviseerimine ei muunda neid taimi sugugi suviviljadeks, nagu mõnikord arvavad need, kes pole endale seda võtet täielikult selgeks teinud. Ta tekitab vaid niisugused välistingimused, mida need taimed oma normaalseks individuaalseks arenemiseks vajavad, ja sellega ta ainult kiirendab nende arenemist. Jaroviseeritud taliviljade seemnetest kasvavad uuesti taliviljad, ja mitte kunagi suviviljad. Kuid vastava taimede ümberkasvatamisega Lõssenko püüab saavutada nende nõudluste loomuse ümberkujundamist, see on tõelist pärilikult fikseeritud omaduste muundumist — taliviljade muutmist suviviljadeks ja ümberpöördult.

Seejuures ta lähtub järgmistest teoreetilistest oletustest. Taimede nõudlused väliskeskkonna tingimuste suhtes oma arenemisel, näiteks jarovisatsioonijärgu läbimisel, on igal sordil väljendatud tema kõikumisamplituudiga. Näiteks talinisu „Kooperatorka" jaroviseerimiseks on nõutavad temperatuurid umbes 0° kuni 15—20° piirides. Seejuures temperatuuri nõuete ülemise piiri ligidal, 15—20° juures, läbivad „Kooperatorka"-taimed jarovisatsioonijärgu väga aeglaselt — tavalise normaalse 40 päeva asemel nad vajavad selleks nüüd umbes 100—150 päeva ja peale selle toimub nendel peade loomine venivalt ning ebaühtlaselt.

Lõssenko oletab, et ühe ja sama sordi taimede jarovisatsioonijärgu protsessi läbitegemine temperatuuride juures 0—2° ja 15—20° on võrdlemisi erinev mitte ainult ajaliselt, vaid ka kvaliteedilt (oma-

duste poolest). Ta eeldab, et erinevates temperatuuri-tingimustes kujunevad ka jaroviseeritud rakud ise võrdlemisi erinevateks, kusjuures see relatiivne bioloogiline erinevus peab seisma selles, et taimede järgmine põlvkond, mis on saadud võrdlemisi kõrges temperatuuris 15—20° juures jaroviseeritud seemnetest, läbib omakorda oma jarovisatsioonijärgu samasuguses kõrges temperatuuris juba kergemini ning kiiremini. Teiste sõnadega — ta muutub vähemamääraliseks taliviljaks.

Katsed kinnitasid Lõssenko oletust, ja temal läks tõesti korda seemnete jaroviseerimisega kõrgetes temperatuurides, mis olid kõrgema piiri lähedal, pisut üle kaheaastase töö viljana muuta ümber talinisu „Kooperatorka" suvinisuks „Novokrõmkaks". Nüüd ta on esitanud enesele veelgi raskema küsimuse — muuta talinisu veelgi kindlamaks talinisuks, rohkem külmakindlamaks, külvise jaroviseerimisega rea põlvkondade vältel jaroviseerimistemperatuuri madalama piiri ligikonnas, s. o. umbes —1° kuni +3° juures. Tema katsed on juba näidanud, et niisugustes kriitilistes temperatuurides, mis asetsevad kõrgema või madalama piiri lähedal, taimi pole tarvis mõjutada mitte terve jarovisatsioonijärgu vältel, mis taliviljadel, nagu nägime, kestab 40—50 päeva, vaid ainult selle perioodi lõpul. Ent niisugune olukord lihtsustab ja kergendab märgatavalt pikaajaliste katsete korraldamist.

Peale katsete talikõrsviljadega Lõssenko korraldab praegusel ajal veel katseid puuvillapõõsastega, püüdes muuta seda taime vähem soojusenõudlikuks ning teha teda kõlvuliseks kultuuriks võrdlemisi jaheda kliimaga aladel, nagu näiteks Moskva oblastis. Selleks külitakse kasvuhoonetesse iga kahe päeva järele ühe ja sama puuvilla-taimesordi seemneid ning kõiki neid erineva vanusega taimi mõjutatakse võrdlemisi madala temperatuuriga. Mõningate niisuguste katse-variantide järglased peaksid lootuste kohaselt osutuma vähem soojusenõudlikeks kui algsort ise.

Lõssenko katsed taimede loomuse muutmise teostamiseks on veel alles teostamisjärgu alguses ja on sellele vaatamata andnud juba ülimal määral huvitavaid ja väärtuslikke tulemusi. Nende edaspidisel edukal teostamisel pannakse alus niisugusele kolossaalsele agrobioloogilise teaduse ja põllumajanduslise praktika murrangule, millist ajaloos veel pole olnud.

IX osa

TAIMEDE KINDLUS EBASOODSATE VÄLISMÕJUDE VASTU

§ 100. Madalate temperatuuride mõju taimedele. Taimekudede külmumine ja seejuures toimuvad protsessid.

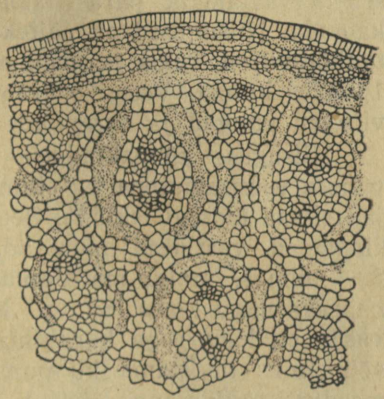
Ainult troopilises kliimas on taimed alati elutegevusele täiesti vastavates temperatuuri-tingimustes ning võivad takistamatult areneda ümber aasta. Parasvöötmes aga ja isegi subtroopilises kliimas neil tuleb taluda temperatuure alla nulli, mispuhul nende mahlad külmuvad, ja taimed, milledel pole küllaldast vastupidavust seejuures nende kudedes toimuvatele muutustele, saavad raskesti vigastada või hävivad hoopis. Seepärast on taimede elamisevõimalus parasvöötme kliimas väga tihedasti seostatud nende külmakindlusega. Väga vähesed nendest omavad nii lühikest vegetatsiooniperioodi, et terve nende arenemistsükkel võiks tervelt mahtuda külmavabasse perioodi. Niisugused on need üheaastastest taimedest, milledel on väga lühike vegetatsiooniperiood ja mis alustavad oma arengut juba kohe pärast kevadkülmade lõppemist ning suudavad sellega jõuda lõpule enne sügiskülmade tulekut. Enamik parasvöötme taimedest kuulub aga püsikute ja puutaimede hulka, mis alluvad kõikidele talvistele ohtudele, kuna kultuurtaimedest on siin suurema tähtsusega talikõrsviljad ja mõned teised taimed, mis talvituvad lume all oma arenemise vegetatiivses faasis.

Talvise külma talumise võime võib olla põhjustatud taimede mitmesugustest erinevustest. Üheaastased taimed elavad talve üle küpsete ja kuivade seemnetena, mis pole külma vastu kuigi tundlikud. Suur hulk püsikutest kaotavad sügisel oma maapealsed organid ning talvituvad mullakihiga ja lumega külma vastu hästi kaitstult sibulatena, mugulatena ja juurikatena. Kuid taliviljad ja puutaimed peavad paratamatult taluma pakase mõju, nende koed külmuvad või külmetuvad läbi ja nende talvitumisvõime on seletatav nende küllalt kõrge külmakindlusega.

Külmakindluse mõistmise võti seisab nende nähtuste tundmaõppimises, mis toimuvad rakkude ja kudede külmumisel taimedes.

Teatavasti omavad pakase poolt surmatud taimed otsekui keedetud taimede ilmet, nad kaotavad turgori, nende lehed muutuvad kiiresti pruuniks ning kuivavad, massiivsetest kudedest, nagu kartulimugulatest või peedijuurtest, voolab pärast külmumist ja ärasulamist vett välja sama kergesti nagu käsnast.

Niisugust kerget mahla väljavoolamist külma poolt surmatud organitest seletati kaua aega sellega, et külmudes vesi paisub ning purustab siis rakukestad. See oletus osutus siiski ekslikuks, sest mikroskoobilised uurimused näitasid, et külmetuma hakkab kõige enne rakukesti immutav vesi ja et jää tekib peamiselt mitte rakkudes, vaid rakkude vaheruumides (joon. 156) ja et külma poolt surmatud rakkude kestad osutuvad täiesti terveteks. Taimede külmasurma põhjust tuleb näha seepärast mitte rakukestade lõhkemises, vaid protoplasma muutustes, nimelt selle koagulatsioonis. See koagulatsioon aga toimub asjaolu tagajärjel, et rakkude vaheruumides tekkinud jääkristallid kasvades imevad rakkudest vett ära, rakumahl muutub seetõttu ikka rohkem ja rohkem kontsentreerituks ning samaaegselt võtab protoplasmast järjest rohkem vett endasse. Peale selle talub protoplasma ka veel survet kasvavate jääkristallide poolt. Kõige selle järeldusel tekib protoplasma kolloidainete pööratamatu koagulatsioon, ja pärast sulamist see osutub juba surnuks ning oma läbitungitamatuse kaotanuks.



Joon. 156. Jäätunud kuhjatised läbikülmunud *Fritillaria* varres.

Seega tuleb külmasurmale vaadata mitte kui otsesele külma toimele plasmasse, vaid kui selle kaudsele mõjule, nimelt kui plasma veevaeseks muutumisele vee külmumise tagajärjel. Üheks selle olukorra kõige otsesemaks tõendiks on fakt, et ülekülmumisolekus, s. o. ilma jää tekkimiseta, võivad taimed ilma kahjuta taluda niisuguseid madalaid temperatuure, mis neid otsekohe surmavad, niipea kui algab vee külmumine.

Ka rakumahla kontsentratsiooni tõusmine külmumisel võib avaldada kahjulikku mõju protoplasmale. Nimelt tugevneb seejuures

rakumahlas leiduvate anioonide ja katioonide mõju protoplasmale, eriti aga vesinikuioonide toime; tavaline rakumahla happesus tõuseb külmumisel, ja seegi võib soodustada plasma valkainete koagulatsiooni.

§ 101. Taimede erineva külmakindluse põhjused. Madalamate temperatuuride vastu karastumine. Külmakindluse määramise meetodid.

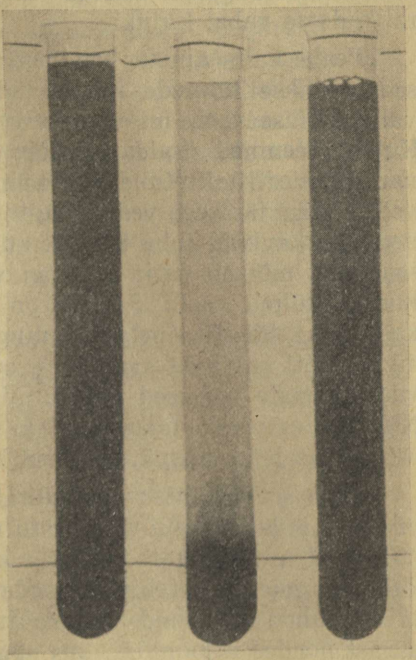
Mitte kõik taimed ei hävi ühteviisi kergesti jää tekkimisel. Mõned tundlikumad surevad juba selle protsessi algusel, teised taluvad keskmist külmumist, nagu näiteks kapsas või sibul, kolmandad — lõppeks — võivad läbi külmuda kuni täiesti kõvaks muutumiseni ja sellele vaatamata pärast sulamist mitte midagi oma eluvõimeist kaotada. Niisugused on näiteks paljud polaarmaade taimed, aga ka talikõrsviljad, rukis ja nisu, mis isegi lumevaesetel talvedel taluvad 15—20° külma. Veelgi suurema külmakindlusega on lehtpuude talvituvad pungad ja okaspuude okkad.

Niisuguse külmakindluse põhjust taheti algul näha selles, et vähese veesisaldusega talvitamiselundites, eriti pungades ja okastes, jää ei saa üldsegi tekkida. See vaade aga osutus ekslikuks, ja kõige lihtsamad vaatlused näitavad, et needki elundid külmuvad 15—20° külmas, veelgi madalamas temperatuuris nad muutuvad isegi hapraks nagu klaas. Samuti kõik välised külmakaitsevahendid, milleks peeti kaua aega korkkihti, pungade kesti jne., osutuvad täiesti võimetuiks takistama külmumist vähegi pikema aja vältel. Nende moodustiste ülesanne osutub hoopis teiseks, nimelt kaitsevad nad taime mitmesuguseid osi talvise kuivamise vastu, missugune nähtus ohustab taimede maapealseid osi talvel, mil külmunud mullast vee juurdevool on jäänud seisma. Taimede külmakindluse põhjusi tuleb seega näha mitte selles, et talvituvad taimed kaitsevad endid jäätekkimise ohu eest, vaid selles, et nad muudavad endid mittetundlikuks jäätekkimise vastu.

See mittetundlikkus saavutatakse rakkudes toimuvate keemiliste muutuste kaudu. Nimelt on juba ammu tähele pandud, et talvisel ajal taimede lehtedes, mis talvituvad kas või lume all, pole võimalik leida tärklise jälgigi, seevastu aga küll võrdlemisi rohkesti suhkruid. Suhkur aga, nagu näitavad katsed, kaitseb valkaineid külma mõjul koaguleerumast, ja teda võib seepärast nimetada kaitseaineks. Niisugust suhkru kaitsemõju võib kergesti tõestada järgmise lihtsa katsega. Võtame kolm katseklaasi taimest väljapressitud mahlaga, mis alati sisaldab mingisugusel määral valke. Ühe katseklaasi jätame kontrolliks, kuna kaks teist asetame külma kätte, lisandades aga

ühesse nendest enne veel veidike suhkrut. Näeme, et suhkru lisamisel katseklaasi jäävad valkained pärast sulamist endiselt sol-olekusse, nagu kontrollklaasiski; ilma suhkruta läbikülmunud katseklaasis tekib aga helvetekujuline tarretunud valkainete sade (joon. 157). Suhkrusisaldus talvitavates taimedes ei ole alati ühesugune: seda on rohkem madalama temperatuuri puhul ja vähem — kõrgemas temperatuuris. Vastavalt sellele muutub ka taimede külmakindlus.

Katsed näitavad, et soojas kasvanud taliviljad külmuvad kergesti ära, kuna aga külma käes kasvanud on kõrge külmakindlusega. Isegi kauakestev sulailm vähendab märgatavalt taimede külmakindlust; vastupidi — hoides soojas-kasvanud taimi kahe-kolme nädala kestel temperatuuris veidi üle 0°, võib taimi külma vastu karastada ning teha neid võimelisteks taluma palju suuremat külma, kusjuures selle karastamisega käib alati kaasas suhkrusisalduse tõusmine taimede kudedes. Osalist tärklise lagundumist võib märgata ka kartulimugulates nende hoidmisel temperatuuris 0° või pisut üle 0°, mispuhul toimub nendes ühtlasi suhkru kuhjumine, mida on kerge kindlaks teha isegi maitse abil. Kui niisuguseid magusaks muutunud kartulimugulaid hoida soojas ruumis, siis suhkur muutub tagasi tärkliseks ning sel viisil on võimalik mugulate ebameeldivat maitset parandada.



Joon. 157. Suhkru kaitsetoime valgulahuste külmutamisel. Vasakul — külmutamata kontroll, paremal — külmutatud lahus suhkruga, keskel — suhkruta.

Taimede karastumisnähtus ei seisa mitte üksi külma eest kaitsevate suhkrute kogumises. Ka protoplasma valkained teevad seejuures läbi muutused, millede mõjul nad koaguleeruvad pööratamatult alles palju madalamas temperatuuris kui enne karastumist. Eriti teravaid külmakindluse muutuvusi võib tähele panna — sõltuvuses aastaaegadest — puutaimedel. Nii näiteks taluvad okaspuude okkad talvel 30—40° pakast, kuid suvel nad külmuvad kunstlikul külmutamisel juba —8° juures ning hävivad.

Need muutused seisavad peamiselt plasma kolloidide veesiduvusvõime suurenemises, mille tagajärjel nad väga raskelt annavad ära nendes peituva vee rakkude külmumisel, ja isegi väga madalate temperatuuride juures nendesse jääb püsima küllaldasel hulgal külmumata vett, mis on nendega tugevasti seostatud. Peale selle lähevad liitsemad plasma valgud osalise hüdrolüüsi teel üle lihtsamateks valkaineteks, mis on palju vastupidavamad külma denatureerivale mõjule. Osa amiinohappeid lülitub seejuures valkudest lahti ja koguneb rakkudesse vabal kujul.

Peale kaitseainete kogunemise ja plasma kolloidide muutumise saavutatakse taimede külmakindluse tõstmist veel üldise vaba vee vähendamise teel, missugune vesi kõige kergemini külmuda võib. Kuivad seemned sisaldavad kõigest 10—12% hügroskoopilist vett ja nad on täiesti mittetundlikud külma vastu, võides ilma kahjuta taluda vedela õhu ja isegi vedela vesiniku temperatuuri. Niisutatud seemned aga hävivad juba 8—10° külma juures, kuna idanema hakanud seemned, mis on palju rohkem vett sisse imenud, on veelgi tundlikumad külma vastu. Samuti on täiesti valminud puit, mis on oma kasvamise täiesti lõpetanud ning ühes sellega muutunud veevaesemaks, eriti kasvavates võsudes, omandanud palju suurema vastupidavuse külmale kui need võsud, millede kasvamine pole veel lõppenud. Niisugustes veest vabastunud kudedes tekib ka tugeva pakase puhul väga vähe jääd, mispärast need koed on külma vastu vähetundlikud.

Väga suure tähtsusega talitaimede karastamisel on valgus. Taliviljad, mis lähevad talvele vastu noortena ja vaevalt võrsunutena või hoopis ilma võrsumata, ei oma kuigi suuri süsivesikute-tagavarasid, kuid suhkrud, mis tekivad nende lehtedes fotosünteesiprotsessil, tõstavad tunduvalt nende külmakindlust (Tumanov, 1930). Seepärast nendes rajoonides, kus sügisel on rohkesti selgeid päikesepaistelisi päevi, lähevad taliviljad talvele vastu palju karastatumalt kui seal, kus sügisel on valdavas enamuses pilvised ja pimedad päevad. Samuti saavad taliviljad selgete ja kuivade sügispäevadega aastatel palju parema karastuse kui vihmase ja pimeda sügisega aastatel.

Peale külmakindlust tõstvate faktorite on ka selliseid, mis seda vähendavad. Niisuguste hulka kuuluvad rakkude suur vaba vee sisaldus ning rakkude hapu reaktsioon. Selle tulemusena võib leida, et mitmesugused koed ja isegi sama koe erirakud võivad olla erineva külmakindlusega. Näiteks kõrsviljade noortel idanditel on kõige külmaõrnemaks osaks koleoptiil ja kõige vastupidavamaks — juurte tipud ja nende keskssilindrid, kuna aga juure kooreparenhüüm on võrdlemisi väikese külmakindlusega. Seepärast, kui seesugused idan-

did mõõdukalt läbi külmutada, siis nende juuretipud jätkavad kasvamist veel mõne aja jooksul, kuna aga leheelundid ja kõrgemad juureosad osutuvad surmatuiks.

Külmakindlus langeb samuti vahelduva külmumise ja ärasulamise korral, mis tugevasti nõrgendab protoplasmat sagedate üleminekutega veevaesest olekust veega-küllastatud olekusse.

Sügise ja talve vältel muutub taliviljade külmakindlus pidevalt. Taliviljad, mis välja külvatud sügise alguses, mil ilmad on veel võrdlemisi soojad, omavad võrdlemisi nõrka külmakindlust, ja järsku kättejõudnud külmad võivad tekitada neile üsna tunduvaid kahjustusi. Kuid temperatuuri järk-järgulisel alanemisel nad omandavad ikka suurema ja suurema karastuse, kusjuures kõige soodsamaks selles mõttes osutuvad selged ja päikesepaistelised päevad, mis vahelduvad keskmise tugevusega öökülmadega. Lumetuleku momendiks osutuvad taliviljad tavaliselt kõige karastatumaiks ja võivad ilma kahjuta taluda üsna tugevaid talve esimeste kuude külmi. Lumikate, mis väga tugevasti nõrgendab temperatuuri võnkumisi sellel aastaajal, avaldab samuti suurt kaitsetegevust.

Kuid kauaaegne püsimine lume all, eriti paksu lumekihi all, mis peaaegu sugugi päikesekiiri läbi ei lase, viib taimede külmakindluse järk-järgulisele langemisele. Taimed kaotavad siin oma süsivesikute tagavarad nendes pidevalt toimuva hingamise tagajärjel ega ole suutelised seda tagavara uuendama — valguse puudulikkuse või täieliku puudumise tõttu. Sellele lisanduvad veel sisemised protsessid, nimelt need arenemisjärgulised muutused, mis käivad kaasas jarovisatsioonijärgu lõppemisega ning üleminekuga valgusejärku, mis samuti vähendavad külmakindlust. Selle tulemusena osutub taliviljade külmakindlus kevadeks tugevasti vähenenuks, ja nad võivad hävida niisuguste külmade mõjul, mida nad talve alguses või keskpaigu võisid ilma kahjustuseta taluda.

Kuid mitte kõik taimed pole suutelised karastuma. Lõunalaiuste soojusenõudlikud taimed, nagu näiteks puuvillapõõsas, riis, aga ka arbuusid ja melonid, nende pikaajalisel püsimisel temperatuuri juures pisut üle 0° mitte üksi ei omanda mingisugust külmakindlust vaid — vastupidi — kannatavad külma all tugevasti ning võivad täiesti hävida. Eriti tundlikud on riis ja puuvillapõõsas, milledele viibimine 0° ja 5° vahelises temperatuuris mõne ööpäeva vältel osutub surmavaks. Kuid see soojusenõudlike taimede hukkumine madalamas temperatuuris on hoopis teissuguse iseloomuga kui suremine külmumise tagajärjel. See ei toimu nimelt mitte järsku, vaid pikkamööda, ja sageli see avaldub alles pärast taimede tagasiviimist sooja ruumi.

Seesuguse hävimise tõelised põhjused on senini veel puudulikult selgitatud, kuid suremise iseloomu järgi, mille eel käib tavaliselt pruunide laikude tekkimine, klorofülli hävimine, turgori kadumine ja isegi lehtede äraheitmine, võib oletada, et siin on tegemist biokeemiliste protsesside õigelt teelt kõrvalekaldumisega taimedes ning ainetevahetusel tekkivate mürgiste produktide kuhjumisega, mis kutsuvadki esile kogu organismi suremise.

Mitmesugused taliviljade sordid on erineva külmakindlusega. Nii on idapoolse päritoluga nisusordid, näiteks Saraatovi ja Bezentšuki nisu väga kõrge külmakindlusega, kuna läänepoolsed sordid, nagu Odessa ja Lääne-Euroopa omad, on väga külmaõrnad. Veelgi külmatundlikumad on Taga-Kaukaasia ja Kesk-Aasia sordid, mida nende kodumaal kasvatatakse sooja, peaaegu külmavaba talve tingimustes.

Kuid viljasordi päritolu üksinda ei iseloomusta veel küllalt täielikult tema külmakindlust, ja plaanikindlal taliviljade aretustööl on tarvilikud kiiremad ja kindlamad taimede külmakindluse määramisviisid. Kuni viimase ajani kasutati selleks ainult katsetamist põllutingimustes, määrates mitme talve vältel kindlaks katsepõldudel hästi talvitunud sordid. Kuid põllukultuuride-meetod on liig pikaajaline, kuna pehmetel talvedel talvituvad kõik sordid hästi ning tuleb oodata karmimaid talvi, ja peale selle niisugusel viisil saadud tulemused pole päris kindlad, kuna taimede hävimine talve vältel võib olla põhjustatud haigusseentest või kahjuritest jm., aga mitte üksi vahenditust madala temperatuuri kahjustusest.

Seepärast on viimastel aastatel pööratud erilist tähelepanu kiiremate laboratoorsete meetodite väljatöötamisele, millede abil oleks võimalik määrata taimede külmakindlust. Esikohale tuleb siin asetada nn. taimede otsese külmutamise menetlust külmutuskappides kuni ükskõik missuguse soovitava temperatuurini spetsiaalsete külmutusmasinate abil. Katsetamiseks määratud taimede seemned külitakse kastidesse ning karastatakse ilmtingimata enne katsetamist, kuna karastamata taimede juures on vahe külmakindlamate ja kõige õrnemate sortide vahel väga väike. Pärast karastamist paigutatakse katsetaimed koos kultuurikastidega üheks või kaheks ööpäevaks külmutuskappidesse täpselt määratud temperatuuridega ning pärast taimede aeglast ülessulamist määratakse nende külmakahjustusastmed, mis on seda suuremad, mida külmaõrnem on uuritav taimesort.

Otsese külmutamise menetlus vajab keerulisi ja kalleid külmutusvahendeid ja on seepärast kasutatav ainult suuremates aretus-

asutistes. Seepärast kasutatakse kõrvuti nendega veel nn. kaudseid külmakindluse määramise menetlusi, mis põhinevad sellel, et geneetiliselt üksteisele ligidastel taimedel, näiteks nisu või rukki mitmesugustel sortidel, on nende külmakindlusaste enamvähem võrdeline nende suhkrusisaldusega. Ja suhkru hulka taimedes võib kergesti määrata kas otsese keemilise analüüsi teel või veelgi kiiremini refraktomeetri abil, missugust riista samaks otstarbeks kasutatakse laiaulatuslikult suhkrutehastes. Teine kaudsete meetodite rühm põhineb kolloididega seostatud veehulga määramisel. Kõiki neid meetodeid võib kasutada — samuti kui otsese külmutamise menetlustki — ainult eelnevalt juba karastatud taimede juures.

Kaudsed meetodid on lihtsamad, kiiremad ja odavamad otsese külmutamise menetlusest, kuid nende meetodite poolt antavad tulemused on palju vähem kindlad, kuna nende abil määratakse ainult üks liidetav, milliste summa alles näitab taimede külmakindlust; näiteks ühe ja samasuguse suhkrusisalduse juures võib võrreldavate taimede külmakindlus osutuda hoopis erinevaks kolloididega erineval määral seostatud veehulga tagajärjel. Seepärast võib kaudseid külmakindluse määramise meetodeid kasutada vaid esialgseks orienteerumiseks.

§ 102. Teised talvitumisel esinevad ebasoodsad mõjutused: haudumine, läbivettimine, üleskergitamine, ärakuivamine. Talvekindluse aretamise füsioloogilised alused.

Pakase otsene mõju rakkudele pole ainsaks ohuks, mis ähvardab taimi talve jooksul. Nad hukkuvad sageli hoopis teissugustel põhjustel. Mitmesuguste talveohtude hulgast tuleb asetada esikohale nn. taimede haudumist. Taimede hävimine haudumise tagajärjel esineb peamiselt lumerikastel ja soojadel talvedel, eriti siis, kui lumi langeb sulanud mullale. Väga kaua peeti selle nähtuse põhjuseks asjaolu, et viibides lume all võrdlemisi kõrges (kuni 0° ja sellest veidi kõrgemal) temperatuuris taimed hingavad üsna energiliselt, kasutavad seejuures ära kõik nende läheduses oleva vaba hapniku ning lämbuvad seejärel hapnikupuudusel, kuna paks lumikate takistab värske õhu juurdepääsemist neile. Uuemad uurimused (Tumanov, 1932) on aga näidanud, et paksu lumekihi all ja otseses haduvate taimede ligiduses õhus leidub veel küllaldaselt hapnikku ning et haudumisnähtuse põhjuseks ei saa taliviljade juures pidada mitte nende lämbumist, vaid nende lõppemist nälga. Viibides temperatuuris umbes 0° ligidal, mispuhul hingamisprotsess toimub küllaldase inten-

siivsusega, ja samal ajal peaaegu pimedas, mil fotosüntees on võimatu, taimed kulutavad järk-järgult ära kõik oma toiteainete tagavarad ning surevad nälga. Peale selle temperatuuri juures pisut üle 0° need taimed läbivad jarovisatsioonijärgu kiiremini kui temperatuuris allpool 0°, kaotavad ühes sellega oma külmakindluse ja hävivad kergesti lumikatte sulamisel ning kevadkülmade mõjul.

Haudumiskindluse põhjused on hoopis teised kui külmakindlusel, ja mitte alati ei talu külmakindel sort pikaajalist paksu lumikatte all viibimist. Siin on esimese järgu tähtsusega hingamisprotsessi võimalikult nõrk intensiivsus madalamate temperatuuride juures. Kuid suure tähtsusega on siin — samuti kui külmakindlusegi puhul — lahustuvate süsivesikute tagavarade kogumine.

Haudumisnähtustest tuleb eraldada läbivettimist. Seda nähtust võib tähele panna peamiselt kevadel, harvem kaua-kestnud sulailmade puhul, mil mullapinnale koguneb rohkesti lumesulamisvett, mis ei saa vajuda läbikülmunud mullasse ning ujutab seepärast taimed üle. Siin toimub küll tõeliselt taimede hukkumine hapnikupuudusel, ja neid ümbritsevas vees võib kindlaks teha isegi alkoholi sisaldumist, seda anaeroobse hingamise põhiprodukti. Aga kui külmade tagasitulekul see lumevesi uuesti ära külmub, moodustades pideva jääkooriku, mille sisse taimed kinni külmuvad, siis viib see alati taimed kindlale surmale, kuna siin niikuinii läbivettimisel nõrgenenud taimed satuvad veel väga tugeva jääsurve alla. Jääkooruke (kiilasjää) on väga sagedasti suurte taliviljade pindalaliste hukkumiste põhjuseks, eriti Lõuna-Ukrainas.

Kui lumesulamisvesi suudab vajuda mullasse, siis järgneval selle vee ärakülmumisel ähvardab talivilju uus hädaoht, üleskergitamine. Väga sagedasti hakkab see vesi külmuma mitte pinnalt, vaid mõnesugusel sügavusel mullas — selle sulamatute kihtide piirilt. Seejuures tekib jääkiht, mis pidevalt pakseneb ning ülemisi mullakihte üles kergitab. Talioraste juured, mis sügisel on tunginud juba küllalt sügavale mullasse, kistakse seesuguse mullakihtide kergitamise juures katki. Kevadel, mil jääkiht ära sulab ning üleskergitatud mullakihid alla vajuvad, osutuvad katkikistud juurtega taimed mullapinnal lebavateks ning võivad kergesti ära kuivada, kui mitte küllaldaselt niiske kevad ei võimalda neil uuesti juurduma hakata. Aidata saab neid taimi ka õigeaegse maapinna rullimisega.

Taimed, mille talvituvad osad ulatuvad üle lumikatte — peamiselt puud ja põõsad — võivad sattuda talvel veel ühte hädaohtu, nimelt nad võivad ära kuivada. Kuigi temperatuuri juures allpool 0° vee aurumine on üldiselt väike, sellele vaatamata on veebilanss puude

ja põõsaste okstes talvel väga ebasoodus, kuna vee juurdevool külmunud mullast täiesti seisab. Selle tagajärjel suurte ja kauakestvate tuulte puhul, aga ka tunduval päikese soojendamisel eriti selgetel talvelõpu-päevadel, võivad taimed kaotada liiga palju vett ja ära kuivada ning hävida. Talvised põuaajad ongi põhiliseks põhjuseks, mis sunnib enamiku puudest oma lehed talveks ära heitma ning katma oma oksad paksu korkkihiga, mida pole leida üheaastase varrega rohttaimedel. Okaspuudel ja igihaljastel taimedel aga esineb tugev kutiikula arenemine, mis annab nende taimede lehtedele neile omase kareduse ning kaitseb neid veekaotamise eest.

Lumikate kaitseb talivilja oraseid talvise ärakuivamise eest, ja ainult pikajalise sügisese paljasmaa korral võib tähele panna nende närbumist. Kuid seegi närbumine osutub ennem kasulikuks kui kahjulikuks, kuna selle tõttu tõuseb tunduvalt talioraste külmakindlus, mis on eriti tähtis lumevaesel talvel. Kuid liiga varajane sügisene põud, mis takistab normaalset võrsumist ning juurdumist, aga ka vajalike kaitsesüsivesikute kuhjumist taliorastesse, võib osutuda neile küllaltki kahjulikuks.

Taimede talvekindlus muutub tugevasti ühenduses nende arenemisjärkude läbimisega. Taliviljade orased on kõige külmakindlamad oma jarovisatsioonijärgu algul. Selle arenemisjärgu lõppedes nende külmakindlus langeb, ja veelgi järsumat külmakindluse langemist võib märgata nende valgusejärgu läbimisel. Talikõrsviljade suurem talvekindlus, võrreldes suviviljadega, leiab seletuse nimelt nende jarovisatsioonijärgu pikemas kestuses, mida nad tavaliselt ei suuda läbida enne talvekülmade tulekut ning mille nad lõpetavad alles kevadel, sest et temperatuuride juures allpool 4—5° külma selle arenemisjärgu läbimine jääb seisma. Ja kuigi jarovisatsioonijärk soojema talve tingimustes — nagu näiteks Ukrainas — suudab lõpule jõuda talve keskel, siis valgusejärk sellele vaatamata ei saa ikkagi veel enne kevadet alata, sest et talvel on selleks liiga lühikesed päevad ja liiga madal temperatuur. Seepärast kuni kevadeni talioraste talvekindlus siiski püsib, kuigi madalamal määral kui sügisel, ent siiski küllaldaselt kõrgel tasemel, ja ta langeb järsku alles pärast lume sulamist — soojade ja küllaldaselt pikkade päevade saabumisega.

Arenemisjärgulised muutused avaldavad taimede talvekindlusele suuremat mõju kui suhkrute kogumine. See nähtub selgesti Šestakov'i (1936) katsetest, kes pani tähele, et kui paigutada jarovisatsioonijärgu läbinud talinisutaimed pideva valguse tingimustesse, mis soodustab valgusejärgu läbimist, siis nende külmakindlus langeb

järsku juba 5—10 päeva pärast, vaatamata sellele et nendes taimedes suhkrusisaldus oli tunduvalt suurenenud. Ka karastumisvõime langeb järsku ühes valgusejärgu saabumisega.

Talvituvate taimede talviste kahjustuste ja isegi täielise hävimise põhjused on seega väga mitmekesised ja pole sugugi tingitud ainuüksi otsesest külma mõjust. Seepärast talvekindluse mõiste, s. o. võime vastu panna mitmesugustele kahjulikkudele mõjudele, mis võivad avalduda talve kestel, ei ühti kaugeltki kitsama külmakindluse mõistega. Ja talvekindlate sortide aretamisel ei piisa üksi külmakindluse määramisest katsetaimedel mõninga eelpool näidatud meetodiga. Selleks on tarvis allutada taimed kõikide kahjulikkude faktorite koondtegevusele, mida on kõige käepärasem teostada põllukatsete tingimustes.

Ja kuna erinevates kliimarajoonides suurimat tähtsust võivad omada mitmesugused ning erinevad tegurid, siis on täiesti loomulik, et sordid, mis osutuvad talvekindlateks ühtedes rajoonides, võivad teistes rajoonides osutuda teistest sortidest vähem talvekindlateks. Nii on äärmiselt külmakindlad Volga-äärsed sordid, kus taliviljade hävimise põhjuseks on peaaegu ainult talvised madalad temperatuurid puuduliku lumikatte juures, Valge-Vene ja Loode-Ukraina kohalikest sortidest viimaste maa-aladel talveõrnemad, kuna need on vastupidavamad haudumiskahjustustele, mis nimetatud rajoonides sageli esinevad. Plaanikindla aretamise korral tuleb talvekindluse küsimuse juures kõige enne selgitada, missugused talvised viljadekahjustamise faktorid osutuvad antud rajoonis juhtivateks, ja siis talvekindlust just nende faktorite suhtes aretustöödel esijoones silmas pidada, sest faktorite suure mitmekesisuse ning sageli vastakäiva toime tõttu taimedele ei või kunagi arvestada universaalselt talvekindla sordi aretamise võimalusega. Samuti tuleb hoolega tundma õppida ja arvestada neid talvekindluse muutusi ning karastumisvõimeid, mis on seostatud taimede arenemisjärguliste muutuste läbimisega.

§ 103. Kõrgete temperatuuride mõju taimedele. Kuumusekindlus ja selle füüsiko-keemilised alused.

Vaadeldes temperatuuri mõju üksikutele füsioloogilistele protsessidele, on juba korduvalt märgitud, et optimaalse temperatuuri järele, missuguse temperatuuri juures antud protsess toimub kõige kiiremini, võib märgata selle protsessi kiiruse järsku langemist kuni maksimaalse temperatuurini, mille juures protsess jääb seisma. See üksikute füsioloogiliste protsesside kiiruse järsk langus temperatuuri

optimumi ületamisel on seletatav sellega, et teatavast temperatuurist alates võtavad taimes ülekaalu mingisugused patoloogilised protsessid, mis suruvad maha normaalsete füsioloogiliste funktsioonide käigu ning mis lõppude-lõpuks kutsuvad esile rakkude suremise.

Väga sagedasti kujutletakse supraoptimaalsete temperatuuride toimet liiga lihtsustatult, seletades kõike ainult protoplasma valkainete tarretumisega kõrges temperatuuris. Tegelikult aga osutub see nähtus palju keerulisemaks, kuna suremine algab juba tavaliselt temperatuuri juures, mis pisut ületab 40°, s. o. siis, mil valkude tarretumiseni on veel hulk maad. Ja siin toimub nähtavasti samuti, nagu madala, 0° lähedase temperatuuri mõju puhul soojusenõudlikkude taimede juures, suremise eel rakkudes biokeemiliste protsesside kooskõla rikkumine ning selle järeldusena toksiinide tüüpi mürkainete tekkimine, mis suretavad protoplasma (Sachs, 1864). Veelgi kõrgemate temperatuuride juures — umbes 50° ja kõrgemal — nimetatud mürgistavale toimele lisandub veel protoplasma kuumuskoagulatsioon, ja see viib õige kiirele rakkude suremisele.

Lõpuks paljude teadlaste arvates (näit. Bělehrádek, 1932) kõrged temperatuurid hävitavad valkude-lipoidide kompleksi, mis moodustab plasma pindkile põhiaine, ja sellega käib kaasas rakkudes osmootsete omaduste kadumine ning rakkude suremine.

Mitmesugused taimed omavad erinevat vastupidavust kõrgematele temperatuuridele. Kõige kõrgemat temperatuuri taluvad mõningad sinirohelised vetikad ja bakterid, mis elavad palavates mineraalveeallikates temperatuuriga umbes 70°, milles kõik teised organismid kiiresti hävivad. Kõrgematest taimedest omavad kõige suuremat vastupanemisvõimet palavusele lihakad taimed — kaktused — ja mitmesugused paksuleheliste sugukonna esindajad, mis ilma erilise kahjuta taluvad soojenemist päikesekiirte mõjul kuni 50—60°. Kserofüüdid osutuvad mesofüütidest palavusekindlamateks. Kultuurtaimedest on kõige kuumusekindlamad soojusenõudlikud lõunalaiuse taimed, nagu näiteks sorgo, riis, puuvillapõõsas, riitsinus.

Taimede kuumusekindlusastme hindamisel looduslikes tingimustes on tarvis pidada silmas, et taimekudede temperatuur ei vasta alati ümbritseva õhu temperatuurile. Vaatamata sellele, et taimelehed neelavad päikeseenergiat, nende temperatuur palavatel keskpäevastel tundidel osutub ümbritseva õhu temperatuurist madalamaks, kuna suurem osa sellest energiast kulutatakse — nagu me nägime fotosünteesi energeetilise külje arvestamisel — vee aurustamiseks. Takistamata transpiratsioon on seega tähtsaks tingimuseks lehtede kaitsmisel ülemäärase soojenemise vastu, ja seepärast mitte üksi inimene,

vaid ka taimed taluvad kergemini kuiva kui niisket kuumust. Ning tugevasti transpireerivad taimed soojenevad päikesekiirte mõjul vähem kui need, milledest veeaurumine on puudulik; sellega ongi seletatav paljude kõrbetaimede kõrge transpiratsiooni intensiivsus, millest on juttu allpool (§ 105). Närbunud taimed, millede õhulõhed on suletud, hävivad ülekuumendumise tagajärjel kergemini kui need, millede veevarustus on küllaldane.

Meie ei leia Maa pinnal — peale vulkaanide kraaterite — kusagilt kohti, kus taimed ei võiks areneda liiga kõrge temperatuuri tõttu, ja ka kõrbede viljatus on seletatav mitte ülimääraselt kõrgete temperatuuridega, vaid vee puudumisega. Kuid üksikutel päevadel — nn. kuivtuulte korral — võib ka temperatuur tõusta üle nende määrade, mida kultuurtaimed suudavad ilma kahjustusteta taluda, ja neil juhtudel võib märgata suuri põllukultuuride kahjustusi, mis on tekkinud sageli õige lühikese ajavahemiku vältel. Kuna palav tuul on samaaegselt ka kuiv tuul, siis on praktiliselt üsna raske täpselt eristada kõrge temperatuuri otsest mõju taimede protoplasmale selle kaudsest — kuivendavast — mõjust. Zalenski tähelepanekute järgi avanevad palavate kuivtuulte korral kõrge temperatuuri mõjul taimelehtede õhulõhed patoloogiliselt isegi vee puudumise korral lehtedes ning soodustavad seega taimede kiiret ärakuivamist ning suremist. Kuid uuemad uurimused pole neid Zalenski tähelepanekuid kinnitanud.

Temperatuurid 35° kuni 40°, mis veel ei ületa taimede poolt talutavaid piire, võivad sellele vaatamata pikaajalisel mõjumisel osutuda taimedele kahjulikeks. Kõige suurema tähtsusega on sel korral hingamise ja fotosünteesi vahekorra ebasoodsaks muutumine. Nimelt omab fotosüntees võrdlemisi madalat temperatuuri optimumi (vt. § 34), hingamine seevastu aga hoopis kõrget. Seepärast niisuguste kõrgete temperatuuride korral osutub hingamisel ärakuluva orgaanilise aine hulk suuremaks fotosünteesil tekkiva aine hulgast, mispärast taim muutub süsivesikute poolest järjest vaesemaks ning hakkab lõpuks nälgima. Eriti selgesti võib seda tähele panna parasvöötmele kohaste taimede juures, nagu nisu, lina ja paljude aedtaimede juures, mis nendele liiga kõrgeteks osutuvate temperatuuride korral hakkavad venima pikaks, võrsuvad vähe ning annavad vähenenud saake. Peale selle nende organismi üldine nõrgenemine teeb nad vastuvõtlikumaks mõningatele seenhaigustele. Liiga kõrgete temperatuuride kahjustav mõju on ka üheks tähtsamaks põhjuseks, miks varajased suviviljasordid nende hilise kevadkülvi korral annavad palju väiksemaid saake.

Erinevatel arenemisjärkudel osutuvad mitmesugused taimed erineval määral tundlikeks kõrgemate temperatuuride suhtes. Tavaliselt toovad kõrged temperatuurid kõige suuremat kahju arenemise varajasematel järkudel. Vastupidi — viljade valmimisajal osutuvad nad pigemini kasulikeks. Paljudel taimedel on kõrged temperatuurid kahjulikud õitsemisajal, kutsudes esile steriilsust ning sigimikkude varisemist.

Liiga kõrged mulla temperatuurid viivad kartulitel mugulad puhkeolekust välja ning põhjustavad nende kidunemist, soodustades nende arnemisjärguliste muutuste liiga kiiret kulgemist, mis viivad mugulad vananemisele. Lõssenko poolt väljatöötatud võitlusvõttest kartulimugulate kidunemise vastu lõunas oli juttu eelmises osas (§ 99).

§ 104. Veepuuduse mõjust taimele. Mullastiku ja õhkkonna põud.

Üheks kõige sagedamini esinevaks kahjulikuks mõjutajaks taimede elus on veepuudus, mille teravakujulist esinemist nimetatakse põuaks. Põud kutsub esimeses järjekorras esile rikkeid taimede veemajanduses, mis seejärel avalduvad ka kõikides teistes füsioloogilistes funktsioonides — fotosünteesis, hingamises, süsivesikute ja valkude metabolismis, ainete liikumises, kasvamises jne.

Eristatakse õhkkonna põuda ja muldkonna põuda. Õhkkonna põuda iseloomustavad kõrge temperatuur ja õhu relatiivse niiskuse madal seis (10—20%). Tema mõju taimedele seisab selles, et ta väga tugevasti tõstab transpiratsiooni, mille tagajärjel võib tekkida rike taimesse tuleva ja sellest väljuva veehulga kooskõlas, mispärast taimed hakkavad närbuma. Puhtal kujul esineb õhkkonna põud sageli kevadeti, mil muld on veel lumeveest küllastatud, aga ka kunstliku niisutuse puhul, mida tavaliselt kasutataksegi just põualise kliimaga maakohtades. Kui taimed omavad küllaldaselt arenenud juurestikku ning juhtsüsteemi ja kui temperatuur ei tõuse üle taimede taluvuspiiri, siis õhkkonna põud ei tee taimedele tõsist kahju. Ja kuigi päevastel tundidel õhkkonna faktorite tegevuse suure pinge juures võib märgata taimede närbumist, siis on see vaid ajutise iseloomuga, ja öö vältel suudavad taimed oma turgori taastada.

Muldkonna põud on taimede suhtes palju ohtlikum nähtus. Ta esineb peamiselt suve lõpul, mil talvised veetagavarad on juba lõppenud ning suvised sademed osutuvad puudulikeks, et neid tagavarasid uuendada. Kuiv muld katkestab taimede veevarustamise ja selle tõttu satuvad taimed pikaldase närbumise olekusse, mil kõik taime koed muutuvad tunduvalt veevaesemaks, kuna kasvamine muu-

tub väga takistatuks ning võib hoopiski seisma jääda. Muldkonna põud põhjustab seepärast alati tunduvat saakide alanemist, ja kui niisugune põud algab väga vara — kas talviste veetagavarade vähesuse või suviste sademete puudulikkuse tõttu — siis ta võib põhjustada viljasaagi täielikku hävimist.

Veebilansi pikaajaline rikkumine toob kaasa rea muutusi taime füsioloogiliste protsesside käigus.

Kõige tundlikumad vee puudujäägi suhtes on kasvamisprotsessid, ja seepärast peatab põud järsult taimede kasvamise ning vähendab nende lehtede pindala, mille tagajärjel orgaaniliste ainete kogumine taimedes tugevasti väheneb ning saagiand langeb. Õhulõhede sulgumine veepuudusel peatab fotosünteesiprotsessi süsihappegaasi juurdetuleku katkemise tagajärjel lehtedesse. Samas suunas mõjub ka kloroplastide veepuudus, kuna nende normaalne tegevus on võimalik ainult küllaldase veegavarustatuse puhul. Üheaegselt toimub ka teiste sünteetiliste protsesside — tärklise moodustamise, valkude sünteesi — allasurumine, kusjuures aga lagundumisprotsessid samal ajal tugevnevad. Selle tagajärjel taimede lehed ja teised organid rikastuvad monosahhariidide ja amiinohapete poolest. Valkainete lagundumine tugevneb aeratsioonitingimuste halvenemise tagajärjel õhulõhede sulgumise puhul ning assimilatsiooni seismajäämisel, mis on ühtlasi hapnikuallikaks. Hapniku puudumine edutab sulfohüdriilrühmade taandamist, mis — nagu nägime — on tähtsamateks taimede proteaaside aktiveerijateks, mis toobki kaasa valkude tugevdatud lagundumise. Lagundusproduktide kuhjumine stimuleerib omakorda hingamisprotsessi, aga ka orgaaniliste ainete äravoolu lehtedest, ja kuna kõik need nähtused toimuvad esimeses järjekorras madalamal-asuvates lehtedes, kui vanemates ja väiksema vastupanuvõimega elundites, siis käivad põuaga kaasas madalamal-asetsevate ja vanemate lehtede toiteainetest tühjendumine, nende suremine ning ärakuivamine ja toiteainete juhtimine kõrgematesse, noorematesse lehtedesse ning kasvupunktidesse, mis sel viisil oma olemasolu madalamal-asuvate lehtede arvel alal hoiavad.

Üldse toimuvad pikaajalisel närbumisel taimedes kibedad võitlused üksikute osade vahel nii veetagavarade kui ka varemini kogutud toiteainete pärast. Võitjateks jäävad selles võitluses taime kõige tugevamad osad, mis omavad kõige suuremat imemisjõudu oma rakkudes ning kõige vastupidavamat protoplasmat. Sellisteks osutuvad peamiselt kõrgemal asetsevad ja nooremad lehed, mis imevad toiteained ja vee mitte üksi vanematest lehtedest, vaid ka arenevatest viljadest. Varasematel taimede arenemisastmetel põhjustab põud õite

algmete hävimist ning viljatust (steriilsust), vanematel astmetel aga puudulikult toiteainetega täidetud viljade tekkimist, kortsunud teriste kujunemist ja nn. viljade *näpistamist*. Seejuures on see näpistus seda tugevam, mida suuremaks oli põua alguseks arenenud taimedel lehtede pindala. Seepärast osutuvad saagianni suhtes eriti ebasoodsateks niisugused meteroloogiliste tingimuste kokkusattumised, mil võrdlemisi niiskele kevadele ja suve algusele, mis soodustas tugevat vegetatiivsete organite kasvamist, järgneb õige kuiv suve teine pool või isegi üksikud kuivtuuled.

Vastupidi — paras niiskus taimede esimestel arenemisjärkudel, mis mõjutab vegetatiivsete organite kasvamist väiksemas ulatuses ja peale selle annab neile põua vastu teatavat karastust, analoogiliselt külma vastu karastumisega madalate temperatuuride juures, on tingimus, mis soodustab põua talumist hilisematel arenemisjärkudel, ja niisugustel aastatel võib põualistes rajoonides panna tähele vähemat saakide langust.

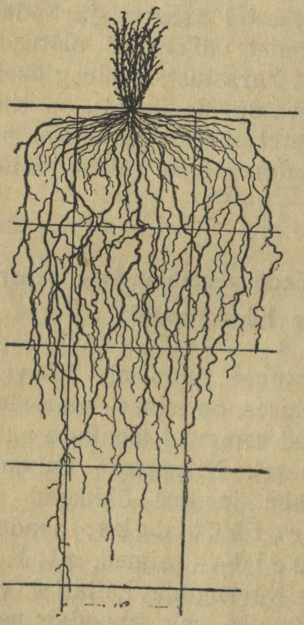
§ 105. Põuastes asukohtades kasvavate taimede veemajanduse iseärasused. Kserofüüdid, mesofüüdid ja hügrofüüdid.

Vesi on äärmiselt ebaühtlaselt Maa pinnal jaotatud. Kõrvuti kohtadega, kus taimed alati leiavad vett külluses, on suured maa-alad väga nigela taimestikuga, kõrbed, kus taimed esinevad üksikute puhmikutena laialipillatult täiesti paljal pinnasel. Niisuguste kuivade maa-alade taimi, kus vett on mullas vähe ja kus õhkkond on väga palav ning kuiv, nimetatakse *kserofüütideks*; nendele vastupidise tüübi moodustavad *hügrofüüdid* — taimed, mis kasvavad pidevalt niisketes kohtades, näiteks veekogude kallastel või niisketes troopikametsades. Vahepealseks tüübiks, mis ühendab neid mõlemaid äärmusi, on *mesofüüdid*, millede hulka kuulub enamik parasvöötme ning parasniiskete kohtade taimedest. Mesofüütide hulka kuulub ka enamik kultuurtaimi.

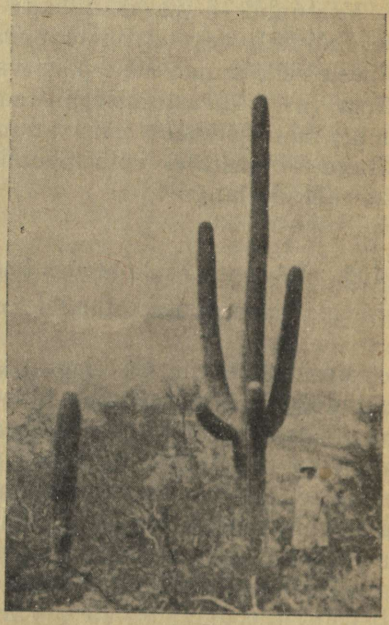
Igaüks nendest ökoloogilistest tüüpidest ei moodusta omaette mingisugust tervikut ega ole iseloomustatav väheste ja kindlate füsioloogiliste tunnustega. Eriti käib see kserofüütide kohta, mis on sunnitud kohanema kõige karmimate asukoha-tingimustega ning milledel me leiame väga rohkesti võtteid seesuguseks kohanemiseks. Ainult üks tunnus osutub ühiseks kõikidele kserofüütidele — see on nende aurumispinna väikesed mõõtmed, väikesed nii absoluutses mõttes, kuid eriti ka veel maa-aluste osadega võrreldes. Seepärast on kserofüüdid enamikus rohttaimed või madalakasvulised põõsad,

millede maa-alused osad ületavad paljukordselt oma ulatuse poolest maapealseid osi (joon. 158).

Vaatleme mõningaid enam-levinud kserofüütide tüüpe. Väga omapärasteks kõrbetaimedeks on kaktused (joon. 159) — taimed jämedate ja lihakate vartega, millede lehed on kaotanud assimilatsioonifunktsiooni ning muundunud ogadeks. Oma kuju tõttu omavad kaktused suurt mahtu ning väikest pinda. Nad sisaldavad suuri veetagavarasid, mida nad kulutavad väga aeglaselt — katsed näitavad,



Joon. 158. Pujutaime maapealsete ja maa-aluste osade vahekord.



Joon. 159. Hiigelkaktused Arizona kõrbes.

et nad võivad läbi saada mitu kuud ilma välise vee juurdetulekuta. Nende juurestik levib laiaulatuslikult kõikides suunades muldkonna pinnakihtides, ning vihmaperioodil (mis esinevad ka igas kõrbes) nad imevad kiiresti vee ning pumpavad selle tüvesse; kuival perioodil aga kuivavad nende peenemad ja imevad juureosad hoopis ära ning püsivad vaid jämedamad ning korkkoega kaetud juured. Kaktusi kattev marrasknahk on varustatud õige paksu kutiikulaga ning omab väga vähe õhulõhesid, mis pealegi on peaaegu alati suletud.

Seepärast kaotavad kaktused ka suurima palavuse puhul väga vähe vett, kuid ka süsihappegaasi pääsemine taimedesse on siin tugevasti takistatud, mispärast nende kasvamine on väga aeglane.

Kaktuse füsioloogilisse tüüpi kuuluvad veel teisedki lihakad taimed, milledel aga vee säilitamispaikadeks on juba lehed. Niisugused on näiteks aaloed ja agaavid (vt. joon. 146), meie oma taimedest — mitmed kukeharja liigid (joon. 160), aga ka mägisibulad (*Sempervivum*). Need taimed kasvavad liival või kaljudel, kiviaedadel, katustel, kus õhuke mullakiht sageli läbi kuivab. Kõiki niisuguseid lihakaid taimi nimetatakse sukulentideks.

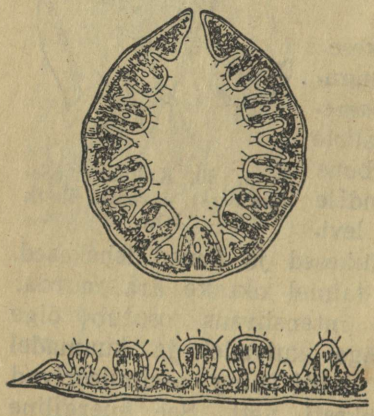


Joon. 160. Kukehari (*Sedum acre*), paremal üksik leht.

Sukulentidele vastandtüübiks on õhukeselehelised kserofüüdid. Siia kuuluvad niisugused taimed, nagu kaamelirohi (*Alhagi camelorum*), stepilutsern, mõningad kõrvitsaliste sugukonna esindajad, nagu metsik arbuus (*Citrullus colocynthis*). Lähedased nendele on steppides ja poolkõrbedes laialdaselt levinud pujude liigid. Neil taimedel on väikesed ja õrnad lehekesed, mis kiiresti närbuvad, kui niisugusel taimel oksake ära murda. Seda tüüpi taimede transpiratsiooni intensiivsus osutub õige suureks, eriti päikesepaistel. Isegi väga kuivadel ja kuumadel päevadel nad hoiavad oma õhulõhed lahti ning assimileerivad energiliselt, kulutades samal ajal rohkesti vett. See energiline transpiratsioon võimaldab neil peale selle alandada tunduvalt oma lehtede temperatuuri, mis on väga tähtis palavaks muutunud mullaga ja õhuga kõrbedes. Kulutatud vesi asendatakse sügavatest mullakihtidest väga pika juurestiku kaudu ammutatud veega. Seal, kus põhjavesi ei asetse liiga sügaval, seda tüüpi taimed ulatuvad sinna oma pikkade juurtega ning võivad siis taluda kõige kangemat kuumust. Kus seda pole, seal nad kasutavad suuri mullamahte, kuid aasta kõige kuivemal perioodil neil tuleb ikkagi veest puudus ja nad langevad siis pikaldase närbumise seisundisse ning tarretuvad, heites endilt ära osa lehti ja isegi oksi.

Õhukeselehelised kserofüüdid on sageli kaetud tiheda halli või valge karvastikuga; niisugused on pujud ja paljud teised stepirohud. Sageli vaadatakse sellele karvkattele kui vahendile transpiratsiooni takistamiseks. See pole aga õige, sest katsed on näidanud, et niisu-

gustel karvastel taimedel on transpiratsioon väga intensiivne. Seepärast on karvkattele õigem vaadata kui valgusefiltrile, mis kaitseb nende taimede klorofüllikandvat aparaati liiga tugeva valguse eest, aga ka kui kaitsevahendile loomade kahjustuse vastu ühes nendel taimedel sageli esinevate ogade ja asteldega, samuti ka kibeda- ja mõrumaitseliste ning tugevalõhnaliste ainetega. Tähtsaks selle tüübi kserofüütide füsioloogiliseks omaduseks on nende rakumahla kõrge koondis, mis võimaldab neil tekitada närbuvas olekus väga kõrget imemisjõudu ning väga suure kiirusega imeda endasse ettesattuvat vett. Võimalik, et nendesse kogunenud lahustunud ained etendavad peale selle veel mingisugust kaitseosa nende pika-ajalisel närbumisel.



Joon. 161. *Stipa* lehe torusse-keerdumine.

Kolmanda kserofüütide tüübi moodustavad taimed karedate nahksete lehtedega. Siia kuuluvad paljud stepi kõrrelised, nagu *Stipa*, *Aristida*, mõned sarikõielised, nagu *Eryngium* jt. Eriti levinud on niisugused karedate lehtedega kserofüüdid kuivades Lõuna-Aafrika rajoonides, kus nende hulgas on väga palju kanarbikuliste sugukonna esindajaid. Neid taimi iseloomustab võime taluda pikaajalist närbumist. Sel ajal nende lehed harilikult keerduvad torru, kusjuures õhulõhed jäävad kõik sellesse torusse (joon. 161). Seesugusel kujul nad säilitavad endas viimased eluks tarvilikud vee jäljed. Füsioloogiliselt on see tüüp veel vähe läbi uuritud. Ka selle tüübi taimedes osutub rakumahla kontsentratsioon väga kõrgeks, kuna varem-kirjeldatud sukulentide tüüpi taimedel on rakumahla koondis madal.

Peale nende päriskserofüütide tüüpide, millised kõik sel või teisel viisil võivad üle elada kõige kuivemat ja kuumemat perioodi, leidub kõrbedes veel ka ebakserofüüte. Need on nn. efemeersed taimed, mille arenemine on erakordselt kiireloomuline: kolme-nelja nädala jooksul nad jõuavad idaneda, õitseda, moodustada valminud seemneid ja siis surra. Terve nende elutsükkel on kohaldatud lühikesele niiskele perioodile (mis harilikult esineb kevadel), kuna ülejäänud osa aastast nad veedavad valminud seemnetena, mis ei karda

mingisugust kuivamist. Kõikide teiste tunnuste poolest need taimed aga on tüüpilised mesofüüdid.

Toodud tüüpidega ei piirdu kserofüütide mitmekesisus; peale nende järsult piiritletud tüüpide esineb rohkesti üleminekuvorme nende vahel. Kuid nende tüüpide tundmaõppimine kuulub ökoloogia valdkonda.

§ 106. Välistingimuste mõju transpiratsiooniorganite ehitusele. Kseromorfism ja taimede põuakindlus.

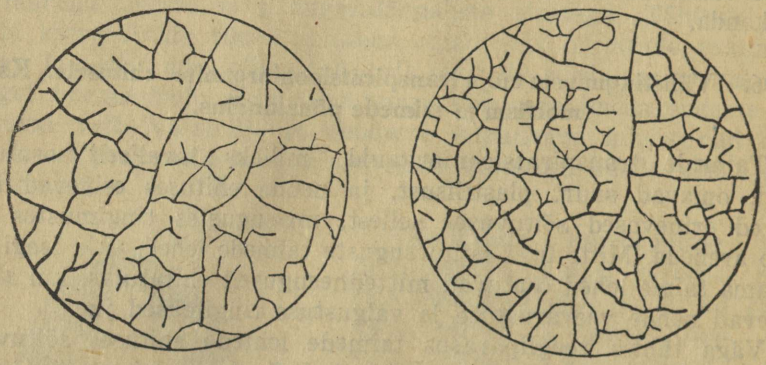
Taimede transpiratsiooniorganid, milleks tavaliselt osutuvad lehed, omavad suurt plastilisust, ja nende ehituses esinevad üsna suured erinevused sõltuvuses sellest, missugustes tingimustes neil tuleb areneda. Mitte üksi mitmesuguste taimede lehed, vaid isegi ühe ja sama taime lehed osutuvad mitteühesuguselt ehitatuiks, kui ainult erinevad nende veevarustuse ja valgustuse tingimused jne.

Väga tähtis reeglipärasus taimede lehtede ehituses sõltuvuses nende asukohast on kindlaks määratud Zalenski poolt (1904). Ta leidis, et varre ladvas asetsevad lehed erinevad alati tunduvalt madalamal-asetsevatest: nimelt — mida kõrgemal asetseb leht varrel, seda väiksemad — võrreldes madalamal-asetsevate lehtedega — on oma mõõtmete poolest tema rakud, seda suurem on pinnaüksusele langevate õhulõhede arv (iga õhulõhe on aga väiksem), juhtkimpude võrk on tihedam, karvakeste hulk lehepinna üksusel on suurem, sammaskude on tugevamini arenenud jne. Seda sõltuvust nimetatakse Zalenski seaduseks. Selle seaduse illustratsiooniks on toodud joonis 162, mis kujutab roodude võrku tubaka lehtedes.

Niisuguste anatoomiliste erinevustega on seostatud ka füsioloogilised erinevused. Nimelt on ülemised lehed suurema assimilatsioonivõimega ja intensiivsema transpiratsiooniga kui madalamad. Nende rakkude mahla kontsentratsioon on kõrgem ning närbumisel nad imevad enestesse madalamate lehtede vee, mis pikaldase närbumise korral annavad ära kõik oma vee, kuna ise kuivavad ja surevad. Ülemiste lehtede õhulõhed jäävad ka veepuuduse korral palju kauemini avatuks, mispärast nendes assimilatsioon ei katke nii kiiresti. Kuna samasugused omadused on omased ka paljudele kserofüütidele, siis niisugust lehtede ehitust nimetatakse kseromorfseks.

Need kõrgemate lehtede iseärasused on seletatavad sellega, et nad arenevad mõnevõrra raskendatumates veevarustuse tingimustes, mis põhjustabki nende pisirakulisust. Samasugust kseromorfset ehitust võib esile kutsuda ka kunstlikult välisfaktorite mõju muutmi-

sega taimedele, nimelt õhuniiskuse vähendamisega, mullaniiskuse vähendamisega, aga ka taimede perioodilise närvutamisega. Taimed, mis niisugustes tingimustes üles kasvavad, on väikesekasvulised, kuid seevastu suurema põuakindlusega.



Joon. 162. Tubaka lehtede soonestik: vasemal — madalal ja paremal — kõrgemal lehel.

Samalaadseid muutusi kutsub esile ka suurendatud valgustuseintensiivsus. Valguselehed erinevad varjulehtedest üldiselt samasuguste tunnuste poolest, nagu kõrgemal asetsevad lehed madalamatest. Eriti selgelt esineb neil, nagu me nägime § 32, tugevam sammaskoe arenemine. Valguselehtede füsioloogiliseks iseärasuseks on samuti tugevdatud assimilatsioon (vähemalt tugevas valguses) ning kõrgendatud transpiratsioon. Järelikult võib ka valguselehti nimetada kseromorfseteks.

Kseromorfsete struktuuride anatoomiliste ja füsioloogiliste iseärasuste tundmaõppimine on suure tähtsusega kultuurtaimede põuakindlate sortide väljaselgitamisel.

Veel mitte kaua aega tagasi asuti selle küsimuse lahendamisele üpris lihtsalt. Arvati, et põuakindluse põhitunnuseks peab olema taimede võime võimalikult vähe vett kulutada, ja järeldati, et kõige kindlamaks seesuguste taimede füsioloogiliseks näitajaks peab olema madal transpiratsiooni intensiivsus ehk madal transpiratsioonikoefitsient. Seejuures aga lasti hoopis silmist see põhiline vastupanuvõime kuivamaa-taimede elus, millele meie viitasime juba § 9, ja nimelt, et igasugune veekulutuse vähenemine toob enesega kaasa ka õhulise toitumise ja samuti mineraalainetega toitumise halvenemise. Meie nägime juba, et kõrbetaimed-kserofüüdid lahendavad seda vastu-

olu mitmel eriviisil. Samuti erinevalt lahendavad seda ka põuakindlad kultuurtaimed, ja seepärast pole olemas ühtainustki põuakindlat tüüpi ega saagi olla, samuti ei ole olemas ka universaalseid põuakindluse tunnuseid.

Kuna kultuurtaimed — erinevalt kõrbe kserofüütidest — kannatavad põuda mitte terve oma vegetatsiooniaja vältel, vaid ainult lühemate või pikemate ajavahemikkude vältel, siis on põuakindlate kultuurtaimede üheks tähtsamaks tunnuseks võime taluda ajutist oma kudede veevähesust ilma saagianni vähendamiseta või siis võimalikult väikese vähendamisega (Maksimov, H. Walter). Nii näiteks Tumanov'i andmetel pikaldane närbumine, mis on põhjustatud mulla läbikuivamisest, avaldab vähest mõju hirsi — kui põuakindla taime — saagiannile, kuid surub järsult alla kaerasaagi. Võime taluda kahjuta osa oma vee kaotamist võimaldab põuakindlatel taimedel ka kõige kuivemal ajajärgul mitte oma õhulõhesid sulgeda ning jätkata sel viisil assimilatsiooni. Ühenduses sellega näitas Vassiljev, et vähemalt nisu kohta on üheks tähtsamaks põuakindluse tunnuseks ööpäevane õhulõhede liikumine. Nimelt — põuakindlad Lõuna-Vene nisusordid Rostovi põuasuse tingimustes hoiavad oma õhulõhed lahti terve päeva jooksul, kuna vähem põuakindlad Kanada nisusordid sulgevad oma õhulõhed varahommikul ja seepärast nälgivad ning annavad vähemat saaki. Võime taluda närbumist on arvatavasti ühenduses osmootselt-aktiivsete ainete ja hüdrofiilsete kolloidide rohkusega põuakindlate taimede rakkudes; ja tõepoolest on puuduliku veevarustuse korral põuakindlate nisusortide lehtede veesisaldus suurem kui mittekindlate sortide lehtedel (Litvinov).

Kuigi võime taluda ilma kahjuta oma rakkude veekaotust osutub üheks tähtsamaks taimede põuakindluse tunnuseks, ei või siiski kõiki üksikute sortide ja kultuuride põuakindluse erinevusi seletada selle ainsa tunnusega. Siin võivad olla suure tähtsusega ka mõningad anatoomilis-morfoloogilised tunnused, nagu näiteks juurestiku arenemine, veetagavarade olemasolu lihakates vartes või juurtes jne. Mitte väiksema tähtsusega võib olla ka praegu vaadeldud kseromorfne struktuur, mispärast põuakindlate sortide valikul on oluline pöörata tähelepanu ka rakkude suurusele taimedel, millele juba ammu on juhtinud tähelepanu Kolkunov (1904). Kuna taimed võivad taluda põuda nii mitmesuguste füsioloogiliste iseärasuste kui ka anatoomilis-morfoloogiliste tunnuste tõttu, siis ei tohi taimede põuakindluse määramisel rahulduda mingisuguse ühe — kuigi kõige tähtsama — tunnuse tundmaõppimisega, vaid selleks tuleb kasutada keerulisemaid taimede

järelproovimisi mitmesuguste põualiikide — eriti mullastiku põuasuse ja kuivtuulte — suhtes. Niisuguste järeleproovimiste kiirendamiseks, milliseid senini teostati ainult põllukultuuride-tingimustes, ehitatakse praegu spetsiaalseid kuivatisi, kuivtuulekambreid ja teisi vahendeid, mis võimaldavad allutada taimi ükskõik missuguse mullastiku või atmosfääri faktorite kompleksi mõjule.

Kuna enamikus põualistest oblastitest mullastik vegetatsiooniperioodi lõpuks täiesti läbi kuivab, vaatamata suvistele sademetele, siis üldiselt varavalmivad sordid annavad nendes tingimustes suuremaid saake kui hilised sordid, kuna nad suudavad lõpetada oma vegetatsiooniperioodi ning anda valminud seemneid juba enne nende kasutada oleva niiskuse lõppemist. Seepärast vahetatakse praktikas õige sagedasti põuakindluse mõiste varavalmivuse mõistega ning peetakse põuakindlateks neid sorte, millised suudavad põuast ette jõuda. Niisugusele mõistete segamisele mõjub kaasa ka tavaline põuakindluse määramisviis sortide valikul, mis seisab selles, et võrreldakse mitmesuguste sortide saake põuastel aastatel ja arvataksegi põuakindlateks sortideks neid sorte, mis annavad suhteliselt suuremaid saake. Hilisema põua korral osutuvad sellisteks kõige varajasemad sordid.

Oma mitmesugusel arenemisjärgul pole taimed ühesuguselt tundlikud põua vastu. Kõige rohkem vähenevad saagid kaeral, nisul ja teistel leivaviljadel siis, kui need taimed kannatavad pikaldast veepuudust nende õieorganite tekkimise eel, s. o. võrsumise-kõrrestumise perioodil. Sellel ajal vee äraimemine lehtede poolt põhjustab kas puudulikku teriste loomist (osa sigimikke ei arene) või kõluste — kortsunud teriste tekkimist. Seda taimedele kõige tundlikumat perioodi kutsutakse kriitiliseks perioodiks. Esmakordselt avastasid selle agrometeoroloogid (Braunov, Hauer, Azzi) saakide võrdlemise teel suviste sademete aegadega. Hiljemini on kriitiliste perioodide olemasolu tõestatud ka füsioloogiliste katsetega.

Põuakindluse mõiste keerulisus ja selle mitmesuguste tüüpide esinemine teevad väga raskeks põuakindlate sortide aretamise. Siin ei tohi samuti teha valikut mingisuguse üheainsa tunnuse järgi, näiteks transpiratsiooni-intensiivsuse ehk transpiratsiooni-koefitsiendi järgi, millega tegeldi üksvahe rohkesti. Samuti nagu talvekindluse selektsiooni puhul, on vaja ka siin iga üksiku geograafilise rajooni kohta määrata kõige enne kindlaks põua iseärasused (kas peamiselt mullastikuline või peamiselt õhkkonnaline), siis tema tavaline saabumise aeg (kevadine, suvine) ja selgitada siis üksikute sortide reaktsiooni nendele.

Selles mõttes on väga näitlikud Udolskaja (1934) uurimused

mitmesuguste suvinisusortide põuakindluse kohta. Ta püstitas põuakindlate nisusortide suhtes kaks põhilist biotüüpi: üks, mis vastab peamiselt Taga-Uuralile, iseloomustub põuaga suve alguses (mis haarab nisu võrsumisperioodi), teine — vastab peamiselt Kesk- ja Alam-Volga aladele — ja siin esineb põud tavalisesti nisu vegetatsiooniperioodi lõpul. Esimesse biotüüpi kuuluvad taimed on väga põuakindlad võrsumisperioodil ja nende saagiand langeb järsult veepuuduse korral peade moodustamise ajal. Teise biotüüpi kuuluvad sordid kannatavad võrsumisperioodile langeva põua puhul palju tugevamini kui esimese biotüübi taimed, kuid ületavad neid pärastiste — hiljemini esinevate — põudade taluvuse poolest. Esimesse biotüüpi kuuluvate sortide kasvatamisel Volga-mail või teise tüüpi kuuluvate sortide kasvatamisel Taga-Uuralis nad kõik osutuvad mittepõuakindlateks, kuid nende kultuuride puhul rajoonides, mis vastavad nende bioloogilistele omadustele, nad osutuvad kõik ülimal määral põuakindlateks.

Täiesti viimistletud meetodid põuakindluse määramiseks, mida võiks kõrvutada taimede otsese külmutamise meetodiga külmakindluse määramisel, puuduvad veel, ja see raskendab samuti selektsioonitööd, sest see sunnib kasutama pika-ajalist ning sageli selgeid tulemusi mitteandvat põllukultuuride-menetlust. Kõige rohkem levinud on praegusel ajal *Tumanov'i* poolt esitatud *närvutamismeetod*, mis seisab selles, et katsetaimed kasvatatakse üles vegetatsioonianumates ning vastavatel arenemisjärkudel kastmise lõpetamise teel viiakse nad pika-aegsele närbumisele. Saagi langus võrreldes kontrolltaimedega näitab põuakindluse astet. Kuna aga närbumise talumisvõime pole ainsaks põuakindluse tunnuseks, siis närvutamismeetodiga pole võimalik alati saavutada usutavaid tulemusi.

§ 107. Kunstliku niisutamise füsioloogilised alused.

Palavas ja kuivas kliimas osutuvad vegetatsiooniperioodi kestel sadanud sademed ja talvest järele jäänud veetagavarad mullas väheseks põllumajanduslikkude taimede kasvatamiseks. Niisugustes tingimustes on ainukeseks võtteks kunstliku niisutamise kasutamine, mis võimaldab neil aladel mitte üksi karjapidamist, milleks kasutatakse metsikut kserofiilset taimestikku, vaid ka korraliku põllunduse. Ning seal, kus kuivi rajoone läbivad vajalikul hulgal jõed, mis toovad vett mägedest või kaugematest niiskematest rajoonidest, kasutatakse kunstlikku niisutust (irrigatsiooni) juba muistsetest aegadest saadik. NSVL-s kuuluvad niisuguste rajoonide hulka Kesk-Aasia ja Taga-

Kaukaasia. Kuid ka seal, kus on põllundus võimalik kastmiseta, kuid annab aga niiskuse puudulikkusel madalaid ning kõikuvaid saake, nagu näiteks Volga-Alamjooksumail, omab kunstliku niisutuse kasutamine ääretult suurt rahvamajanduslikku tähtsust, kui kõige radikaalsem vahend võitlemiseks perioodiliselt neid rajoone külastava põuaga.

Suurte maa-alade niisutamise tehnika erineb teravalt pisikeste aiapeenarde kastmisest aianduses. Tema põhivõtteks on perioodiline sügav maa läbiniisutamine kultuurtaimede all, mis annab mullale niisuguse niiskuse-tagavara, millest jätkub paljudeks päevadeks. Niisutamise korral pinnas kas ujutatakse üle mitme tunni jooksul veega, mis siis aegamööda mullasse valgub või seda — siis, kui põld asetseb mäeküljel — lastakse voolata maapinda mööda või taimede vahel asetsevais vagudes senikaua, kuni maa on soovitava sügavuseni läbi niisutatud (enamasti 70—100 cm sügavuseni).

Niisutamisajal ja kohe pärast seda osutuvad taimed läbimärjas mullas kasvavaiks, kuid küllaldaselt pika vaheaja vältel taimed kulutavad selle niiskuse ära ning muudavad mulla uuesti kuivaks.

Et saavutada võimalikult kõrgeid saake kunstliku niisutamise tagajärjel, on tarvis koostada niisutamise skeem seiliselt, et taimed niisutamise vaheaja lõpul ei hakkaks tundma veepuudust ja et nende veevarustus oleks võimalikult ühtlane. Sest, nagu väidab akad. V i l j a m s, on peamiseks kõrgete saakide saavutamise tingimuseks see, et taimed oleksid varustatud üheaegselt pidevalt nii veega kui ka toiteainetega tarvituse maksimaalses ulatuses. Niisuguseks ilma vahedeta veega-varustamiseks on tarvis hoolikalt jälgida, et niisutamise vaheaja lõpuks mulla niiskus ei langeks kuni närbumiskoefitsiendini, sest seejuures tekib taimedes juba sügav veepuudus, mis viib kasvamisprotsesside peatumisele ning põhjustab saagi langust. Taimede pidevaks toiteainetega varustamiseks on niisutatavaile taimedele tarvis anda tarvilisel määral väetisi ning seda kõike mitte korraga enne külvi, vaid mitmes järgus osade kaupa. Hilisematel niisutamistel, mil taimed on omandanud juba küllaldase suuruse, on väetisi soovitatav anda niisutusvees lahustatud kujul.

Taimede ühtlasel veega-varustamisel osutuvad sagedasemad niisutamised soodsamateks kui harvad kastmised. Liiga harvade niisutamiste kordadel on taimed perioodiliselt muldkonna-põua tingimustes, mis avaldab takistavat mõju nende kasvamisele, kusjuures see takistav toime on seda tugevam, mida harvemini niisutatakse ning mida pikemad on niisutuste vaheajad. Väga pikkadel niisutuste vaheaegadel, aga ka niisutamise liiga varajasel lõpetamisel, mis võib toi-

muda veepuudusel või ebaplaanikohasel vee raiskamisel, võivad taimed, mis niisutamiste mõjul on moodustanud endale väga suure aurumispinna ning kiiresti antud vee on ära kasutanud, osutuda veelgi halvemas seisukorras olevaiks kui ilma niisutamiseta, ning lõpptulemuseks niisuguste niisutuste korral on palju madalam saak kui taimede ühtlasel niisutamisel.

Taimede korduval niisutamisel on tarvilik korraga anda mitte liiga suuri kastmisnorme, sest et suure, ülemäärase veehulga andmisel vesi vajub sügavasse mullasse enne selle ärakasutamist taimede poolt ja võib olla väga kahjuliku mõjuga. Ta tihendab mulda üleliigselt, mõnikord isegi soostab pinnase ning muudab sellega juurestiku tegevuse ja arenemise tingimused järsku halvemaks; kuid peaasi — tungides mulla sügavamatesse kihtidesse, mis on lahustuvate soolade poolest sageli rikkad, võib liigvesi tõsta need soolad kõrgematesse künnikihtidesse ning kutsuda esile pinnase soolastumise, mis osutub kultuurtaimedele hävitavaks. Ebaõigel kastmisvee kasutamisel võib mullastiku soolastumine olla sageli kunstliku niisutamise järelduseks, ja on teada mitte vähe juhtusid, kus pinnase ülemäärase soolastumise tagajärjel on tulnud põllukultuuridest välja lülitada suured senini viljakandvad maa-alad ühes paljumaksvate kunstlikkude niisutusseadeldistega.

Seepärast tuleb ühe või teise kultuuri kunstlikku niisutamist korraldada nõnda, et niisutamise vaheaegadel taimed ei tunneks veepuudust, kuid et nad samal ajal suudaksid ära kulutada peaaegu kõik neile antud vee. Seda niisutamise skeemi ei saa täpselt ette fikseerida, vaid see peab muutuma sõltuvuses mulla niiskusetagavaradest kevadel, sademete hulgast, mis mulla veetagavarasid täiendavad, ning taimede veekasutamise kiirusest, mis sõltub nii taimede kasvamisest kui ka ilmastiku oludest. Niisutamisaja määramist tuleb toimetada mullastiku niiskuse vaatluste põhjal, kusjuures ei või lasta niiskust langeda kuni närbumiskoefitsiendi tasemeni. Samuti on kasulik teostada selleks vaatlusi taimede füsioloogilise seisukorra üle. Väga heaks veevarustuse tingimuste näitajaks on taimede õhulõhede-aparaat; kohe pärast niisutamist avanevad õhulõhed laiaulatuslikult, vastavalt niisutusvee kahanemisele tõmbub õhulõhede pilu ikka järjest kitsamaks ja kitsamaks, ja kättesaadava veetagavara lõppemisel jäävad õhulõhed hoopis suletuks. Niisutamist on tarvis teostada uuesti enne, kui on toimunud selline õhulõhede kestev sulgumine. Teiseks heaks veevarustamise tingimuste näitajaks on taimekudede osmootne väärtus, mis vee puudumisel õige kiiresti tõuseb. Järsk osmootse väärtuse tõus taimerakkudes näitab samuti, et taimi on tarvis veega varustada.

Kunstliku niisutamise aegade õige jaotamisega ning niisutatud taimede vajaliste toiteainetega (väetistega) varustamisega, kusjuures viimaseid tuleb anda tarvitamist mööda korduvalt järelväetisena, võib saada põllumajanduslikelt taimedelt väga kõrgeid saake isegi äärmiselt põualistes kliimatingimustes.

Füsioloogiliselt vaatepunktilt on palju tulukam uus — nn. vihmutusaparaatidega niisutamine, mispuhul vesi juhitakse põllule liigutatavate metalltorude kaudu, mis lõpevad isesuguste vihmutusaparaatidega. ja tekitavad laialistel pindadel midagi vihmataolist. See niisutamisviis võimaldab anda vett palju vähemate portsjonite kaupa, mis vastavad 20—30 mm sademete hulkadele, kuna aga tavaliste niisutamisviisidega maa üleujutamise näol pole võimalik saavutada maa ühtlast läbiniisutamist vähema kui 80—100 mm veekihi abil. Seega võib sagedaste vihmutamistega hoida mulda palju ühtlasemalt niiskena ega lasta taimi tunda veepuudust, nagu pikkadel niisutamiste vaheaegadel, kusjuures aga pole sugugi tarvis kulutada selleks väga suuri veehulki. Praegusel ajal pole vihmutusaparaadid tehniliselt veel küllaldaselt viimistletud ja neid alles hakatakse laiemalt kasutamisele võtma. Kuid Taga-Volgamaa hiigelsuure kunstliku niisutamise projekti teostamisel, mis peaks kindlustama sellel rikkal, kuid põudade poolt sageli külastataval maa-alal kõrgeid viljasaake, tuleb vihmutusmenetlusele anda silmapaistev koht.

§ 108. Taimede kannatamine liigvee mõjul. Sootaimede üleujutamistele vastupidavuse põhjused. Taimede lamamine, selle nähtuse põhjused ning võitlusabinõud lamamise vastu.

Liigne vesi mullas võib olla taimedele samuti kahjulik kui selle puuduski, ning soostunud pinnased muutuvad viljakandvaiks alles pärast nende kuivendamist. Selle nähtuse põhjused seisavad mitte selles, nagu oleks vesi iseenesest taime juurtele kahjulik — mille vastu räägivad igasuguste taimedega, isegi kserofüütidega, edukalt läbiviidud vesikultuurid. Muldade soostumise, aga ka ajutiste üleujutuste kahju, mis kutsub esile taimede läbivettimise, seisab selles, et mulla kapillaaride täitumisel veega õhk ei leia enam vaba juurdepääsu mullasse ning taimede juured jäävad ilma nende elutegevusele tarvilikust hapnikust. Oleme juba märkinud, et juurte hingamine on tarvilikuks eeltingimuseks nende veeammutamisel taimede maapealsete osade jaoks (§ 10), aga ka nende poolt mineraal- ja lämmastiksoolade neelamiseks (§ 45).

Peale seesuguse hapnikupuudumise otsese mõju juurtele omab

mulla kapillaaride täitumine veega ja üldse mulla aeratsiooni vähenemine või katkemine veel rea tähtsaid järeldusi. Kõige tähtsam nendest seisab selles, et mullas lõpevad kõik normaalsed hapendumisprotsessid, mida kutsuvad esile mulla aeroobsed bakterid, ning ülivõimu omandavad anaeroobsed protsessid, peamiselt võihappeline käärimine ja teised käärimised. Seejuures kuhjuvad mullasse süsihape ja teised orgaanilised happed, aga ka nii orgaanilise kui anorgaanilise iseloomuga taandamisproduktid (raua-alahapendi soolad), millistest paljud on väga mürgised taimede juurtele. Ameerika autorid nimetavad niisuguseid produkte sootoksiinideks. Seepärast ei saa soostunud muldades harilikud kultuurtaimed, millede juured vajavad kohedat ja hästi õhustatud mulda, sugugi areneda. Siin kasvavad vaid spetsiaalsed sootaimed, millede juured pole tundlikud sootoksiinide vastu ja mis peale selle omavad isesugust anatoomilist ehitust, mis kindlustab nendele hingamisvõimaluse isegi täiesti hapnikuvabas mullas. Nimelt — nendes taimedes leidub rohkesti rakkudevahelisi ruume ning terveid õhukäike, mis on ühenduses samasuguste varte ja lehevarte õhukäikudega. Fotosünteesil vabanev hapnik paisub lehtede soojenemisel päikesekiirte mõjul, surutakse nendesse õõnsustesse ning tungib neid õõnsusi ja vahekäike kaudu edasi kuni juurteni, võimaldades sellega nendel hingamist.

Kultuurtaimedest võivad õige vähesed kasvada soostunud pinnastel. Tähtsamaks niisuguseks taimeks on riis, mis mitte üksi talub, vaid mis koguni vajab oma edukaks kultuuriks veega üleujutamist pikema osa vegetatsiooniperioodi vältel. Suurem osa taimedest võib aga areneda soopinnastel ainult pärast nende kuivendamist. Soode kuivendamine toimub põhjavee taseme alandamise ja ühes sellega vähemalt ülemiste kihtide varustamise teel hapnikuga. Seejuures anaeroobsed protsessid annavad oma koha hapendumisprotsessidele, sootoksiinid hävivad ja kultuurtaimede juured leiavad võimaluse edukaks arenemiseks. Kõik need muutused vajavad aega, mispärast endised soostunud pinnased muutuvad kultuurikõlvulisteks mitte otsekohe pärast kuivendamist, vaid alles aastat paar pärast seda.

Anaeroobse lagundumise mürgiste produktide hulka kuulub ka ülemäärane vesinikuioonide kuhjumine mullasse, mis muudab soostunud mullad väga hapuks. Tavaliselt niisugustel pinnastel kasvavad sootaimed — tarnad, kastevarred jt. — erinevad, nagu sellest oli juttu § 50, oma optimaalse pH nihkumisega happelisele küljele. Pärast soode kuivendamist pH nende muldades tõuseb veidi, kuid siiski liiga vähesel määral, ja seepärast on väga suure tähtsusega soomuldade lubjaga-varustamine pärast kuivendamist, mis parandab

nende reaktsiooni ning soodustab orgaaniliste mullaosade lagundamisprotsesside normaalset käiku.

Ajutise mulla liigniiskuse tõusmise korral, näiteks kevadel pärast lume sulamist või pikaldaste vihmasadude puhul, mis madalamatel põllukohtadel kutsuvad esile vee kogunemise kaua-püsivate loikude näol, võib samuti tähele panna taimede kahjustumisi nn. läbivettimise tagajärjel. Läbivettimisel toimuvad nähtused sarnanevad nendega, mis esinevad soostunud muldadelgi, ja on seletatavad hapniku mullasse juurdepääsu lakkamisega. Lühiajaline liigvesi kutsub esile ainult vigastusi ja kasvamise peatumist kultuurtaimedel ning takistab edukat võitlust umbrohtudega, mis eriti lopsakalt kasvavad niisketes lohukohtades. Pika-ajaline vee püsimine madalates kohtades viib aga kultuurtaimed täielikule hävingule.

Kõrsviljade lamamine, mis põhjustab sageli tunduvat saagi vähenemist, on samuti mõnel määral seostatud liigse niiskusega, kuid mitte ainult mullas, vaid ka õhus. See nähtus esineb üsna sagedasti vihmastel aastatel, aga ka kunstliku niisutamise juures. Viljade lamamise põhjuseks on õige vahekorra riknemine taime maapealsete osade raskuse ja varre alumise osa tugevuse vahel. Viljakõrre puudulik jämendumine ja nõrk mehhaaniliste elementide arenemine kõrres sõltub sageli sellest, et liiga niiskel pinnasel taimed võrsuvad väga tugevasti ning arendavad oma lehtede kasvu, mille tulemuseks on taimede vastastikune üksteise varjutamine. Ent valgusepuudus põhjustab kõrte liiga pikaks venitumist ning mehhaaniliste kudede nõrka arenemist, s. o. tekitab soodsaid tingimusi viljade lamamiseks (mahaheitmiseks).

Viljade lamamist võib põhjustada veel ka liiga rohke väetamine, eriti lämmastikväetistega, mis soodustab liiga tugevat vegetatiivsete organite kasvamist, aga ka ülemäärast viljapeade mõõtmete ja kaalu suurenemist. Otseseks tõukeks, mis lamamise esile kutsub, on enamasti kange tuul ühes vihmaga; viljapea raskus suureneb siin veel vihmavee mõjul, mis peadesse peatuma jääb, ning kõrs vajub pikali, kõverdudes oma alumises osas. Lamamist soodustab veel ka see, et vihmast läbiniiskunud või üleujutatud mullas taimede juured ei anna alumisele kõrreosale enam vajalise kindlusega tuge.

Vastavalt kõrsviljade kõrte omadusele kõverduda sõlmekohtadelt (vt. § 86), lamamajäänud kõrsviljad võivad uuesti oma pead üles tõsta ning toibuda lamamise halbadest tagajärgedest. Kuid saak niisugusest viljast on alati väiksem, ja peale selle suurenevad teriste kadumised märgatavalt veel vilja kogumisel masinatega, kuna see on lamavate ja segipaisatud kõrte tõttu väga raskendatud. See-

pärast osutub võitlus viljade lamamise vastu tarvilikuks. Selleks on tarvis hoiduda liiga tihedast külvist ja liiga tugevatest lämmastikväetiste annustest varajastel arenemisjärkudel ning — kunstliku niisutuse korral — liiga suurtest kastmisvee hulkadest. Peale selle nendes tingimustes, kus võib karta viljade lamamajäämist, tuleb külvata lamamisele rohkem vastupidavaid sorte, milledel on kindlam kõrs, ning tugevdada niisuguste sortide aretamistööd.

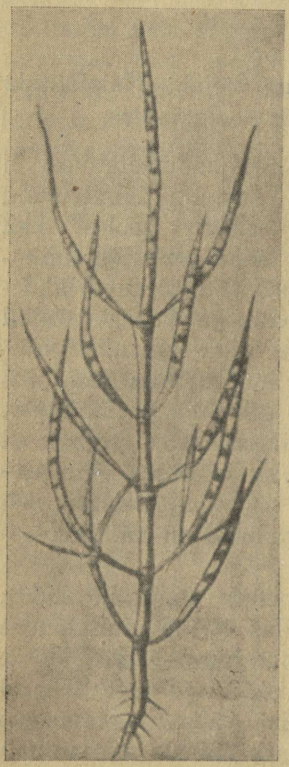
§ 109. Taimede kannatamine soolade ülirohkuse mõjul. Halofüütide füsioloogilised erinevused. Kultuurtaimede soolakindlus.

Puuduliku niiskusega rajoonides, kus vähene sademete vesi ei suuda välja uhta mullast kõiki murenemisel tekkinud lahustuvaid mineraalsooli, rikastuvad mullad niisuguste soolade poolest ikka enam ja enam. Eriti rohkesti kuhjub sooli madalamatesse lohkudesse, ühes sinna voolava vihmaveega, mis teel on küllastunud lahustuvate sooladega ja mis peale äraaurumist enesega kaasa toodud soola mullasse maha jätab. Niisugune soolade liiga rikkalik kuhjumine mulda osutub kahjulikuks enamikule kultuurtaimedele, mis halvasti arenevad niisugustel soolaküllastel laikudel ja lohkudes. Veelgi suurem soolade-sisalduvus nn. soolakupinnastes teeb need maa-alad kultuurtaimede kasvatamiseks hoopis kõlbmatuks. Siin areneb isesugune halofüütne — soolakindel — taimestik, mis erineb tavalistest taimedest terve rea nii anatoomiliste kui ka füsioloogiliste tunnuste poolest.

Ülemäärane mulla soolastumine on taimedele kahjulik kahes mõttes. Ühelt poolt — soolade kuhjumine mullas tõstab mullalahuse osmootset väärtust, mis suurendab vastupanu juurte imemisjõule ning raskendab sel viisil taimede veevarustamist. Nagu juba eespool tähendatud, on juurte imemisjõud võrdlemisi väike, ja osmootse väärtuse suurenemine mullas kuni 5—10 atmosfäärini, mis vastab NaCl 0,6—1,2% kontsentratsioonile, teeb juurte imemisele väga tõsiseid takistusi. Ning katsed näitavad, et vesikultuurides toitesoolade üldine kontsentratsioon ei või ületada protsendi murdosa ega või arendada osmootset rõhku üle 1—2 atmosfääri. Samuti kutsub mulla kastmine soolalahustega esile kiire taimede närbumise normaalse veevarustamise seismajäämise tõttu.

Kuid peale osmootse mõju avaldab liigne lahustuvate soolade kuhjumine mullas taimedesse veel mürgistavat mõju. Ja isegi nõrkades kontsentratsioonides täiesti neutraalsed soolad, nagu näiteks soolakupinnastes väga laialdaselt levinud NaCl ja Na_2SO_4, osutuvad kõrgemates kontsentratsioonides samuti mürgisteks ning kutsuvad

füsioloogiliste protsesside normaalses käigus esile mitmesuguseid häireid. Veel suurema mürgisusega on magneesiumisoolad, mis harilikult esinevad mullas koos naatriumisooladega, ning veelgi enam — leelisese reaktsiooniga süsihappesoolad. Meie märkisime juba taimede mineraalsel toitumisel üksikute anioonide ja katioonide mürgist mõju taimedele. Ja kuigi soolakumuldades meil on tegemist peamiselt tasakaalustatud lahustega, avaldub sellele vaatamata väga kõrgete kontsentratsioonide mürgine mõju ka siin selgesti, kusjuures mitmesuguste taimede juures võib eristada erinevusi soolade mürgisuse talumisel.



. 163. Soolarohi (*Salicornia*) — lihakas soolakutaim.

Looduslikes tingimustes esineb soolakupinnastel üsna rikkalik ja mitmekesine taimestik, mis koosneb kõrge soolakontsentratsiooniga kohanenud taimedest — nn. halofüütidest. Akadeemik B. A. Keller'i ja teiste autorite uurimuste järgi võib halofüüte jagada mitmeks omavahel üsna selgesti erinevaks rühmaks. Ühe rühma taimed omavad väga kõrget vastupidavust sooladele ning koguvad neid oma rakkudesse suurel hulgal, tõstes seega väga kõrgele oma rakkude osmootse väärtuse. Need on peamiselt nn. päris-soolakutaimed, mis kasvavad niisketel mereäärsetel, soolajärvede ja soola-allikate kallastel ja muudes sarnastes kohtades. Päris-soolakutaimed omavad rea nii anatoomilisi kui ka füsioloogilisi tunnuseid. Nende hulka kuulub enne kõike varte ja lehtede lihakus, mis annab neile mõnevõrra sarnasust lihakate sukulentidega, nagu seda on kaktused ja paksulehelised taimed (joon. 163). See ehituse iseärasus on päritav, sest nad säilitavad selle ka mittesoolasel pinnasel; kuid nende lihakuse-aste tõuseb ühes soolade kontsentratsiooni tõusmisega mullas, ja seda omadust võib teataval määral pidada üheks mulla soolastumise järelduseks. Päris-soolakutaimede tuhas leidub harilikult väga suurel hulgal keedusoola, kuna seda soola on väga rikkalikult mullalahuses. Füsioloogiliselt keedusool pole paratamatult tarvilik soolakutaimedele, sest nad võivad kasvada ka ilma selleta mittesoolastel

pinnastel. Kuid Kelleri katsete kohaselt mõnevõrra nimetatud soola lisandamine mullale soodustab tunduvalt nende kasvamist (joon. 164), mispärast soolakutaimed tõrjuvad soolastelt pinnastelt välja kõik niisugused taimed, milledele kõrgem soolade koondis osutub juba kahjulikuks. Kuid üleliigne NaCl-sisalduvus pinnases osutub lõpuks ka igale soolakindlamalegi taimele kahjulikuks ning talumatuks.



Joon. 164. Soolarohu (*Salicornia*) kultuurid ilma naatriumita (vasemal) ja vähese NaCl lisandamisega (paremal).

Teise halofüütide rühma moodustavad niisugused taimed, milledele soolade kogumine rakkudesse osutub peaaegu samavõrra mürgiseks kui tavalistele mesofüütidele ja millede juured on väga väikese läbilaskevõimega sooladele. Küllaldane veevarustus saavutatakse nendel taimedel osmootselt aktiivsete orgaaniliste ainete kuhjumisega rakkudesse, nagu seda on orgaanilised happed, suhkrud ja teised ühendid. Sellesse rühma kuuluvad mitmesugused pujude liigid, mis katavad hiigelsuuri maa-alasid Araalo-Kaspia kõrbedes ja poolkõrbedes, ja rida teisi taimi. Need taimed vastavad vähem soolarikastele pinnastele kui päris-soolakutaimed, ning nad on levinud peamiselt kuivadel soolakupinnastel.

Kolmanda rühma moodustavad niisugused taimed, millede juurte rakud on nagu esimese rühma taimedelgi — sooladele kergesti läbitungitavad, kuid millised taimed ei kogu siiski sooli ei oma vartesse

ega ka lehtedesse, vaid eritavad need välja. Selleks otstarbeks on need varustatud rohkearvuliste eritusnäärmetega, mis tihedalt katavad nende varte lehtede pindu. Sellesse rühma kuuluvad steppides ja kõrbedes levinud taimed, nagu tinajuured (*Statice*), tamariskipõõsas (*Tamarix*) ja teised taimed. Kuivadel ilmadel nad kattuvad tõrve soolakihiga, mis nende pindadel ära kuivab ja kas tuulte poolt laiali kantakse või vihmavee poolt lahustatakse.

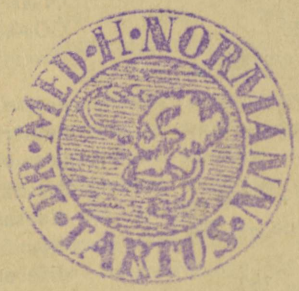
Kultuurtaimede hulgas ei leidu päris-halofüüte (nagu pole seal leida ka päris-kserofüüte) ja on võimalik eristada ainult rohkem või vähem soolitaluvaid vorme ning kultuure. Nii on puuvillapõõsas, lutsern, peet, tomat, arbuus rohkem soolakindlad ning võivad taluda mõnesugusel määral lahustuvate soolade kogunemist oma kudedesse. Pehmed nisuliigid ja -sordid osutuvad kõvadest pisut soolakindlamateks. Seevastu on lina, kaer ja tatar väga madala soolakindlusega. Iga üksiku liigi piirides võib eristada suurema või väiksema soolakindlusega sorte, kuid senini on seda tunnust väga vähe silmas peetud, ning süstemaatilist soolakindlate sortide aretamist pole senini veel teostatud.

Kõrge soolakoondise kahjulik toime taimedesse ilmneb mitmes suunas. Kõigepealt mullalahuse kõrge soolakoondis takistab puhtosmootsel teel seemnete paisumist ja idanemist ning juurestiku kasvamist idanditel. Selle järeldusel kujunevad oma arenemises mahajäänud taimed, mis tugevamini kannatavad põua all.

Soolade kuhjumine rakkudesse võib mürgistada protoplasmat ning takistada sünteetilisi protsesse, teiste hulgas ka fotosünteesi ning valkude-sünteesi. Rakkudesse koguneb peamiselt lahustuvaid süsivesikuid, amiinohappeid ja sellesarnaseid ühendeid. Nende kuhjumine tõstab rakkudes osmootset väärtust, mis peatab taimede kasvamist, kuid osutub siiski kasulikuks veeammutamisel sooladerikkast mullast.

Omapärast mõju avaldab kõrge soolade koondis õhulõhede-aparaadi tegevusele. Soolade mõjul on tärklise tekkimine õhulõhede sulgrakkudes takistatud, mis põhjustab — nagu me nägime — õhulõhede normaalset sulgumist vee puudumisel. Seepärast jäävad soolarikastel pinnastel kasvavate taimede õhulõhed ka põua puhul pikaajaliselt avatuks, mis põhjustab taimedest suurt veekadu ning taimede ärakuivamisohtu. Kuid samal ajal nende soolade toime, mis soodustab lahustuvate süsivesikute ja sellesarnaste ühendite kuhjumist, tõstab sellega nende taimede põuakindlust, mis mõnel määral kompenseerib vee kaotamist.

Väga suurt mõju avaldab pinnase soolastumine teriste täitumisele, takistades seda ning põhjustades kõlustunud teriste tekkimist. Kuid seejuures on süsivesikute kogunemine teristesse rohkemal määral takistatud kui valkainete kogumine. Selle tagajärjel annab nisu soolarikastel pinnastel suhteliselt väga valgurikkaid teriseid, mis tunduvalt tõstab nende väärtust — eriti makaronitööstuse jaoks.



Register.

Suuremate sisuühikute leidmiseks vaata ka raamatu sisukorda. Arvud märksõnade järel tähendavad lehekülgi.

adsorptsiooniteooria — 41
aerotropism — 364
α-glükosidaas — 234
α-glükosiid — 217
ainete äravool lehtedest — 255
aktivatsioon — 301
albinism — 116
aleuroon — 225
alkoholiline käärimine — 286
alus — 386
amfolüüdid — 16
amidaasid — 245
amiinohapped — 226
ammoniaagisoolade omastamine — 159
ammoniaak — 251
amügdaliin — 217
amülaas — 232
amülofiilsed taimed — 103
anaeroobne hingamine — 284
antagonism — 21
asendusreaktsioon — 187
Askenasy katse — 91
asparagiin — 249
Aspergillus-meetod — 194
assimilatsioon — 102, 122
assimilatsiooniarv — 121
assimilatsioonienergia — 121
assimilatsioonikõver — 133
Azotobacter — 165
arbutiin — 217
arenemisjärkude analüüs — 418
auksiin — 322
autotroofsed taimed — 159
autotropism — 365
A-vitamiin — 114

Bacterium radicicola — 169
bakteriaalne meetod — 109
bakteriaalsed väetised — 169
bakteriopurpuriin — 124
bakteroidid — 169
β-glükosiid — 217
bioos — 287, 324
biureedi reaktsioon — 225
Blackmani reaktsioon — 128

Cannizzaro reaktsioon — 291, 301
Clostridium — 164, 295
CO_2-väetus — 140
Crone'i lahus — 183

defitsiitjääk — 82
denitrifikatsioon — 164
desmolaasid — 244
dialüüs — 18
diastaas — 232
difenüülamiin — 161
diferentseerumisstaadium — 314
difusioon — 27
difusiooni kiirus — 130
disahhariidid — 216
dispeersne süsteem — 17
Donnani tasakaal — 44

eetriseerimine — 344
efemeersed taimed — 440
eksosmoos — 28
elektriline dissotsiatsioon — 203
elektroforees — 19
elementaaranalüüs — 98
embrüonaalne kasv — 311
emulsiin — 234
emulsioonid — 17

endosmoos — 28
endosperm — 309
epinastia — 366
eralduskude — 341
ereptaasid — 236
esteraasid — 245
etioolimus — 115, 329
eudiomeetriline meetod — 107, 273

feofütiin — 112
fermendid — 237
fermentide aktiivsus — 246
fermentide klassifikatsioon — 244
fermentide spetsiifilisus — 244
filtratsioonitakistus — 95
fluorestsents — 118
formaldehüüd — 125
fosfatiidid — 16
fosforhappeühendid — 179
fotoaktiivne reaktsioon — 76
fotokeemiline protsess — 127
fotonastia — 366
fotoperioodiline induktsioon — 411
fotoperioodsus — 409
fotosüntees — 101
fotosünteesi kulg — 146
fotosünteesi meetodid — 104
fotosünteesiproduktid — 125
fototroopiline tundlikkus — 358
fototroopiliste kõverduste mehhanism — 360
fototropism — 356
füsioloogiline kuivus — 62
füsioloogiliselt hapud soolad — 160
füsioloogiliselt leelisesed soolad — 160
fütiin — 178
fütool — 111
fütosteriinid — 17

gel'id — 21, 26
geotroopiline tundlikkus — 355
geotroopiliste kõverduste mehhanism — 354
geotropism — 351
Gibbsi seadus — 40
globoidid — 254
glutamiin — 249
glutatioon — 307
glükoproteiidid — 252
glükosiidid — 217
glükosidaasid — 245
gravitatsiooni-vesi — 58
gutatsioon — 53

haavakude — 381
halofüüdid — 451
hapendamis-taandamispotentsiaal — 304
hapniku aktivatsioon — 302
hapniku eritamine — 106
Hardy seadus — 21
harmooniline optimum — 327
haudumine — 429
Hellriegeli lahus — 183
hemitselluloos — 221
heteroauksiin — 323
heterotroofsed taimed — 159
hingamise energeetiline efekt — 272
hingamise intensiivsus — 275, 283
hingamise kardinaalpunktid — 280
hingamise kemism — 300
hingamise olenevus paisumisest — 281
hingamiskoefitsient — 278
hingamiskromogeenid — 302
hingamissoojus — 277
H-ioonide kontsentratsioon — 203
hämiinferment — 303
hüdratatsioon — 19
hüdroaktiivne reaktsioon — 76
hüdrofiilsed kolloidid — 19,21
hüdrofoobsed kolloidid — 19
hüdrolaasid — 244
hüdropassiivne reaktsioon — 76
hüdrotropism — 364
hüponastia — 366

idanemise äratajad — 347
ioonide antagonism — 337
imbibitsioonivesi — 59

imemisjõud — 35, 36
imemisjõu kasv — 87, 94
inaktiveerimisprotsess — 142
infiltratsioonimeetod — 77
invertiin — 233
isoelektriline täpp — 20

jarovisatsioonijärk — 403
jarovisatsioonimeetod — 403
jarovisatsiooni tingimused — 405
jarovisatsiooni tähtsus — 406
juhtkimbud — 131
juuremügarad — 167
juurerõhk — 53, 90
juurkond — 50
juurte lahustamisvõime — 187
juurte üldpikkus — 49
järelvalmimine — 266

kaeraühik — 321
kaktused — 438
kalkofiilsed taimed — 202
kalkofoobsed taimed — 202
kallus — 381
kapillaarsus — 88
kapillaar-vesi — 58, 59
karastamine — 425
karbohüdraasid — 245
kardinaalpunktid — 142
karotiin — 113
kartulite kidunemine — 418
kasvamisliikumised — 350
kasvuhormoon — 320
kasvu kõverjoon — 317
kasvu mõõtmise viisid — 314
kasvu olenemine niiskusest — 334
katalüsaatorid — 236
katioonide füsioloogiline tähtsus — 179
kaulikaliin — 386
kemosüntees — 123
kemotropism — 363
kiirgava energia koefitsient — 121
kilevesi — 59
kimäärid — 388
klinostaat — 352
klorofüll — 110
kloroos — 115
kloroplastid — 109
kloroplastide pindala — 131
Knopi lahus — 183
koagulatsioon — 20
koatservatsioon — 22
kobekude — 131
kohesioonijõud — 90,92
kohesiooniteooria — 93
koleoptiil — 319
kolloidi elektrilaeng — 19
kolloidne olek — 17
koobaltimeetod — 66
kompentsioonipunkt — 136
kopulatsioon — 386
korrelatsioon — 377
kriitiline periood — 335,444
ksantofüll — 113
ksantoproteiini reaktsioon — 225
kserofüüdid — 437
kseromorfism — 441
kuivaine juurdekasv — 151
kuivtuulte mõju — 267
kunstlik niisutamine — 445
kunstlik paljundamine — 379
kunstlik valmimise kiirendamine — 266
kunstliku valguse kasutamine — 137
kunstlikud kultuurid — 98
kunstväetised — 194
kutikulaarne transpiratsioon — 72
kuumusekindlus — 433
kvandid — 119
kõvad seemned — 348
käärimine ja hingamine — 298
käärimise koferment — 293
käärimise vaheproduktid — 289
käärimisfermendid — 292
külmakindlus — 424
külmakindluse määramisviisid — 428
külmasurm — 423

laskuv vool — 83
lehemosaiik — 357
lehepoolte-meetod — 107
lehtede imemisjõud — 89

lehtede varisemine — 341
leptohormoonid — 324
letsitiin — 223
leukofüll — 114
lihtvalgud — 229
liigvee mõju — 448
linoleenhape — 222
linoolhape — 222
lipaasid — 234
lipoidid — 16
lipoid-teooria — 39,40
läbivettimine — 430
lämmastikku koguvad bakterid — 166
lämmastikuhulga määramine — 156
lämmastiku seostamine — 165
lühipäeva-taimed — 409
lükopiin — 114
lüteiin — 114

mahlajooks — 53
mahlarikaste viljade valmimine — 265
maltoos — 217
minimumiseadus — 195
mikroelemendid — 174
Milloni reaktsioon — 225
mimoos — 369
mitsellid — 18
monokarpsed taimed — 392
monosahhariidid — 215
mosaiikteooria — 41
mulla lämmastikuühendid — 156
mulla neelamisvõime — 185
mulla pH — 204
Münchi teooria — 258
mürkained — 338

nastid — 350,366
Neubaueri meetod — 194
nitraatbakterid — 123
nitraatide assimilatsioon — 161
nitraatide taandamine — 161
nitragiin — 169
nitriitbakterid — 123
Nitrobacter vt. nitraatbakterid
Nitrosomonas vt. nitriitbakterid
norra salpeeter — 172
nukleoproteiidid — 252
nutthallituspärm — 288
närbumine — 436
närtsimine — 81
närtsimiskoefitsient — 60
närvutamismeetod — 445
nüktinastilised liigutused — 366

oblikhape — 224
oksügenaasid — 302
Ordojani neelaja — 105
orgaanilised happed — 224
orgaaniliste lämmastikuühendite omastamine — 158
osmoos — 28
osmootne rõhk — 28
osmootne väärtus — 33, 37, 58

palmitiinhape — 222
papaïnaasid — 163, 236
papaiotiin — 235
paralüsaatorid — 242
partenokarpsus — 374
Pasteur-Meyerhofi reaktsioon — 300
pektiinainete käärimine — 296
pepsiin — 235
pepsinaasid — 236
peptoonid — 235
permeaablus — 39
peroksüdaasid — 302
Pettenkofferi riist — 274
pH — 203
piimhappeline käärimine — 293
piiravate tegurite seadus — 144
pikapäeva-taimed — 409
pikkimine — 377
pistik — 379
plasma läbilaskmatus — 31
plasmodesmid — 260
plasmolüüs — 31, 32
polaarsus — 382
polükarpsed taimed — 394
polüpeptiidid — 228
polüsahhariidid — 217
pookoks — 386
poolläbilaskev kile — 38

poromeeter — 78
potomeetrid — 61, 68
presentatsiooniaeg — 353
Prjanišnikovi lahus 183
proteaasid — 234
proteinaasid — 235
proteiidid — 252
proteolüütilised fermendid — 235
protoplasma ehitus — 24
protoplasma hüdratuur — 333
protoplasma keemiline koostis — 211
protoplasma liikumine — 262
protoplast — 16
puhkeaja katkestamine — 343
puhkejärgud — 345
puhkeperiood — 340
puhvervõime — 206
puidu valmimine — 342
pundumine — 23
purpurbakterid — 124
puskariõlid — 287
põllulappide-meetod — 193
põuakindlus — 443
põud, muldkonna — 435
põud, õhkkonna — 435
päriliku loomuse muutumine — 420
pärmseened — 286

raku kest — 15, 24
raku mahl — 16
raku sisaldis — 15
rasvad — 222
rasvade muundamine — 247
rauabakterid — 124
reaktsiooniaeg — 353
relatiivne transpiratsioon — 69
respirometeer — 275
restitutsioon — 381
risokaliin — 383
roosuhkur — 216
rõngastamine — 83, 398

saagi järelvalmimine — 347
sahharofiilsed taimed — 103
sahharoos — 216
sammaskude — 131
seebistumine — 222
seemnete „näpistus" — 268
seemnete valkudesisaldus — 214
seemnete valmimine — 263
seismonastilisid liigutused — 369
sideratsioon — 171
sigitamine — 373
siinuse-seadus — 353
silmastamine — 387
sol — 18
solvatatsioon — 18
soojavee-vannid — 344
soolitaluvad kultuurtaimed — 454
sootaimed — 449
steariinhape — 222
Stefani seadus — 70
steriilsete kultuuride meetod — 158
stimulaatorid — 339
stimuleerimine — 339
stomataarne transpiratsioon — 73
stratifitseerimine — 347
strooma — 109
sukulendid — 439
surnud veetagavara — 60
suspensioonid — 17
suviviljad — 405
suur kasvuperiood — 316
sümaas — 289
sümbioos — 169
süsiniku hankimine — 100
süsiniku sarnastamine — 101
süsivesikud — 214

Zalenski seadus — 441

želatiniseerumine — 22

taimeehituse üldplaan — 15
taime optimaalne pH — 205
taimeproduktsioon — 148
taimerasvad — 234
taimede arenemisjärgud — 400
taimede eluiga — 391
taimede varuained — 212
taliviljad — 404
talvised põuaajad — 431
tarre — 23

tarretumine — 22
tasakaalustatud lahus — 338
temperatuuri kardinaalpunktid — 326
termonastia — 366
termotropism — 365
toitelahused — 183
toitelahuste õhustamine — 184
transpiratsioon — 64
transpiratsiooni intensiivsus — 69
transpiratsioonikaalud — 67
transpiratsioonikoefitsient — 69
transpiratsiooni produktiivsus — 69
transpiratsiooniprotsess — 71
transpirograafid — 69
traumatotropism — 365
tropismid — 350
tselluloos 24, 221
tselluloosi käärimine 295
tsüsteiin — 306
tsüstiin — 307
tsütaas — 233
tšiili salpeeter — 172
tuhaelemendid — 174
tuhaelementide kadu — 202
tuha hulk — 173
tuha koostis — 199
tuhkained taimes — 173
turgor — 31
turgori rõhk — 37
tõusev vool — 83
tärklis — 102, 218
tärklise hüdrolüüs — 220, 231
tärklisseemned — 213
tärklistera koostis — 220

uinuvad pungad — 376
ultrafilterteooria — 40

vahataolised ained — 224
vahepealsed jõuallikad — 95
vajalised tuhaelemendid — 177
valgumolekuli ehitus — 229
valguse koostise mõju — 138
valguse mõju arenemisele — 396
valguse mõju kasvule — 331
valgusenõudlikkus 135
valgusetaimed — 134
valguühendite lagundamine — 163
valkained — 225
valkainete klassifikatsioon — 229
valkainete süntees — 161
valkude elementaaranalüüs — 16
valkude lagundumise tähtsus — 248
van't Hoffi reegel — 280
varavalmivus — 417
varjutaimed — 135
viljade lamamine — 450
viljade varisemine — 374
viljakandvusevöö — 398
veebilanss — 49
veemajandus — 48
veevool taimes — 85
veevoolu kiirus — 94
vegetatsiooniline meetod — 190
venituvusstaadium — 312
vesikultuurid — 99
võihappeline käärimine — 294
võrsik — 379
väärisoks — 386
vääristamine — 386
väävelbakterid — 124
väävli ringkäik — 178

õhulõheaparaat — 75
õhulõhed 73, 129
õhulõhede liigutused — 76
õietolmu idanemine — 371
õitsemishormoonid — 413
õliseemned — 213

ärritushulga-seadus 353, 362
äädikhappeline käärimine — 296

üldanalüüs — 97
üleskergitamine — 430
ümberistutamine — 378
ümberkasvatamine — 420

SISUKORD.

Lk.

Kuuenda trüki eessõna 3
Sissejuhatus 7

I osa. **Taimerakk kui kolloidne osmootne süsteem.**

§ 1. Taimeraku ehituse põhijooned. Protoplasma eluavalduste kandjana. Valkained ja lipoidid kui tema põhielemendid 15
§ 2. Kolloidse oleku üldmõiste ja tema tähtsus eluavalduste suhtes. Kolloidide põhiomadused 17
§ 3. Valkude ja teiste hüdrofiilsete kolloidide iseärasused. Gel'id ja tarded. Rakukesta ja protoplasma ehitus 21
§ 4. Rakk kui osmootne süsteem. Raku kesta ja protoplasma osmootsed omadused. Üldised osmoosiseadused 26
§ 5. Plasma läbilaskmatus ja plasmolüüsi-nähtus. Rakumahla osmootne väärtus ja selle määramise meetodid 31
§ 6. Seadused, mis valitsevad vee tungimisel rakku. Raku imemisjõud ja selle määramise meetodid 35
§ 7. Plasmakile läbilaskvus mitmesuguste ainete suhtes ja tema koostise ning ehituse küsimus 38
§ 8. Ainete kogumine rakkudesse. Ümbertöötamise tähtsus kogumisel. Lahustuvate ainete kogumise tingimused rakkudesse nende keemilise loomuse muutumiseta. Donnan'i membraantasakaal. Hingamise tähtsus kogumisel 42

II osa. **Taimede veemajandus.**

§ 9. Üldised mõisted taimede veemajandusest. Taimede poolt tarvitatava vee hulk 48
§ 10. Juurkonna imev ja suruv toime. Juurerõhk, gutatsioon ja mahlajooks 52
§ 11. Taimede veehankimine mullast. Mulla vetthoidvad jõud. Taimele kättesaadav ja kättesaamatu vesi 57
§ 12. Välistingimuste mõju juurkonna imevale toimele. Juure veeimemise uurimise meetodid. Veeimemine taime maapealsete osade poolt 61
§ 13. Transpiratsioon ehk vee aurumine taimedel. Selle tähtsus taime elus. Transpiratsiooni uurimise meetodid 64
§ 14. Transpiratsiooniprotsessi füüsikalised eeldused. Transpiratsiooni sõltuvus välistingimustest ja tema ööpäevane käik 70
§ 15. Lehe kui transpiratsiooniorgani ehitus. Stomataarne ja kutikulaarne transpiratsioon 72

Lk.

§ 16. Taime õhulõheaparaat, ta liigutused ja nende uurimise meetodid. Mitte õhulõhede kaudu toimuv transpiratsiooni reguleerimine . . . 75
§ 17. Taime veebilanss. Närtsimine ja selle tähtsus taimele 80
§ 18. Üldmõiste tõusvast ja laskuvast voolust taimes 82
§ 19. Veevoolu üldine iseloom taimes. Vee osmootne liikumine ühest rakust teise 85
§ 20. Vee liikumine soontes. Veevoolu liikumapanevad jõud. Transpiratsiooni imev toime 87
§ 21. Vee tõusmine puutüve mööda. Vee pinevus soontes. Kohesiooniteooria 89
§ 22. Veevoolu kiirus taimedes ja puidu takistus vee tõusmisel. Küsimus vahepealsete jõuallikate osavõtust vee tõusmisel 94

III osa. **Süsiniku sarnastamine taimede poolt.**

§ 23. Taimede süsinikuallikad. Kunstlikkude kultuuride meetod 97
§ 24. Üldmõisted fotosünteesist. Süsiniku sarnastamise saadused. Seos vee-elementide omastamisega 100
§ 25. Fotosünteesi avastamise ja tundmaõppimise meetodid 104
§ 26. Rohelised plastiidid kui spetsiaalsed fotosünteesi organid. Klorofüll, tema keemiline koostis, ehitus ja omadused. Klorofülli saatvad pigmendid 108
§ 27. Klorofülli tekkimise tingimused. Etioleerumine ja kloroos 114
§ 28. Valguse-energia tähtsus süsiniku assimilatsiooniprotsessile. Klorofülli kaastegevus valguse neeldumisel. Klorofülli optilised omadused 117
§ 29. Taimede poolt saadava ja kogutava energia hulgalised suhted. Süsihappegaasi lagundamine hapendumise-energia arvel — kemosüntees 120
§ 30. Keemiliste protsesside käik fotosünteesil. Baeyer'i, Willstätter'i ja Warburg'i teooriad 125
§ 31. Lehe kui fotosünteetilise elundi ehitus. Süsihappegaasi lehesisemusse pääsemise teed 129
§ 32. Fotosünteesi sõltuvus valgusehulgast. Valguse- ja varjutaimed. Taimekultuurid kunstlikus valguses 132
§ 33. Fotosünteesi sõltuvus süsihappegaasi hulgust. CO_2 ringkäik looduses 139
§ 34. Fotosünteesi sõltuvus temperatuurist. Mitme faktori koostegevus ja piiravate faktorite seadus. Fotosünteesi päevane käik 141
35. Fotosünteesi intensiivsus ja viljasaagiand. Fotosünteesi ja hingamise vahekorra tähtus 147
§ 36. Taime orgaanilise aine kogumise üldkäik vegetatsiooniaja vältel. 151

IV osa. **Lämmastiku ja mineraalainete omastamine.**

§ 37. Lämmastiku tootmine mullastikus leiduvatest ühenditest. Lämmastikhappe- ja ammoniaagisoolad lämmastiku allikatena 155
§ 38. Lämmastiku assimilatsiooni produktid ja selle protsessi side fotosünteesiga. Valkainete primaarne süntees taimedes 160
§ 39. Mullabaktérite molekulaarse õhulämmastiku sarnastamine 164

Lk.
§ 40. Molekulaarse lämmastiku omastamine liblikõieliste taimede poolt . . 166
§ 41. Lämmastiku ringkäik looduses ja kunstlikud lämmastikväetised . . . 170
§ 42. Mineraalsed ehk tuhkained taimes, nende koostis ja päritolu. Paratamatult vajalised ja lisanduslikud tuhaelemendid. Tuhaelementide tähtsus 173
§ 43. Väävel ja fosfor, nende muundumised taimedes ning ringkäik looduses 177
§ 44. Katioonide üldine tähtsus ja nende spetsiifiline tegevus igaühel eraldi 179
§ 45. Mineraalainete tulek taime juurtesse. Kunstlikkude kultuuride toitelahuste koostis 182
§ 46. Taimede mineraalne toitumine looduslikes muldades 185
§ 47. Mulla toitlusväärtuse määramisviisid. Vegetatsiooni- ja põllumeetodid 189
§ 48. Saagihulga sõltuvus toiteainete hulgast. Miinimumiseadus ja kasvutegurite toime seadus. Nende kriitika 194
§ 49. Mineraalainete tarvitamine mitmesuguste taimede poolt. Mineraalainete kogumise käik taimeelu mitmesugustel perioodidel. Taimede suhtumine muldkonna kaltsiumisoolade-sisaldavusele 199
§ 50. Mulla vesiniku-ioonide kontsentratsiooni mõju taimedesse 203
§ 51. Väetiste kasutamise füsioloogilised alused 207

V osa. **Orgaanilise aine muundumised ja liikumine taimedes.**

§ 52. Protoplasma ja teiste rakuosiste keemiline koostis. Varuained ja konstitutsioonilised ained. Nende ainete põhirühmad 211
§ 53. Tähtsamad süsivesikuterühma esindajad seemnetes ja taime teistes osades 214
§ 54. Tagavara-rasvad. Lipoidid ja fosfatiidid. Orgaanilised happed . . . 222
§ 55. Tagavara-valgud ja nende hüdrolüütilise lagundamise saadused . . 225
§ 56. Tagavara-süsivesikute ja -rasvade hüdrolüütiline lagundamine seemnete idanemisel. Seda lagundamist teostavad fermendid 230
§ 57. Tagavara-valkude hüdrolüüs seemnete idanemisel. Proteolüütilised fermendid 234
§ 58. Fermentide üldised omadused, nende eraldamise ja puhastamise meetodid 236
§ 59. Keskkonna tingimuste mõju fermentide tegevusele. Fermentide tegevuse suunatavus ja spetsiifilisus. Fermentide klassifikatsioon 241
§ 60. Sünteetilised protsessid idanemisel. Süsivesikute ja rasvade muundumine idanevates seemnetes 245
61. Valkude muundumine idanemisel. Lagundamis- ja sünteesiprotsessid, ammoniaagi ja asparagiini tähtsus. Tagavara-ainete muundumise üldpilt seemnete idanemisel 248
§ 62. Orgaaniliste ainete liikumine taimedes ja nende kogumine tagavaraks 255
§ 63. Orgaaniliste ainete liikumismehhanism taimes. Münch'i teooria . . . 256
§ 64. Viljade ja seemnete valmimine ja sellega kaasaskäivad biokeemilised protsessid. Kunstlik valmimise kiirendamine 263
§ 65. Välistingimuste mõju valmimiskäigule. Teriste „näpistus" ja selle põhjused. Viljade ja seemnete keemilise koostise sõltuvus geograafilistest faktoritest 267

VI osa. **Taimede hingamine.**

Lk.

§ 66. Hingamise tähtsus taimede elus ja selle protsessi olemus 271
§ 67. Hingamise uurimise meetodid. Mitmesuguste taimede ja nende mitmesuguste osade hingamise intensiivsus 273
§ 68. Hingamisel kulutatavad ained. Hingamise koefitsient 277
§ 69. Hingamise intensiivsuse sõltuvus väliskeskkonna tingimustest 279
§ 70. Anaeroobne hingamine ja alkoholiline käärimine 284
§ 71. Alkoholilise käärimise fermendid ja käärimise kemism. 288
§ 72. Happelised käärimised; piimhappeline, võihappeline ja äädikhappeline käärimine ja nende kemism. 293
§ 73. Geneetiline seos käärimise ja hingamise vahel. Palladin'i ja Warburg'i hingamisteooriad 298
§ 74. Hingamise energeetika. Hapendamis-taandamispotentsiaali mõiste . . 304

VII osa. **Taimede kasvamine ja liikumine.**

§ 75. Üldmõisted taimede kasvamisest. Seemnete idanemise käik 308
§ 76. Üksikute rakkude kasvamine ja seda moodustavad protsessid. Kasvamise kolm järku (perioodi): embrüonaalne, venituvuse ja seesmise diferentseerumise järgud 311
§ 77. Kasvu mõõtmise viisid. Kasvamise üldised seadused ja katsed neid matemaatiliselt väljendada 314
§ 78. Kasvuhormoon — auksiin, tema toime ja keemiline koostis 319
§ 79. Temperatuuri mõju kasvamisele. Kardinaalsed punktid. Termofiilsed organismid 325
§ 80. Valguse mõju kasvamisele. Kasvamise ööpäevane perioodsus. Valguse formatiivne mõju 328
§ 81. Taime veega küllastumise astme mõju kasvamisele 332
§ 82. Keemiliste ärrituste mõju taimede kasvamisele. Ioonide antagonism ja tasakaalustatud lahused. Kasvamise keemiline stimulatsioon 336
§ 83. Taimede puhkeperiood. Puude sügisene võsude valmimine. Lehtede varisemine 340
§ 84. Puhkeperioodi kunstlik katkestamine — taimede ajatamine. Selle võtte tähtsus põllumajanduse ja lillekasvatamise praktikas 342
§ 85. Seemnete idanemise tingimused 346
§ 86. Raskustungi mõju kasvavate organite suunale. Geotropism 349
§ 87. Valguse mõju kasvavate organite suunale. Fototropism. 356
§ 88. Kemo-, hüdro- ja termotropism 363
§ 89. Nüktinastilised ja seismonastilised liigutused 366
§ 90. Tolmlemise ja sigitamise füsioloogilised protsessid. Õietolmu idanemine ja tolmutoru kasvamine. Äraõitsemise nähtused. Noorvilja varisemine ja selle põhjused 371
§ 91. Taim kui tervik-organism. Korrelatsiooni nähtused 375
§ 92. Kunstlik taimede paljundamine pistikutega ja võsunditega. Restitutsioon ja polaarsus. Juuretekkimist soodustav hormoon — risokaliin . . 379
§ 93. Vääristamine ja kimäärid. Väärisoksa ja aluse vastastikune mõju . . 386

VIII osa. **Taimede arenemisfüsioloogia.**

Lk.

§ 94. Kõrgemate taimede normaalse arenemise tsükkel. Mono- ja polükarpsed taimed. Kasvamise ja arenemise vastastikused suhted 391

§ 95. Taimede paljunemisele ülemineku tingimused. Klebs'i õpetus taimede keemilise koostise muutumise tähtsusest 395

§ 96. Lõssenko õpetus taimede stadiaalsest arenemisest. Jarovisatsiooni- ja valgusejärkude üldmõisted 399

§ 97. Taimede jarovisatsioonijärgu läbimise tingimused ning selles järgus toimuvad muutused. Jarovisatsiooni -agrovõte, selle teoreetiline põhjendus ja praktiline tähtsus 403

§ 98. Taime arenemise valgusejärgu läbimise tingimused. Ööpäeva valgustatud ja pimeda perioodi pikkuse mõju — fotoperioodsus 407

§ 99. Stadiaalse arenemise teooria rakendamisest varavalmivate sortide aretamisel ning võitluses kartulite kidumisega lõunas. Lõssenko katsed taimede loomuse ümbermuutmiseks 417

IX osa. **Taimede kindlus ebasoodsate välismõjude vastu.**

§ 100. Madalate temperatuuride mõju taimedele. Taimekudede külmumine ja seejuures toimuvad protsessid 422

§ 101. Taimede erineva külmakindluse põhjused. Madalamate temperatuuride vastu karastumine. Külmakindluse määramise meetodid 424

§ 102. Teised talvitumisel esinevad ebasoodsad mõjutused: haudumine, läbivettimine, üleskergitamine, ärakuivamine. Talvekindluse aretamise füsioloogilised alused 429

§ 103. Kõrgete temperatuuride mõju taimedele. Kuumusekindlus ja selle füüsiko-keemilised alused 432

§ 104. Veepuuduse mõjust taimele. Mullastiku ja õhkkonna põud 435

§ 105. Põuastes asukohtades kasvavate taimede veemajanduse iseärasused. Kserofüüdid, mesofüüdid ja hügrofüüdid 437

§ 106. Välistingimuste mõju transpiratsiooniorganite ehitusele. Kseromorfism ja taimede põuakindlus 441

§ 107. Kunstliku niisutamise füsioloogilised alused 445

§ 108. Taimede kannatamine liigvee mõjul. Sootaimede üleujutamistele vastupidavuse põhjused. Taimede lamamine, selle nähtuse põhjused ning võitlusabinõud lamamise vastu 448

§ 109. Taimede kannatamine soolade ülirohkuse mõjul. Halofüütide füsioloogilised erinevused. Kultuurtaimede soolakindlus 451

Register 456

TÜ RAAMATUKOGU
1030001602905 2

V-32037

Rbl. 30.—

Rbl. 30.—

TAIMEFÜSIOLOOGIA LÜHIKURSUS – II VIHK

V-32037

N·A·MAKSIMOV

TAIMEFÜSIOLOOGIA LÜHIKURSUS

II VIHK

RK „TEADUSLIK KIRJANDUS"