T A R T U R I I K L I K Ü L I K O O L

ТАРТУСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

H. K A L L A K

Х. КАЛЛАК

T A I M E D E R E G E N E R A T S I O O N I - V Õ I M E J A S E L L E S Õ L T U V U S V A N U S E S T

РЕГЕНЕРАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ВОЗРАСТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ

V ä i t e k i r i

bioloogiakandidaadi teadusliku kraadi
taotlemiseks

T a r t u - 1964

EESSÕNA

Käesolev töö valmis TRÜ geneetika ja darvinismi kateedris, aastail 1958 - 1964. Väitekirja teema anti dissertandile bioloogiakandidaat dotsent O.F. Mihhailovi poolt, kelle juhendamisel esialgu (aspirantuuris) töö toimus. Põhiliselt valmis aga väitekiri pärast aspirantuuri, iseseisva töö tulemusena. Töö käigus osutus vajalikuks muuta nii esialgset dissertatsiooni pealkirja, katsete metoodikat kui ka probleemi üldist käsitlust.

Töö valmimise eest võlgnen paljudele tänu kasulike näpunäidete ja väärtuslike nõuannete eest. Tahaks esile tõsta NSVL TA Peabotaanikaaia teaduslikku töötajat bioloogiadoktor N.I. Dubrovitskajat ja V.L. Komarovi nim. Botaanika Instituudi tsütoloogia sektori töötajaid, kelle nõuanded etendasid olulist osa katsete rajamisel ja katsematerjali analüüsimisel. Samuti tahaksin tänada kogu geneetika ja darvinismi kateedri kollektiivi igakülgse abi eest töö valmimisel.

SISUKORD

		Lk.
I	SISSEJUHATUS	4
II	ÜLEVAADE TAIMEDE REGENERATSIOONIVÕIME JA SELLE VANUSELISE SÕLTUVUSE KOHTA ILMUNUD KIRJANDUSEST	8
	1. Regeneratsiooni mõistest	8
	2. Taimede regeneratsioonivõimest	11
	3. Regeneratsioonivõime sõltuvus mitmesugustest tingimustest	16
	4. Regeneratsioonivõime sõltuvus vanusest	17
	5. Ülevaade katseobjektide regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kohta ilmunud kirjandusest	27
III	MATERJAL JA METOODIKA	37
IV	EKSPERIMENTAALNE OSA	51
	A. Makroskoopiliste vaatluste andmed	51
	1. Katsed koralltomatiga	51
	2. Katsed vääristubakaga	68
	3. Katsed võililliega	76
	4. Katsed linaga	83
	5. Kokkuvõte	88
	B. Mikroskoopilise analüüsi tulemused	94
	1. Histoloogiline analüüs	94
	2. Histokeemilised muutused regeneratsioonis	125
	3. Kokkuvõte	153

Lk.

V ARUTLUS 159

A. Regeneratsiooni olemusest ja põhjustest . 159

B. Regeneraatide lähtekoed. Kalluse osa regeneratsioonis 177

C. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse olemusest 188

1. Vanuse mõistest ja olemusest 188
2. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse avaldumisest 191
3. Regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus ja histoloogilised muutused ontogeneesis 200
4. Regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus ja füsioloogilis-biokeemilised muutused ontogeneesis 206

VI JÄRELDUSED 218

VII KIRJANDUS 228

LISA: Tabelid 1 - 12.

SISSEJUHATUS

Regeneratsiooni all mõeldakse organismide võimet taastada või asendada kaotatud osi ja sel teel uuesti luua tervik. Madalama organisatsioonitasemega taimede hulgas on regeneratsiooninähtused märksa laiemalt levinud kui loomariigis. Teiselt poolt võimaldab taimne materjal kergemini eksperimenteerida ja katsetulemusi analüüsida.

Regeneratsiooniprotsesside sügavama olemuse tundmisel on nii teoreetiline kui praktiline tähtsus. Regeneratsioon kujutab endast üht külge elusa vormi tekkeprotsessis, üht nähtust üldises morfogeneesis. Eksperimentaalselt esile kutsutud regeneratsioon aitab mõista normaalse vormitekke olemust. Nii regeneraatide lähtekudede kindlakstegemine kui ka rakkude de- ja rediferentseerumist esilekutsuvate ja regeneratsiooni käiku reguleerivate tegurite selgitamine kujutavad endist probleeme, millised lähendavad meid normaalse morfogeneesi üldistele seaduspärasustele. Vormikujunemise protsess elusas looduses koos kõigi oma seaduspärasustega ootab lahendamist, seisab ühe põhilise probleemina kaasaegse bioloogia uurimisprogrammis. Ilma vormi-

tekke sisemiste seoste ja põhjuste tundmiseta ei ole mõeldav põhjaliku murrangu saavutamine elusa looduse alistamise ja ümberkujundamise suureulatuslikus töös.

Selle ulatusliku ja praktikaga mõnevõrra kaudselt seotud probleemi kõrval on regeneratsiooninähtuste uurimine seotud ka ühe kitsama, kuid prkatikale lähedasema probleemiga - taimede vegetatiivse paljundamise küsimusega. Regeneratsiooniprotsessid kujutavad endast vegetatiivse paljundamise olemust. Regeneratsiooniprotsesside tundmisest ja suunamise võimalikkusest sõltub vegetatiivse paljundamise efektiivsus. Vegetatiivsel teel, pistikute, võrsikute ja pookimise abil paljundatakse aga paljusid majanduslikult tähtsaid taimi (viljapuud, marjapõõsad, dekoratiivtaimed jne.).

Regeneratsiooni olemuse mõistmine eeldab kõigi nende tegurite tundmist, mis regeneratsiooni käiku mingil viisil määravad või mõjustavad. Ka regeneratsiooniprotsesside suunamine tähendab eelkõige regeneratsiooni vallandumist ja kulgemist reguleerivate tegurite tundmist. On kindlaks tehtud, et taimede regeneratsiooniprotsessid sõltuvad väga paljudest välimistest ja sisemistest teguritest, nagu emataime kasvutingimused, pistikute kultiveerimistingimused, emataime pärilik konstitutsioon, tema füsioloogiline seisund ja vanus vigastamise momendil, samuti pistikuteks kasu-

tatud osade toitumisseisund, morfofüsioloogilised iseärasused ja vanus.

Käesoleva töö põhiliseks ülesandeks on regeneratsiooniprotsesside vanuselise sõltuvuse küsimuste selgitamine. Regeneratsioonivõime sõltumist taimede east ja pistikuteks kasutatud taimeosade endi vanusest käsitlevad nii mitmedki autorid. Siiani teostatud uurimused kannavad aga suuremas osas empiirilist iseloomu ja vähe leidub töid, mis püüavad selgitada regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse aluseks olevate sügavamate, sisemiste struktuuride ja protsesside iseärasusi. Seetõttu osutus vajalikuks veelkord uurida regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse küsimust, omistades peamise tähelepanu taimekudede sisemuses toimuvatele struktuursetele ja biokeemilis-füsioloogilistele muutustele.

Siiani on regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust uuritud peamiselt erinevate taimede üksikutel organitel, kusjuures tulemused on sageli vasturääkivaiks osutunud. Antud töös otsustati vaatluse alla võtta vastavad katsetaimed tervikuna, s.t. kõigi oma organitega. Seetõttu ei ole kasutatud objektide hulk suur, piirdudes koralltomati, väänistubaka, võililie ja linaga.

Käsitledes regeneratsiooni küsimusi ühe osana üldisest morfogeneesi teooriast, ei saa mööda minna mõningatest probleemidest, mis seda seost tõendada

aitavad. Seetõttu osutatakse töös küllaltki suurt tähelepanu regeneraatide lähtekudede küsimusele, samuti regeneratsiooni olemuse ja põhjuste probleemile.

ÜLEVAADE TAIMEDE REGENERATSIOONIVÕIME JA SELLE VANUSELISE SÕLTUVUSE KOHTA ILMUNUD KIRJANDUSEST

1. Regeneratsiooni mõistest

Mõiste "regeneratsioon" leiab bioloogiaalases kirjanduses sagedast kasutamist. Kuni käesoleva ajani puudub aga ühtsemeelne seisukoht selle mõiste käsitamisel. Enamik taimedega tegelevaid autoreid käsitab regeneratsiooni laias tähenduses - kui elusorganismi võimet või tendentsi taastada kaotatud, vigastatud või füsioloogiliselt isoleeritud osi ja tekitada uuesti tervik (Bünning, 1955; McCallum, 1905; Goebel, 1902; Hagemann, 1931; Küster, 1903; Sinnott, 1960; Stange, 1957; Кренке, 1950). Selles mõttes haarab regeneratsioon kõiki protsesse haava paranemisest kuni adventiivsete struktuuride tekkeni, kaasa arvatud ka organite asendumine olemasolevate algmete ja uinuvate pungade arvel. Terve rida autoreid nõuab regeneratsiooni kasutamist kitsamas mõttes - kui organite ja organi osade vahetut taastumist haavapinnalt või selle lähedusest (Němec, 1905; Pfeffer, 1905; Wilcox, 1955; Правдин, 1938; Токин, 1959). Esimese seisukoha pooldajad tahavad rõhutada regeneratsiooni seost teiste eluprotsessidega, teised - näidata regeneratsiooniprotsesside patoloogilist, normaalsetest eluprotsessidest erinevat iseloomu. Nii loeme McCallumi

(1905) tööst: ei saa tõmmata teravat piiri regeneratsiooni ja normaalse vegetatiivse kasvu vahele, need on üleminekutega seotud. Neil nähtustel on tõenäoliselt sama tulemus ja sama põhjus. Regeneratsiooni mõiste piiratud tähenduse pooldajad lähtuvad sageli loomariigist, kus regeneratsiooni all mõistetakse vigastatud kudede ja organite taastumist haavapinnalt, ja nõuavad selle mõiste samasugust tarvitamist ka taimeriigis. Need autorid väidavad, et mõistega "regeneratsioon" ühendatakse liiga erinevaid nähtusi (Токин, 1959). Loomade üsna piiratud ja samalaadse taastumisvõime seisukohalt kannavad taimeriigis toimuvad taastumisprotsessid kahtlemata erinevat, kohati isegi vastandlikku iseloomu. On siin aga seejuures tegemist põhimõtteliselt, olemuselt erinevate nähtustega, sellele küsimusele ei suuda piisavat lahendust anda veel kummagi suuna esindajad. Mõiste "regeneratsioon" ebamäärasusest püütakse üle saada selle jaotamisega mitmesugusteks alamõisteteks ja uute mõistete sissetoomisega. Nii eraldatakse otse haavapinnalt toimuvat kudede ja organite taastumist haavapinnast mitmesugusel kaugusel aset leidvatest asendumisprotsessidest (adventiiv- või preventiivpungade abil). Nimetusi antakse neile alajaotustele aga erinevaid, sageli desorienteerivalt vastupidiseid. Osa autoreid nimetab haavapinnalt toimuvat taastumisprotsessi restitutsiooniks (Küster, 1903; Magnus, 1906; Кренке, 1950), mõistes selle all üht regeneratsiooni viisi. Teine osa autoreid kasutab sama taastumisprotsessi tähistamiseks regeneratsiooni

(Правдин, 1938; Токин, 1959) või reparatsiooni mõistet (Bünning, 1955b). Restitutsiooni mõistet kasutab E. Bünning (1955) taastumisnähtuse kui terviku iseloomustamiseks, jaotades selle eespool nimetatud põhimõtte alusel reparatsiooniks ja regeneratsiooniks. Erinevaid nimetusi antakse taastumis- ja asendumisprotsessidele, mis ei ole seotud vahetult haavapinnaga. N. P. Krenke (Кренке, 1950) nimetab sellist nähtust reproduktsiooniks, E. Küster (1903) - reparatsiooniks, L. F. Pravdin (Правдин, 1938) - uudikmoodustiste tekkeks, B. P. Tokin (Токин, 1959) - somaatiliseks embrüogeneesiks.

Regeneratsiooni, reparatsiooni, reproduktsiooni jt. mõistete erinev kasutamine erinevate autorite poolt raskendab tunduvalt ühtsete seisukohtade väljatöötamist regeneratsiooninähtuse olemuse suhtes. Küsimuse teeb keerulisemaks asjaolu, et regeneratsiooninähtuste liigitamisel kasutatakse mitmesuguseid põhimõtteid, piirdutakse aga eespool nimetatud mõistetega. Näiteks eristatakse regeneratsiooninähtusi selle alusel, kas vastav organ talle homoloogse organi tekitab (juur juurest, leht lehest jne.) või mõne teisenimelise organi moodustab (leht juurest jne.). Regeneratsiooninähtusi võib ka selle alusel jaotada, kas toimub vigastatud organi taastumine või kogu kaotatud organi asendumine uuega. Kõige selle tulemusena kujunebki raskestimõistetav ja vasturäkiv terminoloogia, kus samade mõistetega erinevaid nähtusi tähistatakse ja vastupidi.

Võib arvata, et regeneratsiooninähtuste iseloomustamisel ei ole peamine see, kus toimub regeneraatide teke (kas haavapinnal või sellest kaugemal), vaid see, kuidas ja mille arvel toimub regeneraatide teke. Viimane asjaolu on aluseks võetud näit. E. Sinnott'i (1960) töös, kus autor eraldab kõrgematel taimedel kolm regeneratiivse aktiivsuse tüüpi: 1) rekonstitutsioon ehk tõeline regeneratsioon - embrüonaalse koe reorganisatsiooni arvel, 2) restauratsioon - kaotatud osade taastumine olemasolevate algmete ja uinuvate pungade või teistes kudedes tekkiva meristeemi arvel, 3) reproduktiivne regeneratsioon ehk vegetatiivne paljunemine.

Antud töös käsitletakse regeneratsiooni selle sõna laiemas mõttes. Autori arvates väldib see asjatut terminoloogilist segadust, mis regeneratsiooni olemuse mõistmisele kasuks ei tule.

2. Taimede regeneratsioonivõimest

Sellest ajast peale, kui teadus tegeleb taimede regeneratsiooni probleemidega, on esikohal püsinud regeneratsioonivõime küsimus. Eri taimeliigid ja sama taime eri organid erinevad oma võimelt taastada kaotatud või vigastatud osi. Regeneratsioonivõime varieeruvus on fakt, mille kinnitamiseks võib hulgaliselt näiteid tuua. Küsimus on selles, millega niisuguseid erinevusi seletada: kas peituvad regeneratsioonivõime ole-

masolu või puudumise eest vastutavad tegurid taimede sügavamas loomuses või tuleb neid regeneratsioonivõime realiseerumist reguleerivate tingimuste seast otsida. Sellele küsimusele on mitmeti vastata püütud, alates arutlustega regeneratsioonivõime fülogeneetilisest sõltuvusest ja lõpetades rakkude totipotentsuse uurimisega. A. Weismann iseloomustas omal ajal regeneratsiooni kui kohastumisnähtust. Seda seisukohta jagab tänapäevalgi terve rida autoreid (Needham, 1961; Дубровицкая, 1961; Полежаев, 1950; Токин, 1959). Nii kirjutab N. J. Dubrovitskaja: regeneratsioonivõimet tuleb lugeda omaduseks, milline muutub evolutsiooniprotsessis, omaduseks, millist võib suunavalt muuta, muutes keskkonna tingimusi.

Leidub autoreid, kes esinevad vastupidise seisukohaga. Juba T. Morgan (1901) tuli oma võrdlevate uurimuste alusel järeldusele Weismanni seisukohtade alusetusest ja väitis, et regeneratsioonivõime ei ole looduslikku valiku läbi omandatud tunnus. Kaaluva asjaoluna toob ta esile fakti, et looduslikes tingimustes enamik organisme oma regeneratsioonivõimet ei realiseeri. Kuidas näiteks seletada nähtust, et paljude taimede lehed on võimelised juurduma, ei moodusta aga võsusid. Sellisest poolikust regeneratsioonivõimest ei ole looduses kasu. Analoogse arutluse leiame ka K. Goebel'i (1902), O. Schubert'i (1913), H. Vöchting'i (1904) jt. töödes.

K. Goebel märgib, et suurema regeneratsioonivõime poolest paistavad silma sukulentide lehed, millised kunagi ära ei lange ja vaevalt ka mehhaanilise vigastuse läbi uuenduvad. Sellist võimet ei saa omandada loodusliku valiku teel, ta tuleneb nende taimede organisatsioonist. H. Vöchting (1904) tuleb umbes samasugusele järeldusele: igas elusas rakkude kompleksis, igas rakus on olemas sisemised tingimused, millistest sobivate välistingimuste korral võib terviku üles ehitada. Regeneratsioonivõime on elusa substraadi üldine omadus, talle niisama omane kui kasv, kusjuures mõlemad alluvad samadele seadustele. H. Vöchting jõuab siit subjektiiv-idealistlikule järeldusele Schopenhaueri vaimus ja näeb regeneratsioonis mingit tumedat tungi elule, tahet elada.

Elusorganismide üldiseks bioloogiliseks omaduseks peavad regeneratsioonivõimet ka P. N. Krenke (Кренке, 1950) ja E. Sinnott (1960). Sarnaselt Vöchtingiga vaidleb E. Sinnott vastu A. Weismanni arusaamisele regeneratsioonivõimest kui konkreetse kohastumise tulemusest, teeb seda aga täiesti erineval, materialistlikul alusel. E. Sinnott ei taha eitada loodusliku valiku kui niisuguse osa, vaid ainult rõhutada regeneratsioonivõime üleüldist iseloomu. Regeneratsioonivõime ei ole lihtsalt üks paljudest looduslikule valikule alluvaist tunnustest, mis tugevneb korduvate vigastuste tõttu. Regeneratsioon, nagu normaalne vormitekke protsesski, kujutab endast teatud organisatsiooni taseme teket. Vastava organisatsiooni [redacted]

tekkimine või mittetekkimine ei ole vahetult seotud organismi geneetilise konstitutsiooniga, järelikult - ei allu ka vahetult looduslikku valiku toimele. Organisatsioon on elusa põhiline kvaliteet, on tekkinud koos eluga ja teda ei saa võrrelda nende lihtsate tunnustega, millistele toimib looduslik valik. Regeneratsiooni aluseks olev regulatsioon kui niisugune tekkis arvatavasti kunagi looduslikku valiku teel, muutus siis aga elu üldiseks omaduseks. Seetõttu võime looduslikust valikust regeneratsioonivõime väljakujunemisel rääkida sedavõrd, kuivõrd looduslikku valiku osast elu tekke protsessis üldse.

Sõltumata sellest, kas tunnistada regeneratsioonivõime fülogeneetilist sõltuvust või mitte, tuleb esile tõsta teatud taimerühmi, millised paistavad silma erakordselt tugeva regeneratsioonivõime poolest. Regeneratsioonialastes töödes kohtame selliste taimede loetelus sageli Begoniaceae, Droseraceae ja Gesneriaceae nimetusi. Süstemaatilise jaotuse põhimõttega regeneratsioonivõime jaotumist taimeriigis ühendada ei saa. Süstemaatiliselt üsnagi kauged vormid võivad omavahel regeneratsioonivõime suhtes sarnaneda, süstemaatiliselt lähedased vormid aga teravalt erineda. Nii tuuakse andmeid sama perekonna eri liikide erinevast regeneratsioonivõimest (Дубровицкая, 1953). Regeneratsioonivõime varieerub isegi liigi sees, klonaalselt (Deuber, 1942; Gorham , Landes, 1945).

Rida autoreid seob tugevdatud regeneratsioonivõimet niiskete kasvukohtadega (Любинский, 1957; Правдин,

1938). Lisajuurte teket loetakse kohastumise tulemuseks võitluses liigniiskuse ja hapnikupuuduse vastu.

B. P. Tokin (Токин, 1959) seostab organismide regeneratsioonivõimet nende integratsiooniastmega. Kõrvuti integratsiooni tõusuga toimub evolutsiooni jooksul ka regeneratsioonivõime tõus. Seejuures peab B. P. Tokin silmas loomorganisme. Taimi iseloomustab üldiselt madal integratsiooniaste ja regeneratsioon kui niisugune on autori arvates taimeriigis harv nähe, seda asendab somaatiline embrüogeneesa.

Üksikute taimeliikide regeneratsioonivõime tähendab vastavate organite ja kudede regeneratsioonivõimet. Kui võrrelda üksikute organite regeneratsioonivõimet, siis võib N. P. Krenke (Кренке, 1950) andmeil kujundada järgmise rea: võsu, leht, lehitu vars, juur. Üldiselt peab märkima, et vähe on teostatud üksikasjalikumaid uurimusi konkreetsete taimede eri organite regeneratsioonivõime omavahelise võrdluse kohta.

Taimede ja nende organite regeneratsioonivõime kõrval kerkib paratamatult ka kudede ja rakkude regeneratsioonivõime küsimus. See tähendab teiste sõnadega rakkude jagunemise ja rediferentseerumise ehk totipotentsuse probleemi. Selles suhtes valitseb regeneratsioonialases kirjanduses üsna üksmeelne seisukoht: mida vähem on antud kude või rakk diferentseerunud, seda suuremat regeneratsioonivõimet ta omab. Enamikus diferentseerunud rakkudes

võib vigastuse teel dediferentsiooni esile kutsuda. K. Goebeli (1902) sõnade järgi on kõik somaatilised rakud võimelised tekitama ükskõik millist organit mistahes kohal, kuid nad ei tee seda, olles mõjustatud teiste rakkude poolt. Kõik somaatilised rakud on potentsiaalselt embrüonaalsed, s.t. totipotentsed.

Mõningate autorite andmeil[6] omavad regeneratsioonivõimet ka raku osad (Bünning, 1955; Nečas, 1956).

3. Regeneratsioonivõime sõltuvus mitmesugustest tingimustest

Olgu regeneratsioonivõime elusa üldine kvaliteet või kohastumise tulemusena tekkinud tunnus, pärilik või mittepärilik nähtus, tema avaldumiseks on vaja teatud tingimusi, nii sisemisi kui väliseid.

Nagu kõik nähtused elusas taimes, nii eeldab ka regeneratsioonivõime teatavat toitumisseisundit, keskkonna temperatuuri, õhu juurdevoolu ja vee olemasolu. Alles nende eeltingimuste täitmisega muutuvad koed regeneratsioonivõimelisteks. Välistingimused mõjustavad regeneratsiooni kõiku kahel etapil: emataime kasvuperioodil ja pistikute kultiveerimise ajal. Optimaalse toitekeskkonna, temperatuuri, õhuniiskuse ja valguse vajadust regeneratsiooniprotsessi teostumiseks rõhutavad oma töödes paljud autorid (Argles, 1959; Doposcheg-Uhlar, 1911; Küster, 1904; Yarwood, 1946; Кренке, 1950 jt.). Viimase aja uurimustest tu-

leb eriti esile tõsta A. G. Jussufovi (Юсуфов, 1959) dissertatsiooni, mis annab põhjaliku ülevaate niiskuse, valguse, temperatuuri ja kasvustimulaatorite osast lehtpistikute regeneratsioonis.

Välistingimustest veelgi olulisemaiks tuleb pidada mitmesuguseid sisemisi tingimusi, milliste suhtes meie teadmised veel küllaltki tagasihoidlikuks osutuvad. Me võime nimetada emataime pärilikku konstitutsiooni, tema füsioloogilist seisundit vigastamise momendil, tema vanust, samuti pistikuteks kasutatud organite ja osade toitumisseisundit, struktuuri iseärasusi ja vanust, kuid kõigi nende tegurite toime mehhanismi kohta me palju öelda ei saa. Mitmed autorid rõhutavad kasvuainete erilist osa regeneratsiooniprotsessides (Fischnich, 1939; Warmke, Warmke, 1950; Правдин, 1938). Tuuakse esile ka süsiniku ja lämmastiku suhet regenereeruvates kudedes. Valitseb arvamus, et kõrge süsinikusisaldus soodustab juurdumist (Kemp, 1948; Kraus, Kraybill, 1918; Schrader, 1924 jt.).

4. Regeneratsioonivõime sõltuvus vanusest

Üheks sisemiseks regeneratsioonivõime avaldumist reguleerivaks teguriks on vanus, nii organismi kui terviku kui ka üksikute kudede ja organite vanus. Kirjanduse andmed taimede regeneratsiooniprotsesside vanuselise sõltuvuse kohta kannavad küllaltki vasturääkivat iseloomu. Lahku lähevad arvamused juba põhilises küsimuses - kas üldse

eksisteerib seaduspärast seost taimede regeneratsioonivõime ja nende vanuse vahel. Rõhuv enamik autoreid vastab sellele küsimusele jaatavalt. (Argles, 1959; Burns, Hedden, 1906; Crooks, 1933; Deuber, 1942; Gardner, 1929; Gregory, Samantarai, 1950; Kemp, 1936; Link, Eggers, 1946; Thimann, Delisle, 1942; Дубровицкая, 1947, 1953, 1961; Каспирова, 1953; Любинский, 1957; Правдин, 1938, 1944; Северова, 1950; Турецкая, 1957; Юсуфов, 1959). Samas võime aga K. Behre (1929) tööst lugeda, et lehe vanusel ei ole tema regeneratsioonivõime suhtes olulist tähtsust. H. Wilcox'i (1955) andmeil ei saa regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust püsivaks näitajaks lugeda. Isegi ühel ja samal objektil võib see kord esineda, kord mitte. P. R. Gorham ja M. L. Landes (1945) väidavad, et taime vanus võib mõningat mõju avaldada regeneratsiooniprotsessi vallandumise algfaasidele, kuid mitte juurte ja võsude tekkele. A. Hagemann (1931) otseselt regeneratsiooni vanuselist sõltuvust ei eita, kuid arvab, et seda ei tule reegliks lugeda. Määravam on asjaolu, kas taimel või selle osal üldse esineb regeneratsioonivõime.

Viimast seisukohta võib mõnevõrra teisiti väljendada ja siis ei kujuta see endast enam kahtlust regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse olemasolu suhtes. Nimelt avaldavad mõned autorid arvamust, et regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus avaldub erinevatel taimedel erineva tugevusega. Suurema selgusega avaldub vanuseline

seos nõrgalt regenereeruvatel objektidel (Дубровицкая, 1961; Каспирова, 1953; Правдин, 1938).

Kui lähemalt analüüsida regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust käsitlevaid töid, siis ilmneb, et erinevad autorid lähenevad sellele probleemile erinevatest aspektidest. Osa autoreid pühendab oma töö emataime vanuse mõju uurimisele (Crooks, 1933; Deuber, 1942; Gardner, 1929; Link, Eggers, 1946; Thimann, Delisle, 1942; Северова, 1950). Tuuakse andmeid puit- ja rohttaimede, ühe- ja mitmeaastaste taimede kohta. Kõik nimetatud autorid jõuavad üldisele järeldusele, et emataime vanuse suurenemisega langeb pistikuteks kasutatud osade regeneratsioonivõime. Lahtiseks jäävad aga küsimused, kas langeb regeneratsioonivõime ühtlaselt ja pidevalt, kas langus toimub ühesuguselt kõikide organite juures. Mitmed autorid seostavad regeneratsioonivõime languse generatiivse perioodi saabumisega (Hagemann, 1931; Каспирова, 1953). Esineb ka vastupidiseid seisukohti. Näiteks V. A. Gulkanjan (Гулканян, 1937), uurinud tubaka, tomati ja puuvilla dekapiteeritud taimede regeneratsiooni, tuleb järeldusele, et täiskasvanud, tugevamad taimed regenereeruvad paremini kui noored taimed.

Emataimede vanus ja arenguaste avaldavad mõju mitte ainult regeneratsioonivõime suurusele, vaid ka regeneraatide arenemise iseloomule: õitsvatelt taimedelt eraldatud pistikute regeneraadid hakkavad teistest varem õitsema (Goebel, 1902; Holm, 1925).

Osa autoreid pühendab emataime vanuse kõrval tähelepanu ka regenereeruvate organite ja kudede endi vanusele, lugedes seda isegi määravamaks teguriks (Gregory, Samantarai, 1950; Kemp, 1936; Stange, 1957; Дубровицкая, 1947, 1953, 1961; Каспирова, 1953; Любинский, 1957). Selle probleemiga seoses kerkib paratamatult vanuse kriteeriumi küsimus. Kui me taimorganismide elutsükli võime jaotada enam-vähem arusaadavateks perioodideks, ükskõik kuidas me neid ka ei nimetaks (kasvufaasid, arengustaadiumid, ontogeneesi etapid jne.), siis üksikute organite suhtes on seda palju raskem teha. Kõik vastavates töödes kasutamist leidnud vanuse [illegible] kriteeriumid kannatavad suuremal või vähemal määral ühekülgsuse ja ebamäärasuse all. Nii on kasutatud kalendaarset vanust (Евтушенко, 1947), kasvu intensiivsuse määra (Дубровицкая, 1961), kloroplastide olekut (Каспирова, 1953), organi väljakujunemise ja küpsuse astet (Kemp, 1936). Küsimuse teevad keerulisemaks need mitmesugused ja sageli vasturääkivad seisukohad, mis valitsevad bioloogiaalases kirjanduses kasvu ja arengu, faaside ja staadiumide mõiste suhtes. Küllaltki ülevaatlikult puudutab faaside ja staadiumide küsimust regeneratsiooni seisukohalt N. J. Dubrovitskaja (Дубровицкая, 1961) ja jõuab järeldusele, et pole mõistlik neid vastandada. Selle seisukohaga võib ühineda.

Kõigile on selge, et taimed, samuti nende üksikud

organid ontogeneesi jooksul pidevalt vananevad (s.t. suureneb nende iga), et nendes pidevalt toimuvad mitmesugused morfoloogilised ja füsioloogilised muutused, mis toovad kaasa suuremaid, silmaga nähtavaid muutusi. Meie kaasaegsed, kahjuks veel suuremas osas empiirilised teadmised ei võimalda nende muutuste ja seega ka vanuseliste etappide täpsemat piiritlemist. Sellest ei tule aga järeldada, et puuduvad igasugused võimalused regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse näitamiseks. On võimalik näidata regeneratsioonivõime dünaamikat ontogeneesi jooksul, samuti piiritleda regeneratsiooniks optimaalseid perioode. Seda kõike saab aga väljendada ainult suhtelistes suurustes.

Vastavalt on toiminud ka eespool nimetatud autorid, igaüks enda valitud kriteeriumi alusel. Nii märgib E. Kemp (1936), et kõige paremini juurduvad keskmiselt väljakujunenud lehed, kusjuures vanemad lehed juurduvad paremini kui nooremad. Samuti väidavad F. Gregory ja B. Samantarai (1950), et paremini juurduvad keskmise vanusega lehed, liiga vanad ja noored ei anna tulemusi. N. J. Dubrovitskaja (Дубровицкая, 1953) jõuab järeldusele, et teatud taimedel (näit. tubakal) juurduvad lehed kõige paremini intensiivse kasvu faasis, teatud taimedel (näit. sidrunipuul, loorberkirsil) - pärast intensiivse kasvu lõppemist. Erinevuse aluseks peab autor nende lehtede üldise eluea erinevust. T. A. Kaspirova (Каспирова,1953)

andmeil juurduvad teistest paremini peendisperssete kloroplastidega lehed. Niisugune kloroplastide olek langeb kokku lehtede kseromorfsema ehitusega, mida üldiselt loetakse üheks regeneratsiooni soodustavaks teguriks.

Emataime vanuse ja organi enda ea kõrval sisaldab regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus veel üht seost - seost regenereeruva organi asukohaga taimel. Taime erinevalt kõrguselt eraldatud osad erinevad oma regeneratsioonivõime poolest (Holm, 1925; Reid, 1926; Евтушенко, 1947; Ефейкин, 1954; Правдин, 1938, 1944; Турецкая, 1957; Максимова и Турецкая, 1947; Юсуфов, 1959). Erinevalt kõrguselt eraldatud pistikuid loetakse vanuselt erinevaiks (Ефейкин, 1954). Regeneratsioonivõime muutumise kohta varre ulatuses võib tuua mõningaid näiteid. R. H. Turetskaja (Турецкая, 1957, 1961) andmeil saavutavad tema poolt uuritud puudel ja põõsastel (õuna- ja kirsipuudel, sõstratel) suurima regeneratsioonivõime pooleldi puitunud pistikud taime ülemisest osast. Tubakal langeb G. A. Jevtušenko (Евтушенко, 1947) järgi maksimaalne juurdumisvõime varre alumistesse osadesse. L. F. Pravdin (Правдин, 1938) märgib, et osal taimedel juurduvad paremini varre alumisest osast eraldatud pistikud, osal taimedel - varre ülemisest osast eraldatud pistikud. Ei ole võimalik leida ühesugust skeemi kõikide taimede jaoks. Samale järeldusele jõuab ka M. Reid (1926), lisades selgituseks, et kõrge süsinikusisaldusega taimedel suureneb juurdumisvõime varre ulatuses ülalt alla,

intensiivse vegetatiivse kasvuga taimedel langeb aga kõige suurem juurdumisprotsent varre keskosast eraldatud pistikutele.

N. P. Krenke (Кренке, 1940) arvates nihkub suurem juurdumisprotsent taime vanuse suurenemisega basaalsete osade suunas.

Ka erinevate taimede lehed omavad erinevat regeneratsiooniks optimaalset kõrgust. F. Gregory ja B. Samantarai (1950) andmeil juurdub aedoal kõige paremini tipust teine leht, luuderohul - tipust üheksas leht. Floksil juurduvad A. G. Jussufovi (Юсуфов, 1959) järgi kõige paremini ülemised lehed, võsusid moodustavad aga alumised lehed.

Asukohast taimel sõltub ka regeneraatide edasise arenemise käik. Nii on teada, et Achimenes'e varre ülemisest, õitsvast osast eraldatud lehed annavad kiiremini õitsevaid võsusid kui varre alumisest osast eraldatud lehed (Holm, 1925).

Ei ole kahtlust, et taimede ja nende osade regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse taga seisavad mingisugused sisemised, sügavamad protsessid, kudede ja rakkude sisemise struktuuriga seotud iseärasused. Kirjanduse andmeid selle kohta tuleb aga üsna tagasihoidlikeks lugeda. B. P. Tokin (Токин, 1959) kasutab regeneratsioonivõime ontogeneetilise vanuselise sõltuvuse seletamisel fülogeneetilise sõltuvuse aluseks olevat printsiipi - organismi integratsiooni astme muutust. Üldteoreetilisest

seisukohast pakub see järeldus kahtlemata huvi, kuid sisulisest küljest ta küsimuse olemusele lähemale ei vii.

G. Argles (1959) toob esile kolm tingimust, mis peavad iseloomustama taime kõige tugevama regeneratsioonivõime perioodil: 1) meristemaatiliste kudede aktiivsus, 2) varuainete liikumine aktiivselt kasvavaisse osadesse, 3) vee surve.

Mitmed autorid rõhutavad anatoomilise ehituse tähtsust regeneratsioonivõime avaldumise suhtes, kuid need viited jäävad enamasti üldsõnalisteks. J. Priestley ja C. Swingle'i (1929) tööst leiame märkuse kambiumi aktiivsuse suurenemisest vananevates vartes, millega kaasneb juurealgmete lähteala liikumine peritsüklist kambiumi piirkonda. A. J. Severova (Северова, 1950) märgib, et noortel taimedel võtab kalluse ja juurte tekkest kõrvuti kambiumiga osa ka parenhüüm, vanadelt taimedelt eraldatud pistikutel tekivad juured ainult kambiumist. Ka H. Wilcox (1925) kinnitab, et vananevates taimeosades suureneb kambiumi osatähtsus regeneratsioonis (eriti peritsükliga võrreldes).

T. A. Kaspirova (Каспирова, 1953), uurimud tubaka ja koksagõssi noorte ja vanade lehtede anatoomilist ehitust, tuleb järeldusele, et regeneratsiooni seisukohalt nendes erinevusi ei ole.

Viimaste aastate töödest tuleb regeneratsioonivõime vanuseliste iseärasuste uurimise seisukohalt märkida

N. J. Dubrovitskaja (Дубровицкая, 1961) ja R. H. Turetskaja (Турецкая, 1961) omi. Anatoomilises osas piirduvad nendegi tööde autorid põhiliselt viidetega puitumise astme suurenemisele ontogeneesi jooksul, kusjuures regeneratsiooniks kõige sobivamat iga seotakse keskmise puitumise astmega. R. H. Turetskaja järgi avaldub kõige suurem regeneratsioonivõime siis, kui kallleem on kasvu lõpetanud, kuid ei ole veel täielikult küpsenud. Mõlema autori vastavad anatoomilised uurimused käsitlevad seejuures ainult varspistikuid.

Mõnevõrra rohkem leidub töid regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse biokeemiliste ja füsioloogiliste näitajate uurimise osas. Õigemini esitavad need tööd lihtsalt ontogeneetilise vananemisega toimuvaid muutusi taimekudedes ja järeldusi regeneratsioonivõimele võib neist teha ainult kaudselt. Nii esitab N. J. Dubrovitskaja (Дубровицкая, 1961) oma töös üsna ulatusliku kirjanduse ülevaate vananemisega toimuvatest füsioloogilistest ja biokeemilistest muutustest taimedes. Sellest peatükist loeme, et seoses vanusega väheneb rakkude veesisaldus, langeb hingamise ja fotosünteesi intensiivsus, väheneb fermentide aktiivsus, kogunevad lahustumatud ühendid ja suureneb mineraalainete hulk. Seoses üldise eluprotsesside langusega langeb ka regeneratsioonivõime.

Konkreetsemalt kajastub regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse seos vastavate biokeemiliste näitajatega N. J. Dubrovitskaja ja N. A. Krenke ühistes töödes

(Дубровицкая и Кренке, 1954; Кренке и Дубровицкая, 1949). Autorite uurimused käsitlevad regeneratsiooni seost katalaasi aktiivsuse, süsivesikute sisalduse ja hingamise intensiivsusega. Suurema regeneratsioonivõimega perioodid langevad ühte katalaasi kõrgema aktiivsuse ja hingamise suurema intensiivsuse perioodidega.

R. H. Turetskaja (Турецкая, 1957, 1961) töödest selgub, et juurte moodustumise protsess pistikutel sõltub taime üldisest füsioloogilisest olekust. Uurinud peroksüdaasi aktiivsuse, askorbiinhappe, tärklise, rasvade, suhkrute ja amiinohapete sisalduse dünaamikat erinevatel ontogeneesi faasidel ning selle seost regeneratsioonivõimega, jõuab autor järeldusele, et nimetatud näitajate alusel langeb suurima regeneratsioonivõime periood ühte intensiivse kasvu ja eluprotsesside maksimaalse tõusu perioodiga. Suurt tähelepanu osutab R. H. Turetskaja kasvuainete sisaldusele. Noortes taimeosades sisaldub rohkem kasvuaineid, sellest siis ka nende tugevam regeneratsioonivõime.

N. P. Krenke (Кренке, 1950) seostab vananevate kudede regeneratsioonivõime languse valkude vananemisega.

V. G. Konarev (Конарев, 1948) viitab oma töös tervele reale vananemisega kaasnevatele muutustele protoplasma füüsikalis-keemilistes omadustes, nagu hüdrofiilsus, läbitavus, viskoossus jne. Üheks iseloomulikumaks näitajaks peab autor isoelektrilist täppi, milline vananemisega nihkub aluselisema pH suunas.

Regeneratsioonivõime muutusi taime ulatuses seletatakse mitmesuguste teguritega. Vastavalt T. D. Lõssenko (Лысенко, 1936) stadiaalse arengu teooriale asuvad erinevalt kõrguselt eraldatud taime organid erinevas stadiaalses seisundis. I. E. Gluštšenko (Глущенко, 1948, 1950, 1961) väidab, et regeneratsioonivõime erinevuse aluseks taime ulatuses on vastavate kudede ja rakkude geneetiline erinevus. J. T. Sykes ja I. H. Williams(1959) peavad oluliseks erinevusi toitainete sisalduses. O. C. Wilton (1938) toob esile kambiumi tegevuse erineva aktiivsuse varre ulatuses - seoses vanusega väibub kambiumi tegevus taime tipust aluse suunas. Mitmed autorid rõhutavad C/N suhte varieerumist taime ulatuses ja selle osa regeneratsioonivõime muutumises (Kraus ja Kraybill, 1918; Reid, 1926; Schrader, 1924). Nii kirjutab A. L. Schrader, et varre ulatuses väheneb süsivesikute hulk alt üles, lämmastiku hulk aga ülalt alla.Süsivesikud soodustavad juurdumist, lämmastik - võsude moodustumist. N. P. Krenke (Кренке, 1940) seletab erinevate taimeosade erinevat regeneratsioonivõimet tsüklilise vananemise teooria abil.

5. Ülevaade katseobjektide regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kohta ilmunud kirjandusest

Koralltomati regeneratsiooni on autori teada seni lähemalt käsitletud A. Toomsalu (1956), A. Riispere (1963)

ja autori enda töödes (Kallak, 1963 a, b). A. Toomsalu puudutab koralltomati hüpokotüüli regeneratsiooni: adventiivpungade teket dekapiteeritud hüpokotüülidel ja adventiivjuurte moodustumist hüpokotüülist pistikutel. Regeneratsiooniprotsesside histoloogilise külje kirjeldamisel ei ole A. Toomsalu alati järjekindel, töös esineb vasturääkivaid seisukohti. Adventiivsete pungade lähtealana tuuakse esile nii kambiaalset tsooni koos floeemiga kui ka säsiparenhüümi, juurte lähtekoena nimetatakse kord peritsüklit, kord kallust, kord kambiaalset tsooni. Võrrelnud mõnepäevaste ja kuni nelja-aastaste hüpokotüülide regeneratsiooni, jõuab A. Toomsalu järeldusele, et vanuselisi erinevusi koralltomati hüpokotüüli regeneratsioonis ei esine.

A. Riispere käsitleb oma töös γ-kiirguse mõju koralltomati hüpokotüüli ja lehtpistikute regeneratsioonile.

Tubaka regeneratsiooniga seotud probleeme on käsitlenud rida autoreid (Sterling, 1950, 1951; Гулканян, 1937; Дубровицкая, 1947, 1953, 1961; Евтушенко, 1947; Каспирова, 1953). Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse seisukohalt väärivad märkimist N. I. Dubrovitskaja, T. A. Kaspirova ja G. A. Jevtušenko tööd. N. I. Dubrovitskaja püüab selgitada vääristubaka lehtede regeneratsiooni sõltuvust lehtede endi vanusest ja jõuab järeldusele, et kõige paremini regenereeruvad 5-10 päeva vanused, intensiivselt kasvavad lehed, millised moodustavad juurte kõrval ka võsusid.

T. A. Kaspirova näitab mahorkatubaka lehtede regeneratsioonivõime sõltuvust nende asukohast varrel. Õienuppude moodustumise faasis regenereeruvad Kaspirova andmeil kõige paremini ülemised väljakujunenud lehed, kõige halvemini - alumised lehed (neil puudub nii juurdumis- kui ka võsumisvõime). Regeneratsiooniprotsessi histoloogilise külje kirjeldus on küllaltki puudulik. Autor piirdub väitega, et võsupungad tekivad basaalsest kallusest.

G. A. Jevtušenko töö annab mõnevõrra ulatuslikuma ülevaate tubaka regeneratsioonivõimest. Autor kirjeldab leht-, vars- ja juurpistikute regeneratsiooni nii metsikutel kui ka kultuurvormidel. Seejuures ilmneb, et kultuursortide regeneratsioonivõime jääb metsikute liikide omast märgatavalt maha. Vanuselise sõltuvuse näitamiseks eraldab G. A. Jevtušenko vastavaid pistikuid erineva vanusega taimedelt ja erinevalt kõrguselt. Selgub, et täiskasvanud taimedelt enne õienuppude väljakujunemist eraldatud pistikutel tõuseb regeneratsioonivõime varre apikaalsest otsast basaalse otsa suunas. Juurte osas piirdub autor vaid märkusega, et kergemini juurduvad nooremalt taimedelt eraldatud juurpistikud. Sama järelduse teeb ta ka lehtede suhtes, olles võrrelnud tõusmete faasis ja täiskasvanud taimedelt enne õienuppude kujunemist eraldatud lehtede regeneratsioonivõimet. Taime ulatuses juurduvad paremini varre keskosast eraldatud lehed, võsusid an-

navad paremini ülemised lehed.

Tubaka regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust vastavate anatoomiliste ja füsioloogiliste iseärasustega otseselt seotud ei ole. Leidub küll töid, mis puudutavad mitmesuguste biokeemiliste protsesside dünaamikat tubaka ontogeneesis ja millest võib teha kaudseid järeldusi ka regeneratsioonivõime suhtes (Добрунов, 1946; Смирнов, 1928). Ülevaate tubaka varre ja lehtede anatoomilise ehituse muutustest ontogeneesi jooksul leiame G. S. Avery (1933), K. Esau (1938) ja I. B. de Toni ja J. Paoletti (1891) töödes.

Tubaka regeneratsiooniprotsesside histoloogilist külge kirjeldab üksikasjalikumalt vaid C. Sterling (1950, 1951), kelle uurimisobjektiks on toitekeskkonnas kultiveeritud varresegmendid. Regeneratsiooni käigus aktiviseeruvad kambium ning floeem, tekitades kallusetaolist parenhüümkude, mille perifeersetest rakkudest kujunevad adeniinsulfaadiga mõjustamisel võsupungade meristeemkolded. Ülejäänud kalluserakud diferentseeruvad haavapuiduks, ühendades pungaalgmeid lähteksüleemiga. Kasvuainete mõjul tekivad kambiumist endogeenselt ka juured.

Võililles osas tuuakse andmeid ainult juurte regeneratsiooni kohta, võililles lehtede regeneratsioonivõime suhtes valitseb kirjanduses eitav seisukohat (Naylor, 1941; Stingl, 1909). Üksikasjalikumalt valgustavad võililles juurpistikute regeneratsiooni A. T. Czaja (1931, 1935)

ja V. K. Vassilevskaja (Василевская , 1937).

A. T. Czaja pöörab oma töös peamise tähelepanu polaarsuse nähtusele ja kasvuainete osale polaarsuse väljakujunemisel. Selle kõrval annab ta ka ülevaate regeneratsiooniprotsessi histoloogilisest küljest. 10 cm pikkustel juuretükkidel algab regeneratsioon apikaalsel lõikepinnal. Tekib kallus, esialgu ringikujulisena, hiljem kogu lõikepinda katvana. Lühikese aja jooksul kujunevad kallusest lehekesed. Kui kallus apikaalsel pinnal muutub juba selgelt märgatavaks, algab kalluse moodustumine ka basaalsel lõikepinnal. Viimane areneb märksa aeglasemalt ega näita mingisugust diferentseerumist. Juured tekivad Czaja andmetel alles siis, kui pärast lehekodariku väljakujunemist ülemisel lõikepinnal uuesti läbi lõigata alumine lõikepind. Juurte tekkekohaks on kambium, harva toimub see kalluse vahendusel. Kui ülemist lõikepinda mingil viisil takistada regenereerumast (näit. kipsiga katmisel),diferentseeruvad ka basaalses kalluses lehtede kasvukuhikud. Erinevalt ülemisest lõikepinnast eelneb kasvukuhikute tekkele siin trahheiidide kollete moodustumine. Trahheiide ei teki alumisel lõikepinnal juurte moodustumise puhul. Czaja arvab, et trahheiidid tekivad siis, kui puudub kasvukuhiku suunav mõju. Viimasest difundeeruvad kasvuained (eelkõige auksiin), millised kutsuvadki basaalsel lõikepinnal esile juurte tekke.

V. K. Vassilevskaja seab endale eesmärgiks välja

selgitada võililie juurte regeneratsiooni sisemised ja välised faktorid, regeneratsiooni faasid, piimasoonte osa regeneratsioonis ning lehtede ja juurte arengu seaduspärasused. Katsematerjalina kasutab ta nii 2 - 3 mm diameetrasused. Katsematerjalina kasutab ta nii 2 - 3 mm diameetriga juuri riga juuri seemikutelt kui ka 1- 2 cm diameetriga juuri täiskasvanud taimedelt. Töö algul annab V. K. Vassilevskaja ülevaate võililie juure anatoomiast ja peatub siis regeneratsiooniprotsesside histoloogilisel küljel. Kambiumis ja floeemigruppides toimuva jagunemise tulemusena moodustub apikaalsel lõikepinnal kallus, mis diferentseerub pungadeks. Lehtede ilmumisega hakkab kambium tekitama suuri sooni. Iga soonte rühm seostub teatud lehega ja autor nimetab neid lehejälgedeks. Vana puit sureb peale juure läbilõikamist ja tema poorid ummistuvad. Sellest hoolimata ühinevad kalluse trahheiidide kolded vana puidu süsteemiga ja autoril on raske sellele nähtusele rahuldavat seletust leida. Basaalsel lõikepinnal tekivad kambiumilähedastes niinerakkudes meristemaatilised kolded, milliseid autor nimetab ka pungaalgmeteks. Basaalsete pungaalgmete diferentseerumine peatub esialgu trahheiidide staadiumis. Kui ülemiselt pinnalt alguse saanud lehejälgede diferentseerumine jõuab alumise lõikepinnani, ühineb iga lehejälg ühe trahheiidide kimbuga. Ühinemiskohast saab alguse juur. Peab ütlema, et autori kirjeldus ei ole päris järjekindlalt loogiline, mõistete ebatäpne kasutamine ja ülemise ning alumise lõikepinna muutuste vahelduv vaatlemine teevad nii mõnegi küsimuse raskesti mõistetavaks.

V. K. Vassilevskaja püüab muuta ka võililles juurte polaarsust, kultiveerides pistikuid tagurpidi asendis. Enamikul juhtudel tekivad mõlemal otsal lehed. Seoses polaarsusega puudutab V. K. Vassilevskaja ka vanuse küsimust. Ta märgib, et polaarsus muutub sõltuvalt vanusest. Rohkem tähelepanu regeneratsioonivõime vanuselisele sõltuvusele autor ei pööra.

Teistest võililles juurpistikute regeneratsiooni uurinud autoritest võiks veel nimetada K. Goebelit (1905), E. Küsterit (1903) ja E. Naylorit (1941).

Naylori andmeil tekib proksimaalse lõikepinna kallus floeemiparenhüümi rakkudest (mitte kambiumist). Lehealgmetega sarnaselt diferentseeruvad kalluses ka juurealgmed. Goebeli järgi tekivad juured ainult seoses kambiumiga. Eespooltoodust ilmneb, et nii palju kui on autoreid, nii palju on ka erinevaid seisukohti regeneraatide lähtekudede suhtes.

Rohkesti tähelepanu on pööratud koksagõssi regeneratsiooni probleemidele (Баранова, 1947; Лейсле, 1948; Молотковский,1943). Leidub andmeid isegi koksagõssi lehtede regeneratsiooni kohta (Gregory, Samantarai, 1950; Gorham, Landes, 1945; Каспирова, 1953). Kaspirova peab koksagõssi lehtpistikutel juurte tekke lähtealaks peritsüklit ja sellega piirnevat parenhüümi. Gorham ja Landes - kallust. Viimaste autorite andmeil võivad koksagõssi lehtedel isegi tekkida adventiivvõsud. Mis puutub regeneratsioonivõime vanuselisse sõltuvusse, siis eitavad nad

selle olemasolu koksagõssi lehtedel. Gregory ja Samantarai tulevad aga esile vastupidise seisukohaga ja leiavad, et teistest paremini regenereeruvad keskmise vanusega koksagõssi lehed. Et mõlemas töös puuduvad täpsemad kriteeriumid vanuse piiritlemiseks, on raske neid tulemusi võrrelda.

Lina regeneratsiooni küsimustega tegelnud autorid on peamise tähelepanu pööranud hüpokotüülile kui kõige suurema regeneratsioonivõimega organile (Beals, 1923; Burns, Hedden, 1906; Crooks, 1933; Link, Eggers, 1946; Навашин, 1955). Dekapiteeritud hüpokotüüli regeneratsiooni käigu suhtes ei ole lahkarvamusi. Kõik autorid väidavad üksmeelselt, et adventiivsed võsupungad tekivad eksogeenselt, epidermise rakkude jagunemise tulemusena, millele hiljem lisandub subepidermaalse parenhüümi jagunemine. D. Crooks (1933) kirjeldab ka juurte teket lina hüpokotüüli ja epikotüüli osast eraldatud pistikutel. Hüpokotüülsetel pistikutel tekivad juured protoksüleemi kimpudest välja ulatuvates parenhüümrakkude kiirtes, mõnikord ka peritsükli ja floeemi piirkonnas.

Ulatusliku ülevaate lina kõigi organite regeneratsioonivõimest leiame H. Neuberti (1931) artiklis. Autor kirjeldab dekapiteeritud hüpokotüüli, hüpokotüülist pistikute, isoleeritud idulehtede ja pärislehtede regeneratsiooni. Hüpokotüülpistikud juurduvad hästi ja moodustavad ka adventiivseid võsusid. Isoleeritud idulehed ja pärislehed tekitavad ainult juuri. Sõlmevahest pistikud huk-

kuvad ilma regeneraate moodustamata. Regeneratsiooni histoloogilist külge puudutab autor üsna tagasihoidlikult, märkides vaid, et varspistikutel moodustuvad juured lõikepinna kallusest, lehtpistikutel - seoses juhtkimbuga. C. M. Beals'i (1923) andmeil tekivad lina varspistikute juured epidermisest, võrsetega sarnasel viisil. Seega esineb lina varspistikute regeneratsiooni lähtekudede osas, erinevalt dekapiteeritud hüpokotüülist, lahkumine vaid arvamusi.

Mis puutub lina regeneratsioonivõime vanuselisse sõltuvusse, siis leiame nimetatud töödes vaid üksikuid viiteid nooremate taimede suurema regeneratsioonivõime kohta. G. Link ja V. Eggers (1946) märgivad, et kõige rohkem adventiivseid pungi moodustavad 10 päeva vanuselt dekapiteeritud taimede hüpokotüülid. Vanuse suurenemisega regeneratsioonivõime langeb, ulatudes keskmiselt 60 päeva vanuseni. Regeneratsioonivõime kadumist seostavad autorid epidermise rakkude pikenemise faasi lõppemisega. Ka G. Burns ja H. Hedden (1906) nõustuvad sellega, et nooremate taimedel tekivad adventiivvõsud kiiremini ja suuremal hulgal. H. Neuberti (1931) töös leiame märkuse, et 10 nädala vanustelt lina taimedelt eraldatud pistikud ei ole enam juurdumisvõimelised.

Kokkuvõtteks võib öelda, et koralltomati, väristubaka, lina ja võilille regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust on üksikute organite osas mõnel määral uuritud, kuid need uurimused ei ole enamasti kaugemale jõudnud

empiirilistest tähelepanekutest ega andnud seetõttu ka üksmeelseid tulemusi. Puuduvad võrdlevad ülevaated nende taimede kõikide organite regeneratsioonivõime vanuselisest sõltuvusest ja selle sõltuvuse aluseks olevaist füsioloogilistest ja morfoloogilistest iseärasustest.

MATERJAL JA METOODIKA

Katseid taimede regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse määramiseks nende ontogeneetilisest vanusest teostati viie aasta jooksul (1959-1963) TRÜ geneetika ja darvinismi kateedri laboratooriumides ja Botaanikaaia kasvuhooneis.

Katseobjektidena kasutati koralltomatit (Solanum capsicastrum Link), lina (Linum usitatissimum L., sort 'Setotš'), võilille (Taraxacum officinale Wigg.) ja vääristubakat (Nicotiana tabacum L., var. Havanae).

Solanum capsicastrum Link., Hegi. Illustr. Fl. Mittel-Eur. V, 4 : 2588. Pärit Lõuna-Ameerikast. Põõsasjas vorm, kaetud tähtkarvadega. Varreharud tuhkjasrohelised, tipul viltjaskarvased. Lehed lihtsad, piklik-süstjad, vahel paariti (sel juhul üks väiksem). Õisikud lühikesed, harilikult ainult alumised õied arenevad viljaks. Kroon valge. Viljad ümmargused, punakasoranžid, kuni 1½ cm läbimõõdus.

Oma erepunaste viljade tõttu kuulub koralltomat dekoratiivtaimede hulka. Viljad valmivad sügisel ja püsivad taime küljes talve läbi. V. G. Tulintsev (1957) nimetab koralltomatit igihaljaste toalillede seas.

Linum usitatissimum L. [x] Peajuur lühike, arvukate peenikeste juurekestega, vars 60 - 120 (150) cm kõrge, enamasti püstine, lihtne, vaid ülemises osas hargnev (õisikuteks), kahvaturoheline, õrna vahakorraga, anatoomiliselt iseloomustab vart niinekiudude tugev areng (nn. "kõva niin", mis tekib peritsüklist ilma kambiumi osavõtuta) ; lehed arvukad, 2 - 3 cm pikad, 3 - 4 mm laiad, lineaalsed või lineaalselt-süstjad. Õisik - hõre võnkõisik, mõnikord keeriseks üleminev, süstjate kandelehtedega; õied keskmised kuni väikesed, 1,5 - 2,4 cm läbimõõdus, üsna pikkadel õierootsudel; tupplehed 5 -6 cm pikad, rohtjad, munajad või munajassüstjad; kroonlehed 12 - 15 mm pikad, kiiljalt äraspidimunajad, terveservalised või kergelt tähkilised, helesinised või sinised, harva valged, roosad või punakasvioletsed; viljad (karp) 6 - 8 mm pikad, 5,7 - 6,8 mm läbimõõduga, surutult kerajad või kerajasmunajad, mittelõhenevad; seemneid harilikult 10, mõnikord vähem, 3,5 - 5 mm pikad, munajad või piklik-elliptilised, veidi ebavõrdkülgsed, tugevalt kokkusurutud, hele- kuni tumepruunid, harva rohekaskollased, tähtsti siledad, läi-

---

[x] Liigi kirjeldus Juzeptšuk'i järgi (Юзепчук in Флора СССР 14 : 100 - 101, 1949).

kivad.

Lina on vana ja tuntud kultuurtaim. Kasvatatakse peamiselt kiuks, mõnikord ka õliks.

Taraxacum officinale Wigg.[x] Taim on 5 - 50 cm kõrge, enam-vähem jämeda, harilikult vertikaalse juurega; lehed 10 - 25 cm pikad ja 1,5 - 5 cm laiad; hõlmised kuni jagused, kaarhambulise servaga, rohelised. Üldkatise lehed rikkalikult võrkjaskarvased. Õied kollased, keskosas rikkalikult pikakarvaliste kroonidega; seemnised helepruunid või pruunikad; laienenud osas 3 - 4 mm pikad, ülemises osas kaetud teravate kühmudega, lendkarvad 6 - 8 mm pikad.

Taraxacum officinale kujutab endast polümorfset liiki, mille seas paljud autorid eraldavad suure hulga anatoomilisi liike. Võililil on tuntud umbrohuna, kuid tal on ka mõningaid kasulikke, praktikas rakendamist leidvaid omadusi. Nii kasutatakse võililile juuri ravimite valmistamiseks, noori lehti - salatiks.

Nicotiana tabacum L. Sp. pl. (1753) 180; Попрокова in Флора СССР 22 : 106 - 107, 1955.

---

[x] Liigi kirjeldus Šiškini järgi (Шишкин in Флора СССР 29: 433, 1964).

Vars 0,75 - 1,5 m kõrge, rohtjas, lihtne või vähehargnev, nagu lehed ja tuppki näärmeliste karvakeste tõttu kleepuv; lehed vahelduvad, terveservalised, alumised kitsas-elliptilised, laskuvad, ülemised kuni kitsalt-süstjad, enam teritunud, rootsutud või lühikeste rootsudega. Õied tsümoossetes pööristes, lühikeste õierootsudega; õietupp 1 - 2 cm pikkune, kellukjas, teravate, kitsalt kolmnurksete hammastega; kroon 5 -6 cm pikkune, punane või roosakas, harva valge, lehtrikujuline, pika toruga ja laia sirutunud ülaosaga, mille laiad kolmnurksed kroonlehed on tipust tugevalt teritunud; karp piklikmunajas, ülalt teritunud; seemned munajasneerjad, väga väikesed.

Väristubaka kodumaaks on Lõuna-Ameerika. Praegu kasvatatakse teda laialdastel aladel ka mõõduka kliimaga rajoonides. Väristubakas sisaldub alkaloid nikotiin (keskmiselt 0,6 - 0,9%), mistõttu ta leiab kasutamist meditsiinis. Väristubaka lehti kasutatakse tubaka valmistamiseks.

Katseobjektide valikul lähtuti eelkõige põhimõttest, et regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust saab uurida taimedel, mille kohta on teada, et nad regenereeruvad. Kõigi nelja valitud taimeliigi kohta leidub kirjanduses andmeid, et nad suuremal või vähemal määral regeneratsioonivõimelised on. Kahtlemata oleks leidunud teisigi regeneratsioonivõimelisi ob-

jekte, milliste regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse uurimine oleks praktika seisukohalt vajalikumaks osutunud (näit. vegetatiivselt paljundatavate marjapõõsaste ja püsililledе seas), kuid katseobjektide valikul ei seatud eesmärgiks mitte vahetu praktiline kasu mingi konkreetse taime vegetatiivse paljundamise efektiivsuse tõstmisel, vaid mõningate üldiste seaduspärasuste leidmine regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuses niisuguste objektide abil, millega katsetamine ei nõua liiga pikka aega, liiga suurt töömahtu ega erilisi katsetingimusi. Histoloogiline ja histokeemiline analüüs dikteeris omalt poolt selliste objektide valiku, millistest oleks kergem histoloogilisi preparaate valmistada.

Lisaks üldise regeneratsioonivõime olemasolule arvestati katsematerjali valikul asjaolu, et vastavad taimeliigid oma regeneratsioonivõime tugevuselt erineksid. Nii võeti katseobjektiks tugeva regeneratsioonivõimega koralltomat, keskmise regeneratsioonivõimega vääristubakas ja piiratud regeneratsioonivõimega lina. Nimetatud printsiibi rakendamist katseobjektide valikul tingis vajadus selgitada regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse iseärasusi erineva regeneratsioonivõimega taimedel. Huvi pakkus ka ühe- ja mitmeaastaste taimede regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse võrdlus, mistõttu püüti katsetaimede hulka valida liike mõlemast rühmast.

Lisaks eespooltoodule püüti objektide valikul silmas pidada asjaolu, et vastavad taimeliigid erineksid oma üksikute organite ja osade regeneratsioonivõime poolest. Nimetatud põhimõttest lähtudes valiti tööks nii selliseid taimi, mille kõik organid on enamvähem võrdselt regeneratsioonivõimelised (koralltomat, tubakas) kui ka selliseid, mis märgatavalt erinevad oma üksikute osade regeneratsioonivõime poolest (võililll, lina).

Katsevariandid püstitati järgmise skeemi kohaselt:

Koralltomat

I lehtpistikud

1) matuursetelt taimedelt vegetatiivse perioodi lõpul (enne õienuppude väljakujunemist)
   a) taime ülemisest osast
   b) taime keskmisest osast
   c) taime alumisest osast
2) generatiivsetelt taimedelt viljumise faasis[x]
   a) taime ülemisest osast
   b) taime keskmisest osast
   c) taime alumisest osast

---

x Katsetes koralltomatiga kasutati ainult esimese aasta taimi (kuni esimese viljumiseni).

II varspistikud

1) juveniilsetelt (prematuursetelt) taimedelt vegetatiivse perioodi alguses (3 - 4 pärislehe faasis)
2) matuursetelt taimedelt vegetatiivse perioodi lõpul (enne õienuppude väljakujunemist)
   a) varre ülemisest osast
   b) varre alumisest osast
3) taimedelt generatiivse perioodi alguses (õienuppude faasis)
   a) varre ülemisest osast
   b) varre alumisest osast
4) taimedelt generatiivse perioodi lõpul (viljumise faasis)
   a) varre ülemisest osast
   b) varre alumisest osast

III hüpokotüül

1) juveniilsetelt (prematuursetelt) taimedelt vegetatiivse perioodi alguses (3 -4 pärislehe faasis)
2) matuursetelt taimedelt vegetatiivse perioodi lõpul (enne õienuppude väljakujunemist)
3) taimedelt generatiivse perioodi alguses (õienuppude faasis)
4) taimedelt generatiivse perioodi lõpul (viljumise faasis).

IV juurpistikud

1) matuursetelt taimedelt vegetatiivse perioodi lõpul

2) taimedelt generatiivse perioodi lõpul

Lina

I leht- ja varspistikud

1) taimedelt tõusmete faasis

2) vegetatiivsetelt taimedelt 4 - 5 pärislehe faasis

a) varre ülemisest osast

b) varre alumisest osast

3) generatiivsetelt taimedelt õitsemise-viljumise faasis

a) varre ülemisest osast

b) varre alumisest osast

II hüpokotüül

1) taimedelt tõusmete faasis

2) vegetatiivsetelt taimedelt 4 - 5 pärislehe faasis

3) generatiivsetelt taimedelt õitsemise-viljumise faasis

Võilill

I lehtpistikud

1) 20 - 30 päeva vanustelt taimedelt

2) 1,5 kuu vanustelt taimedelt

3) 6 kuu vanustelt ja vanematelt taimedelt

II juurpistikud

1) 1,5 - 3 mm diameetriga juurtest

2) 3 - 5 mm diameetriga juurtest

3) 7 - 20 mm diameetriga juurtest

Vääristubakas

I lehtpistikud

1) juveniilsetelt taimedelt vegetatiivse perioodi algul (3 - 4 pärislehe faasis)

2) matuursetelt taimedelt vegetatiivse perioodi lõpul (enne õienuppude väljakujunemist)

a) varre ülemisest osast

b) varre keskmisest osast

c) varre alumisest osast

3) generatiivsetelt taimedelt õitsemise-viljumise faasis

a) varre ülemisest osast

b) varre keskmisest osast

c) varre alumisest osast

II varspistikud

1) juveniilsetelt taimedelt 3 -4 pärislehe faasis

2) matuursetelt taimedelt vegetatiivse perioodi lõpul (enne õienuppude väljakujunemist)

a) varre ülemisest osast

b) varre alumisest osast

3) generatiivsetelt taimedelt õitsemise-viljumise faasis

a) varre ülemisest osast

b) varre alumisest osast

Katsetaimi kasvatati kasvuhoones või väljas peenral vajaliku vanuseni ning lõigati siis vastavad pistikud vartest, lehtedest ja juurtest. Erineva vanusega taimedelt eraldatud osade regeneratsioonivõime võrdlemiseks on kaks võimalust: 1) kasvatada taimi ette samaaegselt, ühesugustes tingimustes ja kultiveerida neilt eraldatud pistikuid erinevatel aegadel, seetõttu ka erinevates tingimustes; 2) kasvatada taimi ette erinevatel aegadel, et nad jõuaksid enam-vähem samaaegselt katseks vajaliku erineva vanuseni, ja kultiveerida pistikuid samaaegselt, ühesugustes tingimustes. Antud töös valiti viimane võimalus, sest pistikute kultiveerimisega seotud kõikumised välistingimustes mõjutavad tugevamalt katsetulemusi kui emataimede kasvutingimuste mõningane varieeruvus.

Lehtpistikute saamiseks lõigati lehed koos väikese leherootsu osaga žileti või habemenoa abil emataimelt, 5 - 10 mm kaugusel varrest (et vältida kaenalpungade ja nendega seotud algkudede sattumist pistiku ossa). Valiti vigastamata, normaalse kuju ja värvusega lehti. Koralltomati ja vääristubaka varre jaotamine ülemiseks, keskmiseks ja alumiseks osaks toimus silma järgi. Alumiste lehtede valikul praagiti välja kolletama hakanud lehed, ülemiste hulka ei ar-

vestatud kõrglehti. Pistikutena kasutati enamikul juhul järglehti, välja arvatud koralltomati alumised lehed, millised kujutasid endist esilehti. Noortelt vääristubaka taimedelt 3 - 4 pärislehe faasis lõigati pistikuteks kõige suurem ja enam väljakujunenud leht.

Varspistikuteks kasutati 2 - 6 cm pikkusi varretükke, millele jäeti külge 1 - 2 lehte (tubakal ainult ½ - ¼ ühest lehelabast). Pistikud lõigati nii, et lõikepinnad ei läbiks varresõlmeosi. Ka varspistikute lõikamisel toimus varre jaotamine ülemiseks ja alumiseks osaks silma järgi. Vegetatiivsetel taimedel lõigati ülemised pistikud mõne sentimeetri kauguselt varre tipust (varretipp kasvukuhikuga kõrvaldati), generatiivsetel taimedel - paar sentimeetrit allpool õisikuid. Alumised pistikud lõigati mõned sentimeetrid ülaltpoolt hüpokotüüli (idulehtede kinnituskohta). Tõusmete ja 3 - 4 pärislehe faasis opereeritud pistikute alumine lõikepind läbis hüpokotüüli.

Hüpokotüüli regeneratsiooni uurimiseks eemaldati vastavatel taimedel kogu varreosa kuni hüpokotüülini. Lõige teostati 3 - 5 mm allpool idulehti.

Juurpistikutena kasutati koralltomatil 2 - 3 cm pikkusi juuretükke, võililllel - 1 cm pikkusi juuretükke. Pistikud lõigati mõlemal juhul paari sentimeetri kauguselt juurekaelast.

Pistikuid kultiveeriti kasvuhoones klaaskatetega

külvikastides või laboratooriumi niiskuskambris kristallisaatorites. Kultiveerimiskeskkonnaks olid liiv ja muld: pealmiseks kihiks kuumutatud liiv, alumiseks - liiva ja kerge lehemulla segu. Esialgne juurdumine toimus seega ainult liivas. Kasvuaineid ei kasutatud. Temperatuur pistikute kultiveerimisel kõikus keskmiselt 20 - 25°C vahel, langedes mõnikord sügiseti ka madalamale.

Pistikute regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse iseloomustamiseks teostati vaatlusi kindlatel päevadel pärast pistikute emataimelt eraldamist ja arvestati välja regenereerunud pistikute protsent erinevates variantides. Et ei olnud võimalik vältida varieeruvust eri korduste katsetingimustes ega ka klonaalset varieeruvust katsematerjalis endas, osutus vajalikuks katseandmete statistiline läbitöötamine.

Usaldusväärsete järelduste saamiseks teostati algandmete statistilist analüüsi, kusjuures kasutati tavalisi statistilisi meetodeid. Statistiliseks usaldustasemeks valiti 5% nullhüpoteesi tõenäosus ($p = 0,05$). Kui nullhüpoteesi - hüpoteesi, et aritmeetiliste keskmiste erinevus või hajumiste erinevus või näitajate vaheline seos on juhuslik - tõenäosus p oli väiksem kui 5%, loeti nullhüpotees ebatõenäoliseks ja aritmeetiliste keskmiste või hajumiste erinevus või tunnustevaheline seos tõestatuks.

Aritmeetiliste keskmiste statistiliseks võrdlemiseks kasutati kahepoolset t-kriteeriumi. Kui eelnevalt oli erinevuse suund teoreetiliselt oletatav, kasutati ühepoolset t-kriteeriumi (Бейли, 1962, lk. 61). Töös on ühepoolse võrdluse puhul nullhüpoteesi tõenäosus tähistatud p_1-ga ja kahepoolse võrdluse puhul p_2-ga.

Erinevate rühmade regeneratsioonivõime võrdlemiseks kasutati χ^2-kriteeriumi 2 x 2 tabeli jaoks, vajaduse korral koos Yates'i parandusega (Бейли, 1962, lk. 83).

Pistikuteks kasutatava materjali päritolu (asukoht taime varrel) ja arengufaasi mõju regeneratsioonile selgitati üksikutel juhtudel veel kvalitatiivsete tunnuste dispersioonanalüüsiga (Плохинский, 1961, lk. 236).

Nõukogude statistilises kirjanduses seni kirjeldamata meetoditest kasutati ühendatud t-kriteeriumi G. Herdon'i järgi (1955). Kui kaks võrreldavat rühma alarühmade kaupa t-kriteeriumi alusel ei erinenud, ühendati seni arvutatud t-d järgmiselt:

$$u = \frac{t_1 + t_2 + \ldots \quad \ldots + t_k}{k},$$

kusjuures k on alarühmade arv ja kriitiliseks u väär-

tuseks on normaalse jaotuse vastavad kvantiilid. 5% usaldustaseme juures on ühepoolse võrdluse jaoks $u_1 = 1,64$ ja kahepoolse võrdluse jaoks $u_2 = 1,96$ kriitilisteks väärtusteks.

Kõrvuti makroskoopiliste vaatlustega fikseeriti materjali histoloogilisteks ja histokeemilisteks uurimusteks. Kokku teostati 622 fikseerimist ja valmistati ca 2000 püsipreparaati. Fiksaatorina kasutati Navašini ja Carnoy' segusid. Seerialõigud valmistati mikrotoomi abil, paksusega 9 - 12 μ. Histoloogilisteks uurimusteks värviti preparaate Heidenhaini raudhematoksüliiniga ja Giemsa lahusega. Hapendus-taandusprotsesside vahekorra iseloomustamiseks kasutati preparaatide värvimisel toluidiinsinist, nukleiinhapete dünaamika esiletoomiseks - metüülrohelise ja püroniin G segu (Прозина, 1960). Isoelektrilist täppi määrati Rudajeva poolt kohandatud Fischinger'i meetodil (Рудаева, 1957). Värvidena kasutati seejuures toluidiinsinist ja haput fuksiini, puhvrina - Mc Ilvaine'i lahust. Tärklisesisaldust määrati Lugoli lahusega.

Püsipreparaatidest tehti vajalikud mikrofotod.

EKSPERIMENTAALNE OSA

A. Makroskoopiliste vaatluste andmed

Regeneratsiooniprotsesside sõltuvuse määra mitmesugustest tingimustest iseloomustab kõige paremini silmaga nähtavate regeneraatide tekke suhteline kiirus ja hulk. Erinevatel tingimustel realiseerub regeneratsioonivõime erineval määral. Sobiv metoodika ja küllaldane katsematerjal võimaldavad leida seoseid vastavate tingimuste ja regeneratsiooni vahel. Sellest lähtudes iseloomustatakse ka antud töös taimede regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust kõigepealt silmaga nähtavate regeneraatide tekkimise kiiruse ja hulga järgi. Vanuselise sõltuvuse iseloomustamisel on abiks võetud statistiline analüüs.

Katsete tulemused leiavad kirjeldamist kasutatud taimeliikide järgi.

1. Katsed koralltomatiga

Koralltomati üksikute organite ja osade regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse võrdlemiseks jälgiti erinevalt kõrguselt võetud lehtede ja varreosade ning hüpokotüüli ja juureosade regeneratsiooni erinevatel ontoge-

neesi faasidel. Vaatluse alla võeti taimed kuni esimese viljumiseni. Vanemaid taimi esimesele viljumisele järgnenud aastatel ei olnud võimalik piiratud aja tõttu jälgida.

Lehtpistikud. Katsete püstitamisel seati eesmärgiks selgitada isoleeritud lehtede regeneratsioonivõime sõltuvust nii emataime vanusest kui ka nende asukohast varrel. Vaatluse alla võeti taimed vegetatiivse kasvu perioodi lõpul (vahetult enne õienuppude väljakujunemist) ja viljumise faasis. Lühiduse mõttes nimetatakse neid edaspidi lihtsalt vegetatiivseteks ja generatiivseteks taimedeks. Mõlemas taimede rühmas lõigati pistikuteks lehti varre ülemisest, keskmisest ja alumisest osast.

Katseid teostati kuues korduses, kokku 1787 pistikuga, 47 - 50 pistikut iga variandi üksikus korduses.

Enamik koralltomati lehtpistikutest moodustas lõikepinnal (s.t. leherootsu liivas oleval pinnal) suurema või väiksema kallusemügara ja tekitas adventiivjuuri. Juured tekkisid lõikepinna läheduses, tungides välja kas läbi leherootsu kattekoe või otse läbi kalluse (joon. 1). Osa lehtpistikutest moodustas kallusest adventiivvõsusid, millest edaspidi arenesid viljakandvad taimed (joon. 2). Juured kujunesid välja kahe-kolme nädala jooksul pärast lehtpistikute liiva asetamist, võsud ilmusid tavaliselt järgmise aasta kevadel.

Adventiivjuurte tekke vanuselise sõltuvuse ise-

Joon. 1.

Koralltomati lehtpistikud adventiivsete juurealgmetega.





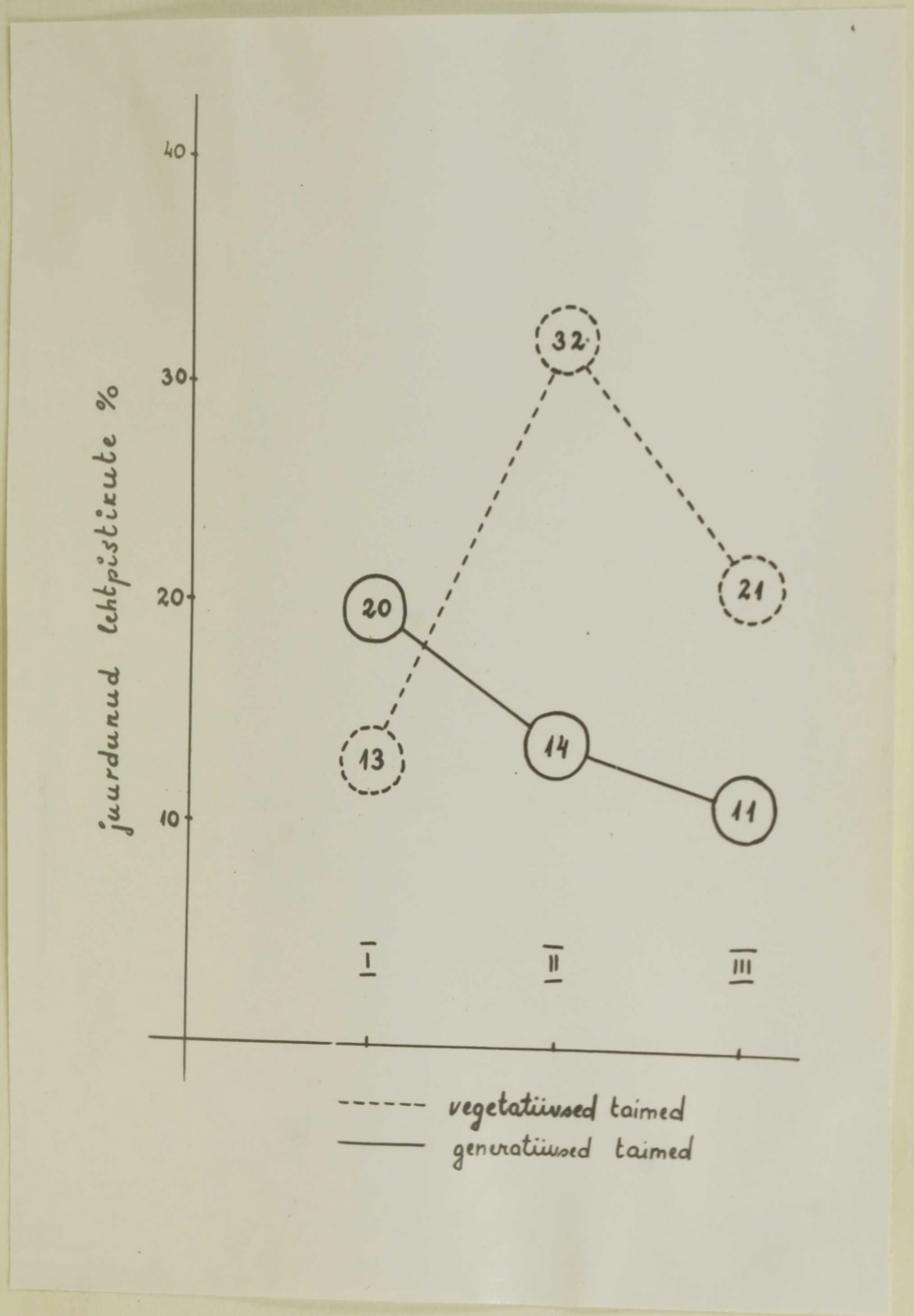
Joon. 2. Koralltomati lehtpistikud adventiivvõsudega.

loomustamiseks analüüsiti juurdumise protsenti kõikides katsevariantides 15. ja 30. päeval pärast lehtede ema-taimelt eraldamist. Kõigi kuue korduse lehtpistikute keskmised juurdumisprotsendid on esitatud joon. 3 ja 4[x]. Juba 15. päeval avaldub lehtpistikute juurdumisvõime sõltuvus nii emataime vanusest kui ka lehtede asukohast varrel. Eri katsevariantide iseloomustab erinev juurdumine.

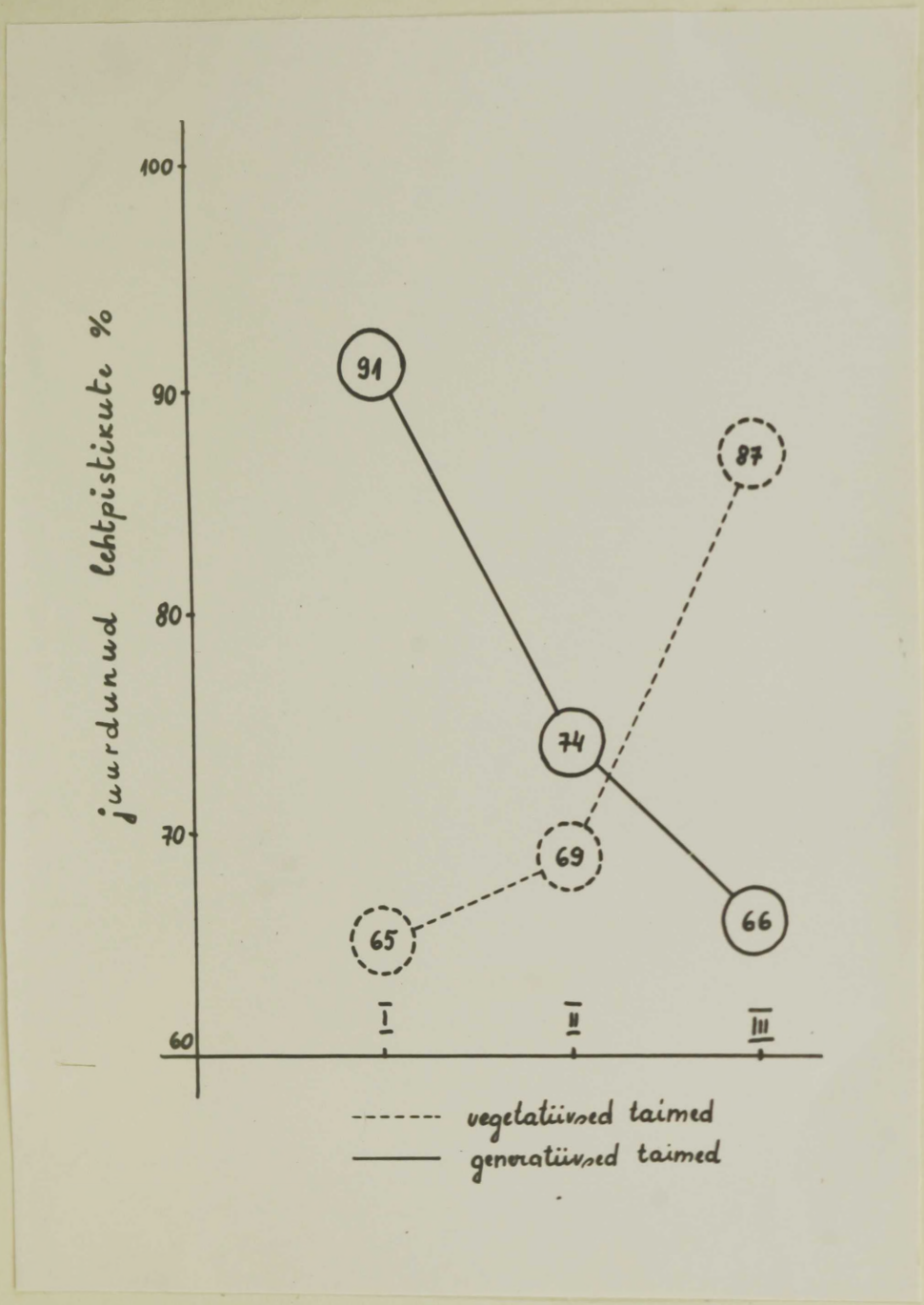
Vegetatiivsetel taimedel juurduvad 15. päevaks kõige paremini varre keskmisest osast eraldatud lehed, generatiivsetel taimedel - varre ülemisest osast eraldatud lehed. Vegetatiivsete taimede keskmised ja alumised lehed ületavad oma juurdumisvõimelt generatiivsete taimede vastavaid lehti, vegetatiivsete taimede ülemised lehed jäävad aga generatiivsete taimede ülemistest lehtedest juurdumisvõime poolest maha. Viimati mainitud tendentsi usaldatavust kontrolliti χ^2-kriteeriumi abil. Ilmnes, et vegetatiivsete ja generatiivsete taimede vastavalt kõrguselt lõigatud lehtede juurdumisvõime erinevus on statistiliselt usaldatav. Ülemistel lehtedel vastav $p < 5\%$, keskmistel lehtedel $p < 0{,}1\%$ ja alumistel lehtedel $p < 0{,}1\%$. Seega võib keskmistest juurdumisprotsentidest

---

[x] Antud ja kõigi järgnevate katsevariantide lähteandmed on esitatud tabelites töö lõpul.



Joon. 3. Koralltomati lehpistikute juurdumine 15. päeval. I - ülemised lehed, II - keskmised lehed, III - alumised lehed.



Joon. 4. Koralltomati lehtpistikute juurdumine 30. päeval. I - ülemised lehed, II - keskmised lehed, III - alumised lehed.

tulenevaid tendentse 15. päeva juurdumisvõimes usaldusväärseteks lugeda.

30. päeval säilub koralltomati lehtpistikute juurdumisvõime sõltuvus emataime vanusest ja asetusest varre rel. Nimetatud sõltuvus avaldub aga mõnevõrra erineval kujul, võrreldes 15. päeval kindlaks tehtud seaduspärasustega. Generatiivsete taimede ülemiste, keskmiste ja alumiste lehtede juurdumisvõimes säilub 15. päeval täheldatud suhe - juurdumisvõime basipetaalne langus varre ulatuses. Vastava suhte usaldatavust kinnitab χ^2-kriteerium:

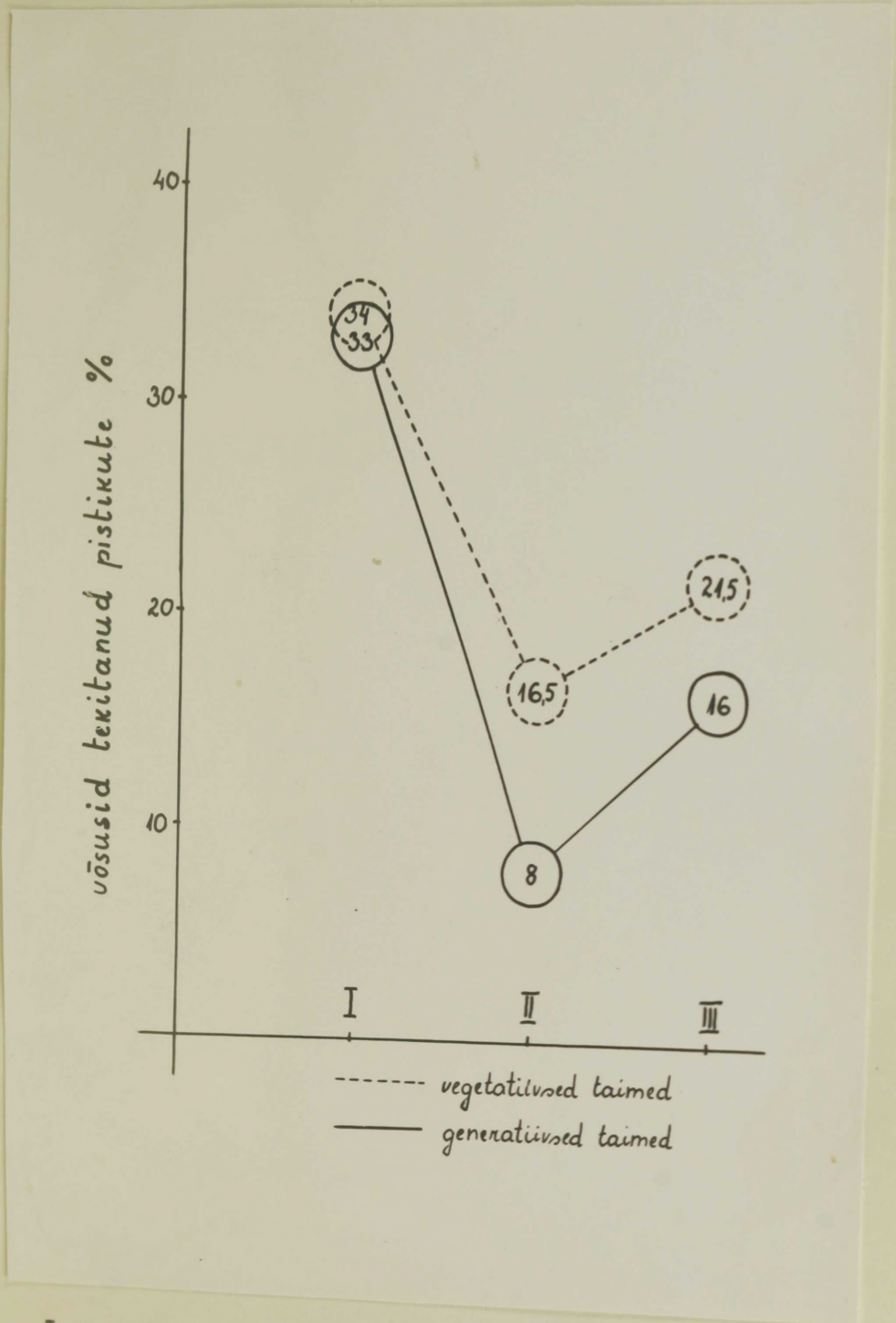
$$\chi^2 = 44, \quad df = 2, \quad p \ll 0{,}1\%.$$

Tunduvalt erineb 30. päeval 15. päeva andmetega võrreldes vegetatiivsete taimede erinevalt kõrguselt eraldatud lehtede juurdumise intensiivsus. Nagu näitab joon. 4, tõuseb lehtede juurdumisvõime varre ulatuses basipetaalselt. 15. päeval täheldatud suhe ei säilu. Lehtede juurdumisvõime basipetaalset tõusu kinnitab ka χ^2-kriteerium:

$$\chi^2 = 43, \quad df = 2, \quad p \ll 0{,}1\%$$

Jooniselt 4 võib lugeda veel ühe seaduspärasuse: generatiivsete taimede lehtede üldine juurdumisvõime ületab mõnevõrra vegetatiivsete taimede lehtede üldist juurdumisvõimet. Generatiivsete taimede ülemiste, keskmiste ja alumiste lehtede keskmine juurdumisprotsent on 77, vegetatiivsetel taimedel vastavalt 74. Erinevust võib usaldatavaks lugeda. Vastavast arvutusest ilmneb, et

$$\chi^2 = 3{,}91, \quad df = 1, \quad p < 5\%.$$



Joon. 5. Adventiivvõsude moodustumine koralltomati lehtpistikutel. I - ülemised lehed, II - keskmised lehed, III - alumised lehed.

Koralltomati lehti iseloomustab täielik regeneratsioonivõime, s. t. nad suudavad taastada terve taime, tekitades adventiivjuurte kõrval ka adventiivvõsusid. Adventiivvõsude tekkimise sõltuvust taime vanusest ja lehtede asetusest varrel jälgiti neljas korduses. Katsete tulemused on esitatud joonisel 5. Vegetatiivsete taimede lehtede adventiivvõsude moodustamise võime(ülemisi, keskmisi ja alumisi lehti eraldi arvestamata) näib olevat veidi suurem generatiivsete taimede lehtede omast. Varre ulatuses käituvad lehed mõlemas faasis ühesuguselt: regeneratsioonivõime langeb keskmistel lehtedel ülemistega võrreldes ja tõuseb mõnevõrra uuesti alumistel lehtedel. Et adventiivvõsude formeerumine nõuab pikemat aega ja võimalus kasvutingimuste varieerumiseks on tunduvalt suurem kui juurte tekkimisel, kõiguvad adventiivvõsude tekke protsendid üksikutes kordustes veelgi rohkem kui juurte omad. Järelduste tegemist raskendab ka asjaolu, et ei suudetud luua võsude kujunemiseks kõige optimaalsemaid tingimusi. Millega muidu seletada fakti, et soodsa suve puhul adventiivvõsud juba samal aastal, 2 - 3 kuud pärast operatsiooni tekkisid (näit. 1961. aastal). Kõik see teeb adventiivvõsude tekke vanuselise sõltuvuse iseloomustamisel statistilise analüüsi hädavajalikuks.

χ^2-kriteerium näitab, et ülemiste lehtede võsumise võime ületab nii vegetatiivsetel kui ka generatiivsetel taimedel oluliselt keskmiste ja alumiste lehtede oma.

Tõenäosus, et ülemised ja alumised lehed vegetatiivsetel taimedel vaid juhuslikult erinevad, on väiksem kui 1%. Generatiivsetel taimedel vastav p 0,1%. Ülemiste ja keskmiste lehtede vaheline erinevus on veelgi suurem. Arusaamatuna tundub võsumisvõime tõus alumistel lehtedel keskmistega võrreldes, eriti generatiivsete taimede osas. χ^2-kriteerium aga tõestab erinevuse just generatiivsete taimede alumiste ja keskmiste lehtede võsumisvõimes:

$$\chi^2 = 5{,}56, \quad df = 1, \quad p < 5\%.$$

Vegetatiivsete taimede suhtes jääb vastav erinevus tõestamata:

$$\chi^2 = 1{,}44, \quad df = 1, \quad p > 20\%.$$

Jääb veel küsimus vegetatiivsete ja generatiivsete taimede üldise võsumisvõime erinevusest. Ka sellele annab -kriteerium jaatava vastuse:

$$\chi^2 = 4{,}96, \quad df = 1, \quad p < 5\%.$$

Seega: vegetatiivsete taimede lehtede keskmise võsumisprotsendi (24,0) erinevust generatiivsete taimede lehtede keskmisest võsumisprotsendist (20,4) võib usaldatavaks lugeda.

Koralltomati lehtede võsumisvõime võrdlemine juurdumisvõimega näitab, et nende protsesside sõltuvus emataime vanusest ja lehtede asetusest varrel kannab mõnevõrra erinevat iseloomu. Vegetatiivsete taimede lehtede keskmine võsumisvõime ületab statistiliselt usaldatavalt generatiivsete taimede lehtede võsumisvõimet. Juurdumisvõime poolest ületavad generatiivsete taimede lehed

vegetatiivsete taimede omi. Varre ulatuses muutub adventiivvõsude moodustumise võime nii generatiivsetel kui ka vegetatiivsetel taimedel ühesuguselt, samasuunaliselt. Muutused juurdumisvõimes osutuvad aga vaadeldavatel ontogeneesi faasidel varre ulatuses erisuunalisteks. Kokkuvõttes tuleb kõige suurema regeneratsioonivõimega lehtedeks lugeda ülemisi lehti viljunud taimedelt: nad paistavad silma nii juurdumis- kui võsumisvõime poolest.

Lehtpistikutest tekkinud regeneraatide arengut jälgiti kuni esimese viljumiseni. Ilmnes, et viljunud taimedelt eraldatud lehed moodustavad tunduvalt varem õitsvaid regeneraate kui vegetatiivsete taimede lehed. Tulemus on kooskõlas kirjanduses levinud seisukohaga, mille järgi emataime üldine morfoloogilis-anatoomiline ja arengulis-füsioloogiline olek määrab regeneraatide arengu iseloomu (Doposcheg-Uhlar, 1911; Goebel, 1905; Hagemann, 1931; Ефейкин, 1940; Юсуфов, 1959 jt.). T. A. Kaspirova (Каспирова, 1953) avaldab arvamust, et mida lähemal asuvad lehed generatiivsetele organitele, seda kiiremini õitsevad nende regeneraadid.

Üldiselt jõuavad regeneraadid märgatavalt kiiremini õitsemiseni kui normaalsed seemneist kasvanud taimed. Normaalselt hakkab koralltomat õitsema 3 - 4 kuud pärast idanemist, regeneraadid aga 1 - 2 kuud pärast kallusest tekkimist.

Varspistikud. Koralltomati varreosade regeneratsiooni jälgiti neljas erinevas ontogeneesi faasis: 1) vegetatiivse kasvu perioodi alguses (3-4 päristehe faasis), 2) vegetatiivse kasvu perioodi lõpul (enne õienuppude väljakujunemist), 3) generatiivse perioodi alguses (õienuppude faasis) ja 4) generatiivse perioodi lõpul (viljumise faasis). Kolmel viimasel juhul lõigati pistikuid nii varre ülemisest kui ka alumisest osast. Katsed viidi läbi viies korduses, 20-75 pistikut iga korduse üksikvariandis. Kokku vaadeldi 1239 varspistiku regeneratsiooni.

Regeneratsiooni käigus tekkis varspistikute basaalsele lõikepinnale 5 - 10 päeva jooksul kallus. Vanuselist sõltuvust kalluse tekke protsessis ei täheldatud. Erinevates faasides lõigatud pistikud ei erinenud märgatavalt kalluse moodustamise võime poolest. Mõnevõrra kiiremini kujunes kallus välja varre ülemisest osast lõigatud pistikutel, milliseid iseloomustab nõrk puitumine ja suhteliselt suur parenhüümkoe hulk.

Üsna korrapärane seos valitseb kalluse ja adventiivjuurte tekke vahel. Rikkaliku kalluse moodustumisel aeglustub juurte teke ja vastupidi. Sellisele vastandliku iseloomuga suhtele juurte ja kalluse vahel viitab oma töös ka T. A. Kaspirova (Каспирова, 1953) . Adventiivjuured tulevad nähtavale varspistikute basaalse otsa läheduses, tungides mõnikord välja läbi lõikepinda katva

kallusemägara (joon. 6). Sisemist seost adventiivjuurte tekkel kallusega ei ole (vt. lk. 105).

Enamik juurtest tekkis 10 - 30 päeva jooksul pärast varreosade paigutamist vastavasse kultiveerimiskeskkonda. Apikaalne lõikepind tavaliselt korgistus, moodustamata regeneratiivseid võsusid. Võsud arenesid pistikute külge jäänud kaenalpungadest. Et apikaalsel lõikepinnal adventiivvõsude moodustumise võime olemas on, seda tõendavad need üksikud juhud, mil see võime realiseerus (joon. 7 ja 8). Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse iseloomustamiseks neid üksikuid juhte arvesse võtta ei saanud.

Regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust analüüsiti varspistikute juurdumise intensiivsuse alusel, võttes arvesse peamiselt 30. päeval pärast operatsiooni saadud andmed. Juurdumisprotsent tehti kindlaks ka 15. päeval pärast operatsiooni. Need andmed osutusid aga niivõrd vasturääkivaiks, et nende põhjal ei olnud võimalik mingisuguseid seoseid leida. Ka ei olnud erinevate variantide varspistikute esialgsel juurdumise ulatusel kuigi palju ühist lõpliku juurdumisprotsendiga (30. päeva andmeid võib praktiliselt lõplikeks pidada, pärast seda juurdumisprotsent märgatavalt ei muutu).

Kõikide katsevariantide viie korduse keskmised juurdumisprotsendid on esitatud tabelis 1. Juba pealiskaudne pilk tabelile lubab öelda, et koralltomati varreosi



Joon. 6.
Koralltomati varspistik läbi kalluse tunginud adventiivjuurtega.



Joon. 7.
Koralltomati varspistik adventiivse leheealgmega apikaalsel lõikepinnal.



Joon. 8.
Korall-tomati varspistik adventiivsete leheal-gmetega apikaalsel lõikepinnal.



Joon. 9.
Korall-tomati regenereerunud varspistikud 2,5 kuud pärast operatsiooni: vasakpoolne - õienuppude faasist, parempoolne - viljumise faasist.

Tabel 1.

Koralltomati varspistikute keskmine juurdumisprotsent

Pistikute iseloomustus	Emataime arengufaas			
	Veget. perioodi algus	Veget. perioodi lõpp	Gener. perioodi algus	Gener. perioodi lõpp
Pistikud varre ülemisest osast	-	91,0	82,9	85,1
Pistikud varre alumisest osast	-	97,5	95,9	93,2
Keskmine % varre ulatuses	93,1	94,3	89,2	88,8

iseloomustab tugev juurdumisvõime kogu taime ulatuses ja kõikidel vaadeldud ontogeneesi faasidel. Nii vanusega kui ka kõrgusega seotud muutused juurdumise intensiivsuses osutuvad üsna väikesteks.

Erinevuste vähesusest hoolimata võib keskmiste andmete põhjal teha mõningad järeldused juurdumisvõime dünaamika kohta arengufaaside jooksul ja varre ulatuses. Kõigepealt paistab, et katseis käsitlemist leidnud faaside vältel toimub väike langus varreosade üldises (keskmises) juurdumisvõimes. Keskmised juurdumisprotsendid (93, 94, 89, 89) erinevad küll väga vähe, kuid statistiline analüüs χ^2-kriteeriumi abil tõestab nimetatud tendentsi tõenäosust:

$$\chi^2 = 8{,}99, \qquad df = 3, \qquad p \approx 3\%.$$

Langus juurdumisvõimes esineb praktiliselt üleminekul vegetatiivselt perioodilt generatiivsele perioodile. Nimetatud perioodide endi ulatuses olulisi erinevusi ei ole.

Selgemini ilmneb keskmiste juurdumisprotsentide võrdlemisel teine üldine seaduspärasus: varre alumisest osast lõigatud pistikud ületavad kõikides faasides oma juurdumisvõime poolest varre ülemisest osast lõigatud pistikuid. Seda kinnitab ka χ^2-kriteerium. Vegetatiivse perioodi lõpul lõigatud alumiste ja ülemiste varspistikute juurdumise võrdlusest saame, et

$\chi^2 = 7{,}23, \quad df = 1, \quad p = 1{,}5\%.$

Generatiivse perioodi alguses lõigatud pistikute võrdlemisel on need näitajad vastavalt:

$\chi^2 = 9{,}52, \quad df = 1, \quad p = 0{,}2\%;$

generatiivse perioodi lõpus lõigatud pistikute võrdlemisel:

$\chi^2 = 6{,}20, \quad df = 1, \quad p = 1{,}5\%.$

Kõikide nimetatud faaside ülemiste ja alumiste pistikute võrdlus kokku annab järgmise tulemuse:

$\chi^2 = 22{,}95, \quad df = 3, \quad p = 0{,}02\%.$

Seega võib öelda, et varre alumisest osast lõigatud pistikute suurem juurdumisvõime on hästi tõestatud.

Vegetatiivse paljundamise seisukohalt väärivad kõige suuremat tähelepanu varre alumisest osast lõigatud pistikud vegetatiivse perioodi lõpul ja generatiivse

perioodi alguses, s.t. umbes õienuppude kujunemise perioodil. Nimetatud pistikuid iseloomustab kõige suurem ja ühtlasem juurdumisvõime.

Varspistikutest arenesid normaalsed viljakandvad taimed. Regeneraatide edasise arengu järgimisel selgus, et kõige kiiremini hakkavad õitsema õienuppude faasis lõigatud pistikute regeneraadid. Teistes faasides (ka viljumise faasis) lõigatud pistikuid iseloomustab tugevam vegetatiivne kasv ja õitsemise märgatav hilinemine (joon. 9).

Üks katsete seeria teostati ca 5 - 10 mm pikkuste sõlmevahedega, mis ei sisalda ühtegi lehte ega kaenalpunga. Sõlmevahed lõigati õitsemise ajal varre ülemisest ja alumisest osast. Osa sõlmevahesid paigutati kultiveerimiskeskkonda tagurpidi asendis, morfoloogiliselt ülemise pinnaga liiva sisse. Kokku jälgiti 225 pistiku regeneratsiooni.

Katsete tulemused. Varre ülemisest osast lõigatud sõlmevahed moodustasid ülemisel lõikepinnal vähesel määral (10 % ulatuses) adventiivvõsusid, alumisel (liivas asetseval) pinnal juuri ei tekkinud. Varre alumisest osast lõigatud sõlmevahed tekitasid ülemisel lõikepinnal 54% ulatuses adventiivvõsusid ja alumisel lõikepinnal - 25% ulatuses adventiivjuuri.

Katsed sõlmevahedega tõendavad kujukalt, et varspistikute apikaalne pind on võimeline adventiivvõsusid

moodustama, kui puuduvad kaenalpungad. Varre ülemisest ja alumisest osast lõigatud sõlmevahede regeneratsiooni võrdlemine kinnitab eespool tehtud järeldust: varre alumisi osi iseloomustab suurem regeneratsioonivõime. Seda võib öelda nii juurdumise kui ka võsumise suhtes.

Tagurpidi asetatud pistikutel jälgiti peamiselt polaarsuse avaldumist regeneratsioonis: kas võsud tekivad alati morfoloogiliselt ülemisel ja juured morfoloogiliselt alumisel pinnal. Kirjanduses esineb selles suhtes vasturääkivaid seisukohti. Ühed autorid väidavad, et taimede polaarsus on labiilne, pöörduv nähtus (Czaja, 1935; Doposcheg-Uhlar, 1911; Василевская, 1937), teiste arvates võib polaarsust küll mõningates tingimustes alla suruda, kuid mitte kaotada (Goebel, 1905; Warmke, 1950). Antud töös läbi viidud katsed andsid järgmisi tulemusi. Tagurpidi asetatud pistikud varre ülemisest osast moodustasid vähesel määral adventiivvõsusid mõlemal lõikepinnal. Liivas asetseval (morfoloogiliselt ülemisel) pinnal tekkis neid 9%-l pistikuist, õhus asetseval (morfoloogiliselt alumisel) pinnal tekkis neid 3%-l pistikuist (joon. 10). Juuri ei tekkinud kummagi lõikepinna läheduses. Varre alumisest osast lõigatud pistikutest moodustas 19% adventiivvõsusid morfoloogiliselt ülemisel pinnal ja 4% - adventiivvõsusid morfoloogiliselt alumisel lõikepinnal. Kaheksa protsenti alumistest sõlmevahedest tekitas tagurpidi asendis ka ad-



Joon. 10. Koralltomati tagurpidi kultiveeritud varspistik adventiivvõsuga morfoloogiliselt alumisel lõikepinnal.



Joon. 11. Koralltomati regenereerunud hüpokotüülid 2,5 kuud pärast operatsiooni: vasakpoolne - õienuppude faasist, parempoolne - 3-4 pärislehe faasist.

ventiivjuuri. Juured tekkisid liivas asetseval (morfoloogiliselt ülemisel) pinnal.

Nagu näha, säiluvad tagurpidi asendis kultiveerimisel sõlmevahedele iseloomulikud suhted regeneratsioonis: 1) varre alumisest osast lõigatud sõlmevahede suurem regeneratsioonivõime; 2) juurdumise puudumine varre ülemisest osast lõigatud sõlmevahedel. Tagurpidi asendis kultiveerimine toob aga kaasa mõningad kõrvalekaldumised normaalsest polaarsest regeneratsioonist. Erilist tähelepanu väärib asjaolu, et apolaarsust esineb ka juurte tekkel. Loetakse ju polaarsust juurte moodustumisel eriti stabiilseks nähtuseks.

Hüpokotüül. Koralltomati hüpokotüüli regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kindlakstegemiseks võrreldi taimi samades arenguastmeis kui varspistikute puhul, s.t. vegetatiivse perioodi alguses ja lõpus, generatiivse perioodi alguses ja lõpus. Katseid teostati samuti viies korduses, kokku 802 taimega, 20-75 taime iga variandi ühes korduses.

Regeneratsiooni käigus tekkisid kõigi nelja variandi (s.t. nelja erineva arengufaasi taimede) hüpokotüülide lõikepindadel adventiivvõsud. Paar päeva pärast operatsiooni ilmus kambiumi ja floeemi ringi kohale valkjas-rohekas, veidi üle lõikepinna ulatuv haavakude - kallus. Kallusest diferentseerusid pungad, mis andsid alguse adventiivlehtedele. Adventiivseid lehealg-

meid tekkis pärjana kogu kalluserõnga ulatuses. Edaspidise arengu käigus kujunesid mõned neist võsudeks (joon. 11). Taastusid normaalselt õitsvad ja viljakandvad taimed.

Regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust analüüsiti võsusid moodustunud hüpokotüülide protsendi järgi erinevatel arengufaasidel. Viie korduse keskmised võsumisprotsendid 15. ja 30. päeval pärast operatsiooni on esitatud joon. 13. Adventiivvõsude moodustumise keskmine protsent näitab tõusu generatiivse perioodi alguses ja langust generatiivse perioodi lõpus. 15. ja 30. päeva andmeis ei ole olulist lahkuminekut, muutuste kõver on mõlemal juhul ühesuguse iseloomuga.

Regeneratsioonivõime tõus generatiivse perioodi alguses (eelneva vegetatiivse perioodiga võrreldes) tuleb täiesti usaldatavaks lugeda. Generatiivse perioodi algust iseloomustava võsumisprotsendi võrdlus vegetatiivse perioodi alguse võsumisprotsendiga χ^2-kriteeriumi abil näitab, et erinevuse juhuslikkuse tõenäosus

$$p = 0{,}5\% \qquad (\ \chi^2 = 8{,}133;\quad df = 1).$$

Küsitavana tundub esimesel pilgul võsumisprotsendi langus vegetatiivse perioodi lõpul (vegetatiivse perioodi algusega võrreldes). 15. päeval see erinevus puudub, avaldudes alles 30. päeva vaatlustes. Vastav statistiline analüüs lubab

nimetatud langust usaldatavaks pidada:

$\chi^2 = 6{,}6, \quad df = 1, \quad p = 1\%.$

Seega langeb koralltomati hüpokotüüli regeneratsioonivõime vegetatiivse perioodi lõpuks, tõuseb generatiivse perioodi alguses, saavutab maksimumi ja langeb uuesti generatiivse perioodi lõpus, viljumise faasis.

Sama taime erinevate organite regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse võrdlemise seisukohalt pakub huvi koralltomati hüpokotüüli võrdlemine varspistikutega (eriti pistikutega varre alumisest osast). Vegetatiivse perioodi alguses saab lühikese varre tõttu ühest taimest lõigata ainult ühe pistiku, kusjuures pistiku basaalne lõikepind läbib hüpokotüüli. Seega vastab selles arengufaasis lõigatud pistikute alumine lõikepind anatoomiliselt täiesti samas faasis opereeritud hüpokotüülide lõikepinnale. Ühel juhul jääb see lõikepind ainult õhu kätte ning moodustab adventiivvõsusid, teisel juhul satub lõikepind liiva ning tema läheduses tekivad adventiivjuured. Keskmine regenereerumisprotsent osutub mõlemal juhul võrdseks - 93. Järgnevatel arengufaasidel saab varre pikenemise tõttu lõigata eraldi pistikuid varre alumisest ja ülemisest osast. Ühtlasi ei läbi alumise varspistiku basaalne lõikepind enam hüpokotüüli, vaid epikotüüli. See toob kaasa ka erinevused vastavate osade regeneratsioonivõimes. Kõikidel juhtudel erineb varspistikute (ka alumiste) regenereerumisprotsent vastava

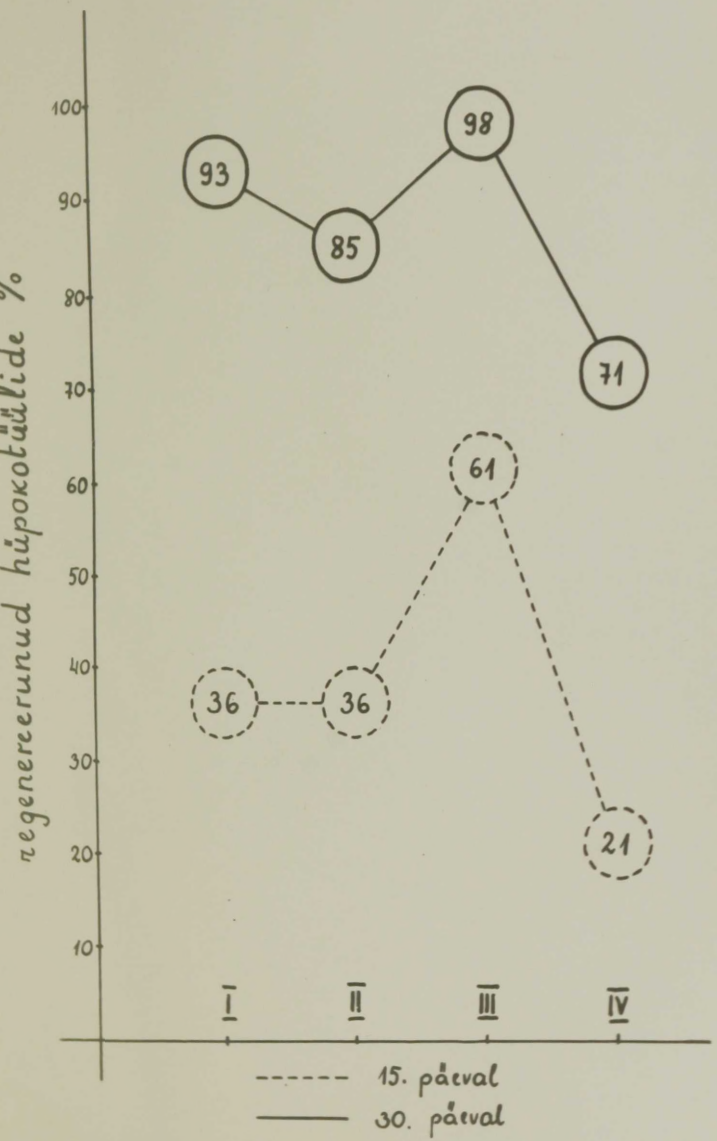
arengufaasi hüpokotüülide regenereerumisprotsendist. Erinevaks osutub ka regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse dünaamika. Varre alumisest osast lõigatud pistikute regeneratsioonivõime tõuseb vegetatiivse perioodi lõpuks (algusega võrreldes), hüpokotüüli regeneratsioonivõime selleks ajaks mõnevõrra langeb. Generatiivse perioodi saabumisega alumiste varspistikute regeneratsioonivõimes olulist muutust ei toimu, hüpokotüüli regeneratsioonivõime tõuseb aga märgatavalt. Viljumise faasis langeb hüpokotüüli regeneratsioonivõime tunduvalt suuremal määral kui varre alumisest osast lõigatud pistikutel (vastavalt 98%-lt 71%-le ja 96%-lt 93%-le).

Koralltomati hüpokotüüli ja varreosade regeneratsiooni vanuselise sõltuvuse võrdlus näitab, et sama taime erinevate organite ja osade regeneratsiooniprotsessid sõltuvad vanusest erineval määral. Regeneratsiooni vanuseline sõltuvus avaldub erinevatel organitel erineval viisil.

Juurpistikud. Katsed koralltomati juurpistikutega ebaõnnestusid. Ei vegetatiivse perioodi lõpul ega viljumise ajal eraldatud pistikud ei andnud regeneraate. Nende katsete alusel ei taheta väita, et koralltomati juurtel üldse puuduks regeneratsioonivõime. See võime on aga nähtavasti tunduvalt väiksem kui vartel ja lehtedel ning selle esilekutsumiseks on vaja leida sobivamaid tingimusi. Üheks segavaks faktoriks, nagu hiljem selgus, osutus opereerimisviis - kahepoolne lõikepind.



Joon. 12. Koralltomati juur adventiivse lehealgmega lõikepinnal.



Joon. 13. Adventiivvõsude moodustumine koralltomati hüpokotüülidel. I - vegetatiivse perioodi algus, II - vegetatiivse perioodi lõpp, III - generatiivse perioodi algus, IV - generatiivse perioodi lõpp.

Väikese arvu taimede juures prooviti esile kutsuda ühepoolse lõikepinnaga juurte regeneratsiooni ja see mõningail juhtudel õnnestuski. Juurtel eemaldati ainult maapealne taimeosa, juure alumine, mullas olev osa jäeti vigastamata. Ülemisel lõikepinnal, mis ulatus ca 1 cm võrra üle mullapinna välja, tekkisid mõnel juhul adventiivvõsud - nagu hüpokotüülilgi (joon. 12). Suuremas ulatuses ei olnud nimetatud katseid enam võimalik korrata.

2. Katsed väristubakaga

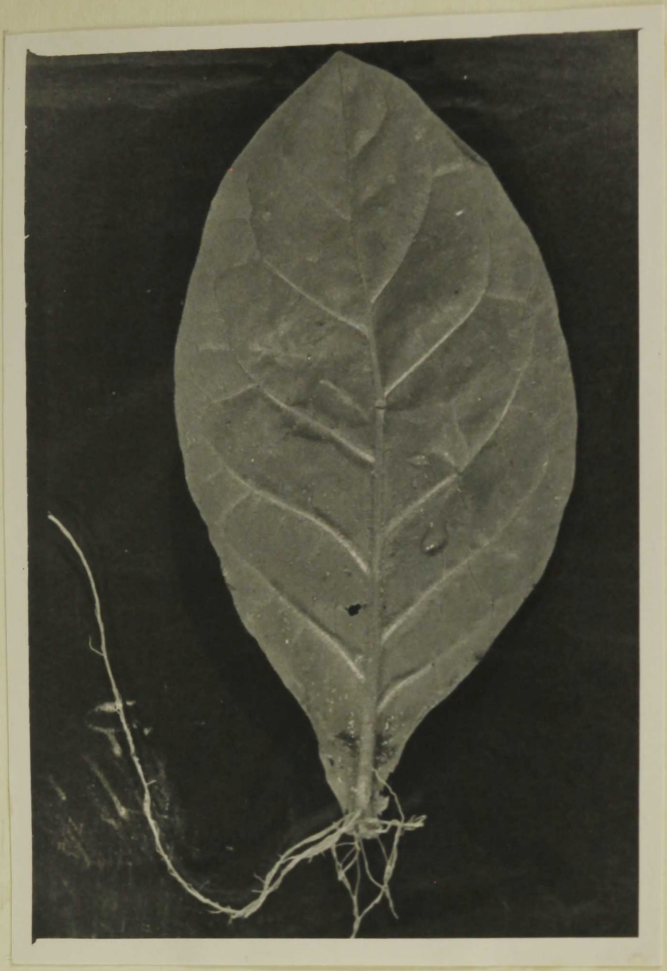
Väristubaka regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse võrdlemiseks vaadeldi erinevalt kõrguselt lõigatud lehtede ja varreosade regeneratsiooni erinevatel ontogeneesi faasidel.

Lehtpistikud. Sarnaselt koralltomatiga pöörati väristubaka lehtede regeneratsiooni jälgimisel peamine tähelepanu kahele küsimusele: 1) millisel määral sõltub väristubaka lehtede regeneratsioonivõime emataime vanusest ja 2) kuidas muutub regeneratsioonivõime sõltuvalt lehtede asetusest varrel. Lehti lõigati pistikuteks vegetatiivse perioodi algul (3-4 lehe faasis), vegetatiivse perioodi lõpul (täiskasvanud taimedelt enne õitsemist) ja generatiivsel perioodil (õitsemise-viljumise faasis). 3 - 4 lehe faasis kasutati pistikuteks noorte taimede

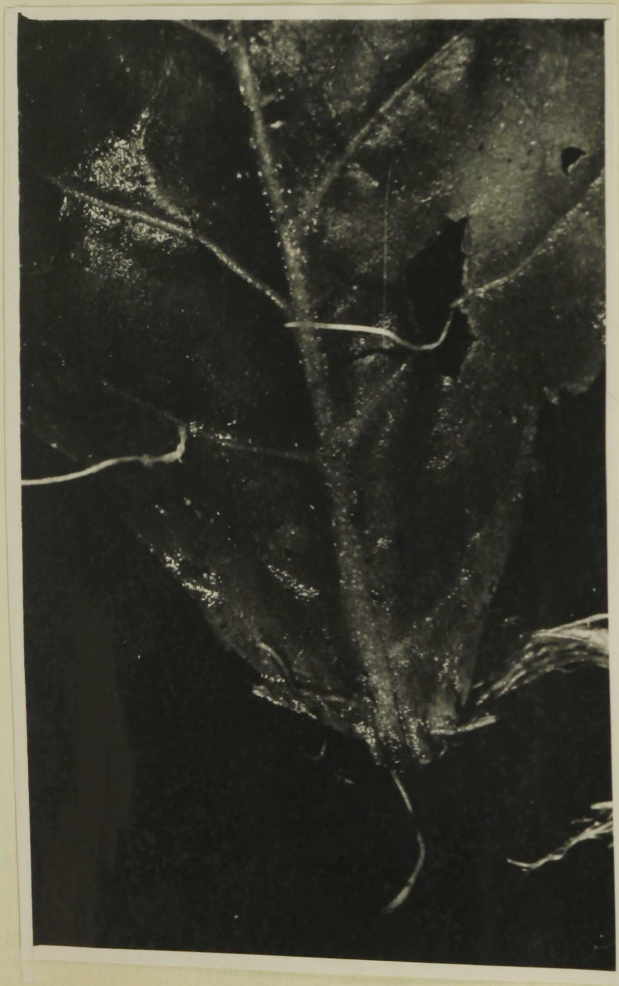
kõige suuremaid ja enam välja kujunenud lehti. Vegetatiivse perioodi lõpul ja generatiivsel perioodil võeti lehti kolmest erinevast varreosast: alumisest, keskmisest ja ülemisest. Katseid teostati neljas korduses, kokku 960 pistikuga, 20 - 100 pistikut iga variandi üksikus korduses.

Vääristubaka lehtede väline regeneratsiooni käik sarnaneb üldiselt koralltomati lehtede omale. Liivas asetseval lõikepinnal moodustub kallus, lõikepinna läheduses aga adventiivjuured (joon. 14). Lisajuured tekivad enamasti 7 - 20 päeva jooksul pärast lehtpistikute liiva asetamist. Mõnel juhul kujunevad lisajuured lehelabal, vigastatud juhtkimpude läheduses (joon. 15). Adventiivvõsusid kolme esimese aasta katsetes ei saadud, ei õnnestunud lehtpistikuid järgmise kevadeni säilitada. Pistikud hukkusid enamasti detsembrikuus. 1962. a. suvel üles pandud lehtpistikud püsisid aga järgmise kevadeni ning moodustasid vähesel määral adventiivvõsusid (joon. 16).

Lehtpistikute juurdumisprotsent fikseeriti 15. ja 30. päeval pärast pistikute liiva asetamist. Et nimetatud vaatluspäevadel eri variantidest pistikute juurdumisprotsendi omavahelises suhtes olulisi lahkuminekuid ei esinenud, võib piirduda ainult 30. päeva andmete analüüsiga. Nelja korduse keskmised juurdumisprotsendid on esitatud tabelis 2.



Joon. 14. Väärtubaka lehtpistik adventiivjuurtega lõikepinna lähedal.



Joon. 15. Väärtubaka lehtpistik adventiivjuurtega lehelabal.

Joon. 16.
Vääristubaka lehtpistik adventiivvõsuga.



Joon. 17.
Võilille lehtpistikud adventiivjuurtega.



Tabel 2.

Väristubaka lehtpistikute keskmine juurdumisprotsent

Lehtede asetus varrel	Emataime arengufaas		
	Veget. perioodi algus	Veget. perioodi lõpp	Gener. periood
Ülemised	-	92,6	71,3
Keskmised	-	41,1	20,5
Alumised	-	13,8	3,2
Keskmine juurdumise % varre ulatuses	62,0	50,0	31,6

Keskmiste juurdumisprotsentide võrdlemise alusel võib öelda, et väristubaka lehtede regeneratsioonivõime langeb pidevalt ontogeneesi jooksul. 3 - 4 lehe faasis on keskmine juurdumisprotsent 62,0, vegetatiivse perioodi lõpul - 50,0 (ülemisi, alumisi ja keskmisi lehti kokku arvestades) ja generatiivsel perioodil vastavalt 31,6. Varre ulatuses langeb lehtede juurdumisvõime nii vegetatiivsel kui ka generatiivsel perioodil samasuunaliselt - basipetaalselt. Nimetatud tendentsi kinnitab väga hästi ka matemaatiline analüüs χ^2-kriteeriumiga, mille järgi

$\chi^2 = 138,6$, $df = 2$ ja $p \ll 0,1\%$.

Juurdumise intensiivsuse järgi võib kõiki katses

kasutatud variante reastada järgmiselt:

1. ülemised lehed vegetatiivse perioodi lõpust
2. ülemised lehed generatiivsest perioodist
3. noored lehed vegetatiivse perioodi algusest
4. keskmised lehed vegetatiivse perioodi lõpust
5. keskmised lehed generatiivsest perioodist
6. alumised lehed vegetatiivse perioodi lõpust
7. alumised lehed generatiivsest perioodist.

Seega väärivad praktilisest seisukohast kõige suuremat tähelepanu ülemised lehed täiskasvanud taimedelt vegetatiivse perioodi lõpul.

Katsetulemustest järeldub, et väristubaka lehtede juurdumine oleneb nii emataime vanusest kui ka asukohast varrel. Võib tekkida küsimus, milline sõltuvus on regeneratsiooni seisukohalt olulisem. Keskmiste juurdumisprotsentide võrdlus lubab püstitada hüpoteesi, mille järgi väristubaka lehtede juurdumine sõltuvus kõrgusest (asukohast varrel) on suurem kui sõltuvus emataime vanusest.

Vegetatiivse perioodi lõpu ja generatiivse perioodi kohta saadud andmete dispersioonanalüüs näitab, et varieeruvus väristubaka lehtede juurdumise intensiivsuses on tingitud:

2,7% - ontogeneesi faasist ($p < 0,1\%$)
40,2% - asukohast varrel ($p < 0,1\%$)
0,8% - faasi ja kõrguse koosmõjust ($p < 1\%$)
56,3% - teistest faktoritest

Kui juurde arvestada ka 3 - 4 päristehe faasi andmed (kusjuures ei saa samaaegselt enam arvestada kõrguse mõju) , faasi mõju osatähtsus mõnevõrra suureneb. Faasist on sel juhul tingitud 6,0% juurdumisvõime muutlikkusest ($p \ll 0{,}1\%$) ja muudest teguritest - 94,0%. Nimetatud parandus eespool mainitud seaduspärasust ei muuda. Võib seega väita, et vääristubaka lehtede juurdumine sõltub rohkem nende asukohast varrel kui emataime vanusest.

Koralltomati lehtedega võrreldes iseloomustab vääristubaka lehti juurdumisvõime suurem varieeruvus (eriti varre ulatuses). Kui koralltomati lehtedel ulatub äärmiste keskmiste juurdumisprotsentide vahe kõigest 26-ni (91% ja 65%), siis vääristubaka lehtedel on see vastavalt 90 (93% ja 3%).

Adventiivvõsude moodustumise seaduspärasuste kohta vääristubaka lehtpistikuil ei saa antud katsete põhjal kuigi palju öelda. Üldiselt madal võsumisprotsent kõikides variantides (tabel 3) viitab selle protsessi suurele tundlikkusele mitmesuguste tingimuste suhtes, milliseid kaugeltki ei suudetud optimaalseiks muuta. Üksikuid adventiivvõsusid moodustasid ainult noored lehed 3 - 4 lehe faasist ja ülemised lehed hilisematest faasidest. Koralltomatiga võrreldes jäävad vääristubaka lehed adventiivvõsude moodustamise võimelt tunduvalt maha.

Tabel 3.

Väänistubaka lehtpistikute võsumisprotsent

Lehtede asetus varrel	Emataime arengufaas		
	Veget. perioodi algus	Veget. perioodi lõpp	Gener. periood
Ülemised	10	15	5
Keskmised		0	0
Alumised		0	0

Varspistikud. Väänistubaka varreosade regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse uurimise aluseks võeti samad arengufaasid kui lehtedel:

1. vegetatiivse perioodi algus (3 - 4 pärislehe faas),
2. vegetatiivse perioodi lõpp (enne õienuppude väljakujunemist),
3. generatiivne periood (õitsemise-viljumise faas).

Viimasel kahel juhul lõigati pistikuid varre ülemisest ja alumisest osast. Katseid teostati kolmes korduses, 25 - 50 pistikut iga variandi üksikkorduses. Kokku jälgiti 570 varspistiku regeneratsiooni.

Sarnaselt koralltomatiga tekkisid väänistubaka varspistikutel regeneratsiooni käigus basaalse lõikepinna läheduses juured. Ülemisel lõikepinnal adventiivvõsude moodustumist ei täheldatud, võsud tekkisid kae-

nalpungadest. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse hindamise aluseks võeti ainult lisajuurte teke. Tabel 4 näitab vääristubaka varspistikute keskmist juurdumisprotsenti 30. vaatluspäeval. Oluliste erinevuste puudumise tõttu eri variantidest pistikute juurdumisvõime omavahelises suhtes varasemate vaatluspäevade andmeid esitatud ei ole. Antud katsevariantide ulatuses võib vääristubaka varspistikute regeneratsioonivõime varieeruvuses leida samasugused seaduspärasused nagu vääristubaka lehtede regeneratsioonis: 1) varreosade regeneratsioonivõime langeb pidevalt ontogeneesi jooksul; 2) varre ulatuses langeb pistikute juurdumisvõime basipetaalselt; 3) varieeruvus samas arengufaasis erinevalt kõrguselt lõigatud varreosade juurdumisvõimes on suurem kui samalt kõrguselt lõigatud varreosadel erinevates arengufaasides.

Tabel 4.

Vääristubaka varspistikute keskmine juurdumisprotsent 30. vaatluspäeval

Asetus varrel	Emataime arengufaas			Keskmine %
	Veget. perioodi algus	Veget. perioodi lõpp	Gener. periood	
Ülemised	-	95,2	76,1	85,6
Alumised	-	48,5	19,0	33,8
Keskmine %	98,6	71,9	47,6	

Statistiline analüüs χ^2-kriteeriumi abil tõestab juurdumisvõime üldist langust vaadeldud ontogeneesi faaside jooksul. Nimetatud tendentsi iseloomustav

$$p \ll 0{,}1\%.$$

Juurdumisvõime langus toimub põhiliselt varre alumiste osade arvel. 3 - 4 pärislehe faasis lõigatud varspistikute ja vegetatiivse perioodi lõpul varre ülemisest osast lõigatud pistikute juurdumises näiteks statistilist erinevust ei ole. Tõenäosus, et erinevus on juhuslik, osutus χ^2-kriteeriumi kasutades suuremaks kui 20%. Varre alumistest osadest lõigatud pistikute väiksemat juurdumisvõimet ülemistega võrreldes saab hästi tõestada: $p \ll 1\%$. Mis puutub vääristubaka varspistikute juurdumisvõime varieeruvuse olemusse, siis võib dispersioonianalüüsi põhjal öelda, et varieeruvus on tingitud:

1. ontogeneetilisest faasist - 6,1% ($p < 0{,}1\%$)
2. asukohast varrel -28,0% ($p < 0{,}1\%$)
3. faasi ja asukoha koosmõjust-0,3% ($p > 5\%$)
4. teistest faktoritest - 65,6%.

Dispersioonanalüüsi aluseks on võetud kahe viimase faasi andmed.

Koralltomatiga võrreldes tuleb vääristubaka varspistikute regeneratsioonist teha sama järeldus, mis lehtpistikute omast: vääristubaka varreosade regeneratsiooni iseloomustab suurem varieeruvus katsevariantide

ulatuses, s. t. regeneratsioonivõime suurem sõltuvus nii emataime vanusest kui ka asukohast varrel. Erinevus koralltomati maksimaalse juurdumisvõimega varspistikute (varre alumisest osast vegetatiivse perioodi lõpul) ja minimaalse juurdumisvõimega varspistikute (varre ülemisest osast generatiivse perioodi alguses) keskmise juurdumisprotsendi vahel on ainult 14,6 (97,5% ja 82,9%); vääristubakal ulatub erinevus vegetatiivse perioodi algul lõigatud varspistikute keskmise juurdumisprotsendi ja generatiivsel perioodil varre alumisest osast lõigatud pistikute keskmise juurdumisprotsendi vahel 79,6-ni (98,6% ja 19,0%). Koralltomatist erinevaks osutub ka juurdumise dünaamika varre ulatuses. Vääristubakal saavutavad suurima juurdumisprotsendi ülemised varreosad, koralltomatil - alumised varreosad. Seejuures on erinevused varre ulatuses vääristubakal tunduvalt suuremad. Vääristubaka ülemistest varreosadest lõigatud pistikute keskmine juurdumisprotsent on 85,6, alumistest varreosadest lõigatud pistikutel - 33,8. Koralltomatil on need arvud vastavalt 87,1 ja 95,9.

3. Katsed võililLega

Võilille tuntakse tugeva regeneratsioonivõimega taimena. Seejuures peetakse silmas võilille juurt.

Vähe teatakse selle taime lehtede regenereerumisvõimest. Antud töös otsustati kõrvuti juureosadega jälgida ka lehtede regeneratsioonivõimet ja selle sõltuvust vanusest.

Lehtpistikud. Katsete püstitamisel tekitas raskusi kriteeriumi leidmine vajalike ontogeneesi faaside eraldamiseks. Juba esialgsetest katsetest selgus, et täiskasvanud, lõhestumud labaga lehed ei juurdu ja et katsetada saab ainult noorte kasvavate lehtedega vegetatiivse perioodi algul. Parema kriteeriumi puudumisel jäädi peatuma kalendaarse vanuse juurde, kuigi seda ei saa kaugeltki täiuslikuks lugeda. Taimi kasvatati seemneist vajaliku vanuseni. Nagu teada, kujuneb võililleleheko darik välja n.ö. "tsentripetaalselt" - äärеosast keskosa suunas. Välimised (s.t. alumised) lehed on kõige enam arenenud ja nende iga ühtub seemikuil taime enda vanusega. Seda arvestades püüti sama katseseeria jaoks valida võimalikult ühetaolisi lehti kodariku välisosast.

Esialgsete katsete alusel eraldati võililleleh tede regeneratsioonivõime võrdlemiseks kolm vanuserühma: 1) 20 - 30 päeva vanused taimed, 2) 1,5 kuu vanused taimed, 3) 6 kuud ja vanemad taimed. 20 - 30 päeva vanustel seemikutel on lehelabad keskmiselt 1 -2 cm laiused ja 3 -4 cm pikkused. 1,5 kuu vanustel taimedel on need mõõtmed vastavalt 2 -3 cm ja 4 -6 cm. Lehed on

mõlema rühma taimedel peaaegu terved (lõhestumata labaga). Kolmanda rühma taimede lehti võib iseloomustada kui väljakujunenud, lõhise labaga, täiskasvanud lehti.

Katsed viidi läbi viies korduses, 1010 pistikuga, 25-100 pistikut iga korduse üksikvariandis. Regeneratsiooni käigus tekkisid võililleelehtedel adventiivjuured (joon. 17). Juured tekkisid 3 - 4 nädala jooksul, adventiivlehed - 3 - 12 kuu jooksul. Katsete tulemused on esitatud tabelis 5 ja 6. Nende alusel võib öelda, et võililleelehtede regeneratsioonivõime sõltub väga suurel määral vanusest. Maksimaalse juurdumisvõime saavutavad 20 - 30 päeva vanused noored lehed. Mõnes korduses ulatub juurdumisprotsent üle 90. See on märkimisväärne tulemus, kui arvestada kirjanduses levinud eitavat seisukohta võililleelehtede regeneratsioonivõime kohta. Tarvitseb aga lehtedel kasvada ainult mõne sentimeetri võrra suuremaks, kui toimub järsk langus juurdumisvõimes: 74,7%-lt 18,6%-le. Täiskasvanud lehtedel juurdumisvõime praktiliselt puudub. Võililleelehtede juurdumisvõime langus seoses vanuse suurenemisega on ka statistiliselt hästi tõestatav ($p \ll 0,1\%$).

Seega näeme, et juurdumisvõime piirdub väga väikese perioodiga võililleelehtede elus. Sama tuleb öelda adventiivvõsude moodustumise kohta. Selles suhtes on võililleelehed veelgi tundlikumad. Praktiliselt

piirdub adventiivvõsude moodustumise võime 20 - 30 päeva vanuste lehtedega, vähemalt antud katsete tingimustes.

Tabel 5.

Andmed võililie lehtpistikute juurdumisest

Lehtede iseloomustus	Juurdumise % 30. päeval					Keskmine
	I kordus	II kordus	III kordus	IV kordus	V kordus	
Lehed 20-30 päeva vanustelt taimedelt	86,0	56,0	53,0	95,7	96,0	74,7
Lehed 1,5 kuu vanustelt taimedelt	45,0	10,0	6,0	0,0	26,0	18,6
Lehed 6 kuu vanustelt ja vanematelt taimedelt	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	1,3

Võililleiehtede regeneratsioonivõime suurt tundlikkust mitmesuguste tingimuste suhtes näitab ka tulemuste märgatav varieerumine erinevates kordustes.

Koralltomati ja isegi vääristubaka lehtedega võrreldes paistavad võililie lehed silma regeneratsioonivõime ärmiselt kontrastselt avalduva vanuselise sõltuvuse poolest.

Tabel 6.

Andmed adventiivsete lehtede moodustumisest võililles lehtpistikuil

Lehtede iseloomustus	Adventiivvõsude tekke %					Keskmine %
	I kordus	II kordus	III kordus	IV kordus	V kordus	
Lehed 20-30 päeva vanustelt taimedelt	20,0	0,0	26,0	24,3	0,0	16,6
Lehed 1,5 kuu vanustelt taimedelt	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2
Lehed 6 kuu vanustelt ja vanematelt taimedelt	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Juurpistikud. Katsete püstitamisel võililles juureosadega kerkis üles sama probleem, mis lehtpistikute juures: sobiva vanuselise kriteeriumi leidmine. Parema arengulis-füsioloogilise kriteeriumi puudumisel võeti aluseks juure diameeter ca 2 -3 cm kaugusel juurekaelast. Pistikute lõikamiseks vajalikud juured jaotati läbimõõdu alusel kolme rühma:

1) d = 1,5 - 3 mm
2) d = 3 - 5 mm
3) d = 7 - 20 mm

Kahte esimesse varianti kuuluvad juured esimese aasta õitsemata taimedelt, kolmandasse varianti - mitmeaastaste taimede juured.

Katsed viidi läbi viies korduses, kokku 1203 pistikuga, 40-100 pistikut iga korduse üksikvariandis.

Võilille juurpistikute regeneratsiooni väline külg kujunes järgmiseks. Apikaalsel lõikepinnal tekkis mõni päev pärast juuretükkide liiva asetamist kalluserõngas, mis peagi omandas roheka värvuse ja andis alguse adventiivsetele lehealgmetele. Lehealgmed ilmusid tavaliselt nähtavale 6.-10. päeval. Üsna kiiresti kujunes ülemisel lõikepinnal välja võilillelelatüüpiline lehtede kodarik (joon. 18) . Juured tekkisid mõnevõrra hiljem, tavaliselt 12 - 25 päeva jooksul. Osa juuri tekkis kõrvaljuurte kaenlas, osa - läbi basaalse lõikepinna või selle vahetus läheduses.

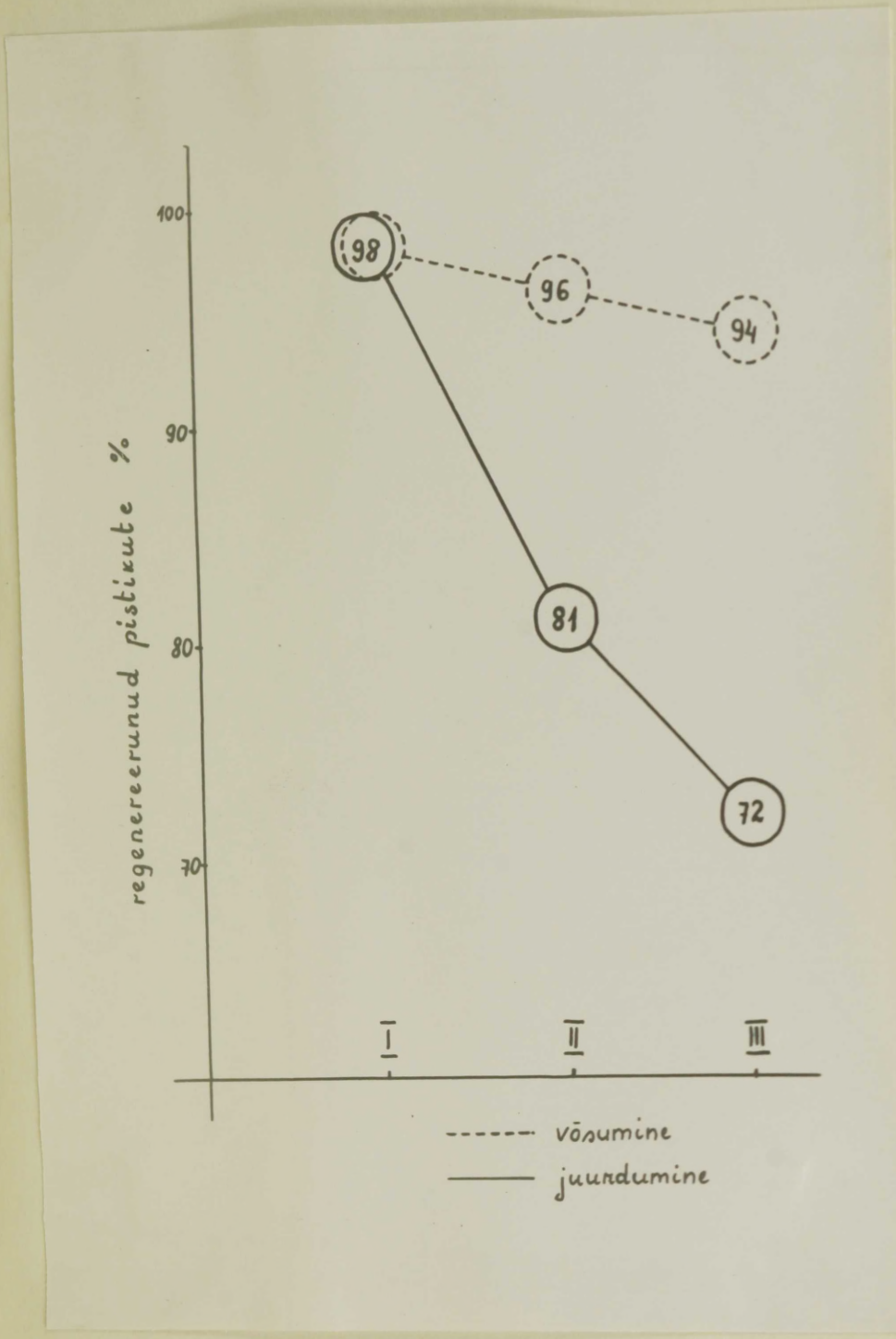
Võilille juureosade regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kindlakstegemiseks määrati juurdumis- ja võsumisprotsent erinevates katsevariantides. 30. vaatluspäeva keskmised andmed on esitatud joon. 20. Keskmistest andmetest ilmneb, et võilille juurpistikute apikaalse lõikepinna regeneratsioon, s.t. adventiivsete lehealgmete teke sõltub juure läbimõõdust (seega vanusest) õige vähesel määral. Regeneratsioonivõime langus vanematel juurtel osutub minimaalseks. Statistiliselt on adventiivlehtede moodustamise võime



Joon. 18. Võilille regenereerunud juurpistikud.

Joon. 19. Võilille lehtpistik adventiivsete lehealgmete ja juurtega.





Joon. 20. Võilille juurpistikute regeneratsiooni sõltuvus vanusest. I - d=1,5-3 mm, II - d=3-5 mm, III - d=7-20 mm.

langus seoses vanusega siiski tõestatav. χ^2 - kriteeriumi kasutamisel selgub, et $p < 1\%$.

Märgatavamaks osutub vanuseline sõltuvus juurte moodustumisel. Juurdumisprotsendi langus vanematel, suurema diameetriga juurtel on silmaga nähtavalt olemas. Seda tendentsi tõestab ka võrdlus χ^2-kriteeriumiga ($p < 0{,}01\%$).

Noortel, 1,5 - 3 mm läbimõõduga juurte osadel saavutab nii juurdumis- kui võsumisprotsent võrdselt kõrge taseme - vastavalt 98,2% ja 98,5%. Vanematel, suurema läbimõõduga juurtel tuleb ilmsiks erinevus ülemise ja alumise lõikepinna regeneratsioonivõimes. Võsumisprotsent osutub märgatavalt suuremaks kui juurdumisprotsent.

Ühes katseseerias kultiveeriti juurpistikuid tagurpidi asendis (morfoloogiliselt ülemise lõikepinnaga liiva sees) . Pistikuteks kasutati 5 - 7 mm diameetriga juuretükke. Kaheksakümnest juurpistikust regenereerus kakskümmend. Seejuures esines mitmesuguseid kõrvalekaldumisi normaalsest polaarsest regeneratsioonist. Mõningaid näiteid nendest esitavad joon. 21 ja 22. Kaheksateist pistikut tekitas lehealgmeid ülemisel, s.t. morfoloogiliselt alumisel pinnal. Kahel nendest moodustusid samal lõikepinnal ka juured (näit. joon. 22, vasempoolne juurpistik). Kolmel pistikul tekkisid võsud samaaegselt mõlemal lõikepinnal

Joon. 21. Võilille tagurpidi kultiveeritud juurpistikud.





Joon. 22. Võilille tagurpidi kultiveeritud juurpistikud.

(joon. 22,parempoolne juurpistik). Üheks huvitavamaks juhuks tuleb lugeda lehealgmete ja juurte samaaegset moodustumist liivas asetseval, morfoloogiliselt ülemisel pinnal (joon. 21).

Toodud näidetest ilmneb, et võilille juure regeneratsioonivõime on niivõrd suur, et realiseerub küllaltki suurel määral ka tagurpidi kultiveeritud asendis, kuigi mõningate kõrvalekaldumistega normaalsest polaarsest regeneratsioonist.

4. Katsed linaga

Lina regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse uurimiseks jälgiti varreosade ja lehtede regeneratsiooni. Katsed lehtpistikutega ei andnud tulemusi. Lehed hukkusid ilma juuri moodustamata.

Varspistikud. Varspistikuteks kasutati varretükikesi noortelt taimedelt tõusmete faasis (täpsemalt: hüpokotüüli lõike), vegetatiivsetelt taimedelt 4 - 5 pärislehe faasis ja generatiivsetelt taimedelt õitsemise-viljumise faasis. Kahel viimasel juhul lõigati pistikud varre ülemisest ja alumisest osast. Katseid teostati kolmes korduses, 40 - 100 pistikut iga korduse üksikvariandis. Kokku jälgiti 1095 pistiku regeneratsiooni.

Lina varspistikute regeneratsioon seisneb adventiivjuurte tekkimises basaalse lõikepinna lähedal (joon. 23). Juured tulevad nähtavale enamasti 15 - 30 päeva jooksul pärast pistikute liiva asetamist. Maapealsete osade taastumine toimub pistiku külge jäänud kaenalpungadest kujunevate võsude arvel. Kui kaenalpungi pistiku külge ei jää, võsusid ei teki. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kindlakstegemisel võeti aluseks adventiivjuurte tekke hulk.

Katsete tulemused (30. vaatluspäeva andmed) on esitatud tabelis 7. Nagu näha, esineb liha varreosade

Tabel 7

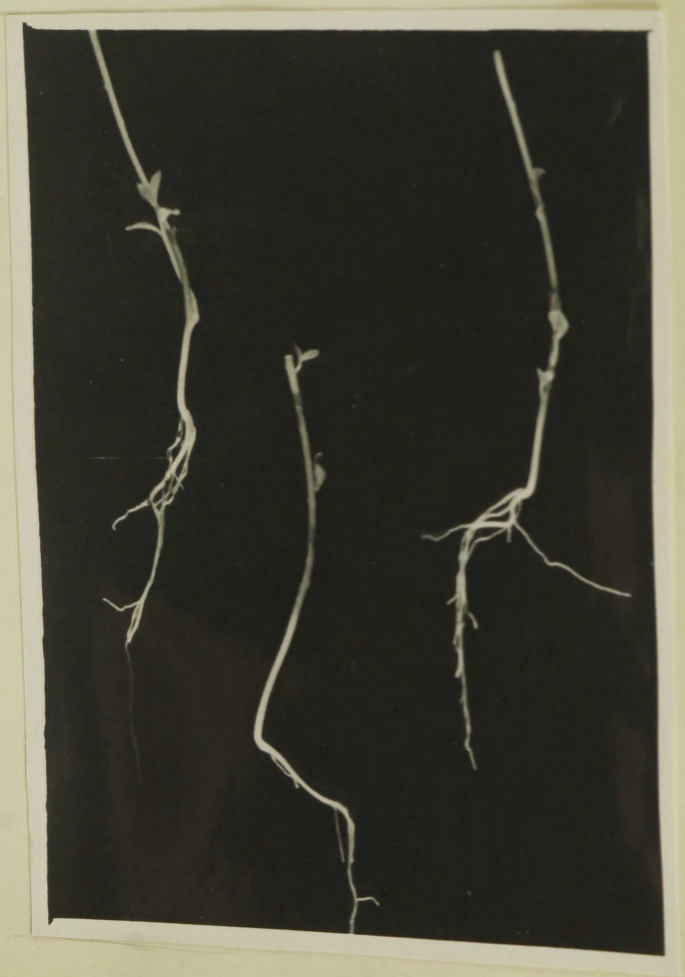
Lina varspistikute juurdumise sõltuvus emataime vanusest ja asukohast varrel

Pistikute iseloomustus		Kolme korduse keskmine juurdumisprotsent
Pistikud tõusmete faasist		78,6
Vegetatiivsed taimed (4 - 5 pärislehe faas)	Pistikud varre ülemisest osast	13,7
	Pistikud varre alumisest osast	1,6
Generatiivsed taimed	Pistikud varre ülemisest osast	2,4
	Pistikud varre alumisest osast	0,0

Joon. 23.
Lina varspistik adventiivjuurtega.



Joon. 24.
Lina hüpokotüülid adventiivvõsudega.



regeneratsioonivõimes suuri kõikumisi seoses emataime arenguastmega. Idulehtede faasis on keskmine juurdumisprotsent 78,6, 4 - 5 pärislehe faasis - 7,6, generatiivse perioodi saabumisel langeb see praktiliselt nullini (1,2 %). Regeneratsioonivõime langust vaadeldud ontogeneesifaaside jooksul saab väga hästi ka statistiliselt tõestada. Nimetatud tendentsi usaldatavuse kontroll χ^2 - kriteeriumi abil näitab, et vastav $p \ll 0{,}1$ %. Peab kohe lisama, et regeneratsioonivõime langus ei toimu ontogeneesi jooksul ühtlaselt. Ülemineku idulehtede faasist 4 - 5 pärislehe faasi leiab varreosade juurdumises aset järsk hüpe (ligikaudu kümnekordne langus), millega võrreldes järgnevate faaside erinevused üsna väikesteks osutuvad.

Lisaks sõltuvusele emataime arengufaasist iseloomustab lina varreosade regeneratsiooni sõltuvus asukohast varrel. Sarnaselt väristubaka varreosadega langeb ka lina varreosade juurdumisvõime varre ulatuses basipetaalselt. Statistiline analüüs χ^2-kriteeriumi abil kinnitab nimetatud seaduspärasust: vastav $p \ll 0{,}1$ %. Väristubakaga võrreldes osutuvad aga regeneratsioonivõime erinevused lina varre ulatuses märgatavalt väiksemateks. Pärast tõusmete faasi langeb lina varreosade üldine juurdumisvõime niivõrd madalale, et erinevused varre erinevalt kõrguselt lõigatud pistikute juurdumises ei saa kuigi suured olla.

Eriti kehtib see generatiivsete taimede suhtes. Üldiselt madal regeneratsioonivõime suurema osa ontogeneesi jooksul lubab arvata, et lina varreosade regeneratsioonis etendavad määravat osa mingisugused teised sisemised tegurid, milliste toime avaldub sõltumatult taime arengufaasist ja pistikute asukohast varrel. Kerkib küsimus, kuivõrd oluliseks võib üldse arengufaasi ja kõrguse mõju lina varreosade regeneratsioonis lugeda. 4 -5 pärislehe ja õitsemise-viljumise faasist saadud andmete dispersioonanalüüs näitab, et juurdumisvõime muutlikkus lina varspistikutel on tingitud:

1. arengufaasist - 1,2 %
2. kõrgusest - 6,7 %
3. faasi ja kõrguse koosmõjust - 0,4 %
4. ülejäänud faktoritest - 91,7 %.

Nagu näha, langeb vaadeldud faaside jooksul arengufaasile ja kõrgusele üsna väike osa lina varreosade juurdumisvõime üldisest varieeruvusest. Sellest hoolimata tuleb nii faasi kui ka kõrguse mõju statistiliselt oluliseks lugeda: vastav $p < 0,1\%$. Pilt muutub oluliselt, kui faasi mõju arvestamisel sisse võtta ka tõusmete faas. Faasist oleneb sel juhul 58,5 % juurdumisvõime muutlikkusest ($p \ll 0,1\%$), teistest teguritest (veel hulgas ka kõrgusest) - 41,5%.

Hüpokotüül. Katsetes lina hüpokotüüliga kasutati samas arengusstmes taimi, mis varspistikute puhul, s.t.

tõusmete, 4 - 5 pärislehe ja õitsemise-viljumise faasis. Katseid teostati kolmes korduses, 40 - 100 taime iga variandi üksikkorduses. Kokku jälgiti 667 hüpokotüüli regeneratsiooni.

Dekapiteeritud hüpokotüülidel moodustusid regeneratsiooni käigus võsupungad. Pungad tulid nähtavale kooreosas allpool lõikepinda (joon. 24). Võsuks areneb edasi enamasti üksainus pung. Läbi lõikepinna, nagu koralltomatil, regeneraate ei tekkinud. Katsete tulemused, s.t. regenereerunud hüpokotüülide protsent erinevas arengufaasis dekapiteeritud taimedel, on esitatud tabelis 8.

Tabel 8.

Andmed lina hüpokotüüli regeneratsiooni kohta

Arengufaas	Regenereerumisprotsent			
	I kordus	II kordus	III kordus	Keskmine %
Tõusmed	92,0	60,0	72,0	76,0
4-5 päris-lehe faas	50,0	55,0	13,0	37,0
Õitsemise--viljumise faas	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabelist ilmneb, et lina hüpokotüüli regeneratsioonivõime piirdub vegetatiivse kasvu perioodiga, täpsemalt: selle perioodi algusosaga. Generatiivsete taimede hüpokotüül enam ei regenereeru. Kõige suure-

maks osutub lina hüpokotüüli regeneratsioonivõime tõusmete faasis. Ülemineku1 4 - 5 pärislehe faasi langeb regenereerumisvõime keskmiselt kaks korda. Võrreldes lina varspistikute regeneratsioonivõime langusega vastaval perioodil osutub see langus märgatavalt väiksemaks. Lina hüpokotüüli võime adventiivpungi moodustada kestab ontogeneesis mõnevõrra pikemat aega kui võime adventiivjuuri tekitada.

5. Kokkuvõte

1) Töös kasutamist leidnud taimeliikidel sõltub üksikute organite ja osade regeneratsioonivõime nii emataime vanusest, organi enda vanusest kui ka asetusest taimel. Regeneratsioonivõime sõltuvus nimetatud teguritest kujutab endast komplitseeritud suhet, mis avaldub erinevalt eri taimeliikidel. Mõnel juhul osutub regeneratsioonivõimet määravaks teguriks emataime arenguaste ja morfoloogilis-füsioloogiline olek (lina varreosadel), mõnel juhul - organi enda vanus (võililleiehtedel), mõnel juhul - regenereeruva osa asukoht taimel (vääristubaka varreosadel ja lehtedel). Emataime vanus ja regenereeruva osa asukoht taimel võivad vastava taimeosa regeneratsioonivõimele üksteisest sõltumatut toimet avaldada, kuid nende tegurite mõju

võib ka liituda. Näiteks langeb vääristubaka lehtede juurdumisvõime pidevalt ontogeneesi jooksul, esimeste pärislehtede faasist kuni viljumiseni. Teiselt poolt iseloomustab vääristubaka lehtede juurdumisvõimet basipetaalne langus varre ulatuses. Viimati nimetatud seaduspärasus kehtib kõikide uuritud arengufaaside suhtes, muutused emataime vanuses ei muuda lehtede regeneratsioonivõime dünaamikat varre ulatuses. Erinevat pilti pakub aga koralltomati lehtede regeneratsioon: sõltuvalt emataime arengufaasist muutub lehtede juurdumisvõime dünaamika varre ulatuses. Vegetatiivsel perioodil langeb lehtede juurdumisvõime varre ulatuses alt üles, generatiivsel perioodil - ülalt alla. Tulemuseks on lehtede keskmise juurdumisprotsendi sarnasus mõlemal perioodil, mis varjab tegelikke kõikumisi erinevalt kõrguselt valitud lehtede juurdumisvõimes (kuni 30%).

2) Eri taimeliigid erinevad üksteisest nii regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse tugevuse, avaldumise iseloomu kui ka dünaamika poolest. Tugevam sõltuvus vanusest iseloomustab üldiselt nõrgema regeneratsioonivõimega taimi ja vastupidi. Näiteks üldiselt tugeva regeneratsioonivõimega koralltomati varreosade ja lehtede regeneratsioonile osutab emataime vanus üsna vähest mõju. Seejuures avaldub vanuseline sõltuvus

vaid kvantitatiivset laadi muutustena regeneratsiooni-protsessis: seoses vanusega muutub mõnevõrra regeneraatide tekke kiirus ja hulk. Lina varreosade ja võililllelehtede üldiselt madalam regeneratsioonivõime oleneb aga suurel määral vanusest. Lisaks sellele erineb regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse avaldumise iseloom. Kvantitatiivsete muutuste kõrval näeme suuri kvalitatiivseid muutusi regeneratsiooni käigus: noored 20 - 30 päeva vanused võililllelehed on võimelised nii adventiivjuuri kui -lehti tekitama, 1 - 1,5 kuu vanused lehed tekitavad praktiliselt ainult adventiivjuuri, väljakujunenud lehed vanematelt taimedelt peaaegu ei regenereeru, s.t. ei tekita adventiivlehti ega -juuri.

Erinevalt avaldub eri taimeliikidel regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse dünaamika. Ühtedel taimedel langeb regeneratsioonivõime ontogeneesi jooksul ühtlaselt, sujuvalt (väänistubakas), teistel toimub teatud perioodi saabumisega järsk langus, mille järel enam olulisi kõikumisi ei esine (lina). Regeneratsioonivõime maksimum võib eri taimeliikidel erinevatesse arengufaasidesse sattuda. Koralltomati hüpokotüüli regeneratsioonivõime saavutab maksimumi generatiivse perioodi alguses, lina hüpokotüüli regeneratsioonivõime langeb selleks perioodiks nullini.

3) Varre ulatuses muutub erinevate taimede regeneratsioonivõime erisuunaliselt. Koralltomati varreosadel suureneb juurdumisvõime kõikidel arengujärkudel taime tipuosast aluse suunas, väristubakal ja linal vastupidi - alusest tipu suunas.

4) Sama taime erinevate osade ja organite regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus ei ole ühesugune. Näiteks võib tuua võililile lehtede ja juurte regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse. Juurte regeneratsiooni intensiivsus muutub vanusega vähesel määral, lehtede regeneratsioonivõime sõltub aga väga tugevalt vanusest, piirdudes lühiajalise perioodiga ontogeneesi alguses. Teiselt poolt võib näiteks tuua väristubaka, mille kõiki organeid iseloomustab enam-vähem võrdne regeneratsioonivõime ja samal ajal ka üsna ühtlane vanuseline sõltuvus. Võib arvata, et üksikute organite suhtes kehtib sama seaduspärasus kui erinevate liikide suhtes: nõrgema regeneratsioonivõimega objekte iseloomustab tugevam vanuseline sõltuvus. Mõnevõrra erandlikult käitub antud seaduspärasuse suhtes koralltomat, mille võrdselt tugeva regeneratsioonivõimega hüpokotüül ja varspistikud erinevad oma vanuselise sõltuvuse poolest. Alumiste varreosade juurdumisvõime erinevail arengufaasidel peaaegu ei muutu, hüpokotüüli regeneratsioonis märkame aga kõikumisi seoses emataime vanusega. Mõnevõrra erinevaks osutub nimetatud organite regeneratsioonis ka vanuselise sõltuvuse dünaamika:

varreosi iseloomustab regeneratsioonivõime vähene, kuid pidev langus vaadeldud arengufaaside jooksul, hüpokotüüli regeneratsioonivõime teeb selle aja jooksul läbi kaks langust, saavutades maksimumi generatiivse perioodi alguses.

5) Lisaks erinevustele eri taimeliikide ja -organite regeneratsioonivõime vanuselises sõltuvuses esinevad erinevused ka sama organi eri tüüpi regeneraatide tekke vanuselises sõltuvuses. Võililile juurpistikute ülemise lõikepinna regeneratsioon, s.t. adventiivvõsude teke peaaegu ei olene juure vanusest, alumise lõikepinna regeneratsioon, s.t. adventiivjuurte teke väheneb seoses vanuse suurenemisega aga märgatavalt. Adventiivvõsude moodustumise protsent koralltomati lehtedel on suurem vegetatiivsel perioodil, juurdumisprotsent on seevastu suurem generatiivsel perioodil.

6) Nimetatud erinevuste ja iseärasuste kõrval võib antud töös kasutatud objektide võrdlemise alusel teha ka mõningaid üldkehtivaid järeldusi.

a) Üheaastastel taimedel langeb vanuse suurenemisega suuremal või vähemal määral kõikide organite ja osade regeneratsioonivõime. Mida lähemal ontogeneesi lõpule, seda väiksem regeneratsioonivõime. Mitmeaastaste taimede regeneratsioonivõimet iseloomus-

tab komplitseeritum vanuselise sõltuvuse vorm: mitmed tõusud ja langused, sõltuvalt taimeliigist ja -organist, regeneratsioonivõime enam-vähem muutumatu säilumine või isegi mõningane suurenemine seoses vanusega.

b) Varreosad (nii ühe- kui mitmeaastastelt taimedelt) regenereeruvad kõikidel ontogeneesi faasidel paremini kui sama taime isoleeritud lehed.

c) Lehtpistikutel (nii ühe- kui mitmeaastastelt taimedelt) tekivad adventiivvõsud kõige suuremal hulgal varre ülemisest osast lõigatud lehtedel.

d) Kaotatud osade regeneratsioon on reeglina polaarne, s.t. adventiivvõsud tekivad pistiku morfoloogiliselt apikaalses otsas ja juured - basaalses otsas. Tugeva regeneratsioonivõimega taimedel võib polaarsust kõigutada, sundides nende pistikuid ka tagurpidi asendis kultiveerimisega regeneraate moodustama (koralltomati varre sõlmevahed, võililles juurpistikud).

B. Mikroskoopilise analüüsi tulemused

1. Histoloogiline analüüs

Kaotatud või vigastatud kudede ja organite taastumine on keeruline protsess, mille kõiki külgi ja etappe me veel kaugeltki ei tunne. Regeneratsiooni olemuse ja esilekutsuvate tegurite mõistmine nõuab võimalikult igakülgset lähenemist sellele nähtusele, nõuab mitmekesiste uurimismeetodite ja -vahendite rakendamist. Üheks vanemaks, kuid veel praegugi olulisemaks uurimismeetodiks on jäänud regenereeruvate kudede ja organite histoloogiline analüüs.

Töö käesoleva osa eesmärgiks on anda ülevaade katseobjektide histoloogilises struktuuris aset leidvatest muutustest regeneratsiooniprotsesside käigus. Peamine tähelepanu on pööratud järgmistele küsimustele: 1) millised on regeneraatide lähtekoed, 2) kuidas avalduvad lähtekudedes de- ja rediferentseerumisprotsessid, 3) kui suurel määral peegelduvad katseobjektide morfoloogilises struktuuris regeneratsioonivõime vanusega seotud iseärasused.

Töö maht ei võimaldanud teostada histoloogilist analüüsi kõigi objektide kõikides variantides. Suuremat tähelepanu pöörati nendele objektidele ja variantidele, mille regeneratsiooni histoloogilise külje kohta kirjanduses vähem andmeid esineb või mille kohta võib arvata, et nende täpsem histoloogiline analüüs regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse sisemisi tingimusi reljeefsemalt selgitada aitab.

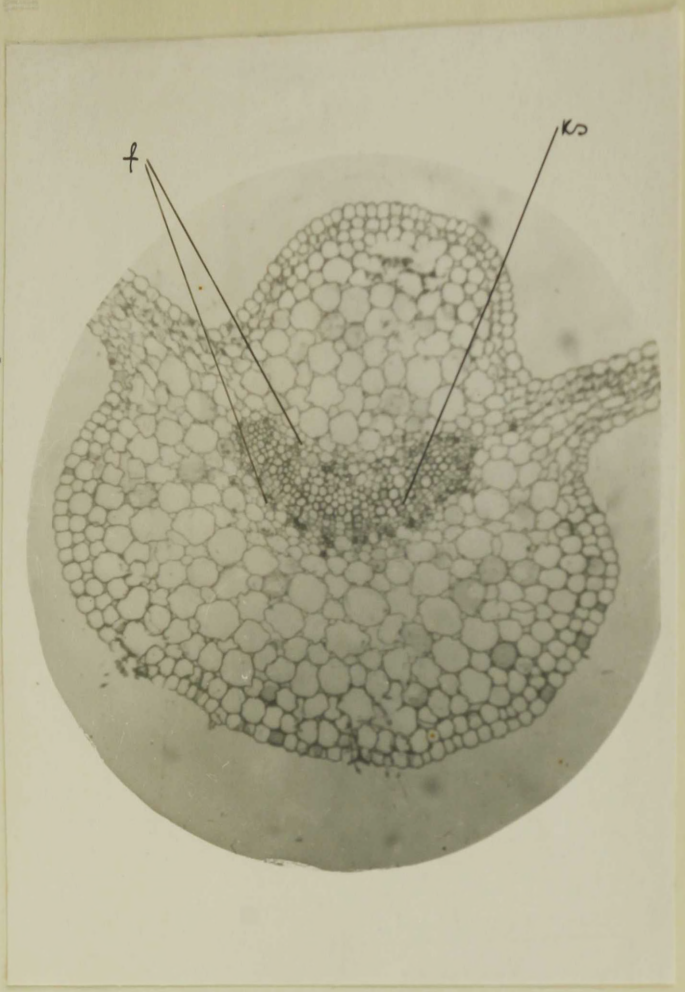
Andmed põhinevad Heidenhaini raudhematoksüliiniga ja Giemsa lahusega värvitud püsipreparaatide mikroskoopilisel analüüsil.

Koralltomati lehtpistikud. Lehtpistiku all mõistetakse tavaliselt lehelaba koos väikese leherootsu osaga, millel puuduvad igasugused kaenalpungad ja nendega seotud meristeemsed alad. Regeneratsiooniprotsessiga seotud muutused toimuvad seega diferentseerunud kudedes, millised normaalsetes tingimustes mingisuguseid uudikmoodustisi ei tekita. Et regeneraadid (adventiivvõsud ja -juured) tekivad koralltomati lehtpistikuil lõikepinnal või selle vahetus naabruses, piirduti histoloogilistes uurimustes lõikepinna lähedaste kudede analüüsiga, s.t. leherootsus toimuvate muutuste jälgimisega.

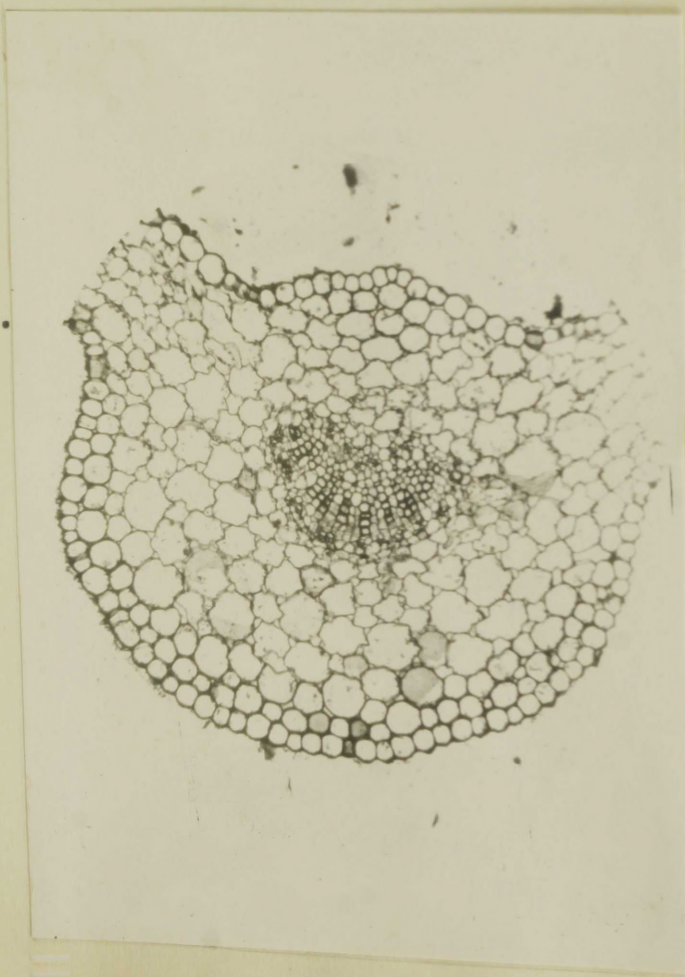
Regeneratsiooni käiku jälgiti varre ülemisest ja alumisest osast eraldatud lehtedel, nii vegetatiivse-

tel kui ka generatiivsetel taimedel. Normaalse leherootsu ristlõigud nimetatud neljalt variandilt on esitatud joon. 25 - 28. Materjal on fikseeritud otsekohe pärast lehtede emataimelt eraldamist. Kõralltomati normaalse leherootsu ristlõikest ilmneb, et juhtkoe elemendid ühinevad siin kaarjaks moodustiseks, mille keskosa võtab enda alla ksüleem. Ksüleemiosa ümbritseb floeem, kusjuures suurem hulk floeemielemente paikneb kaare välisküljel, s.t. leherootsu alumisel poolel. Enamikel preparaatidel võib eristada kambiumi. Juhtkimpu ümbritseb kooreparenhüüm, milles on raske morfoloogiliselt eraldada tuperakke.

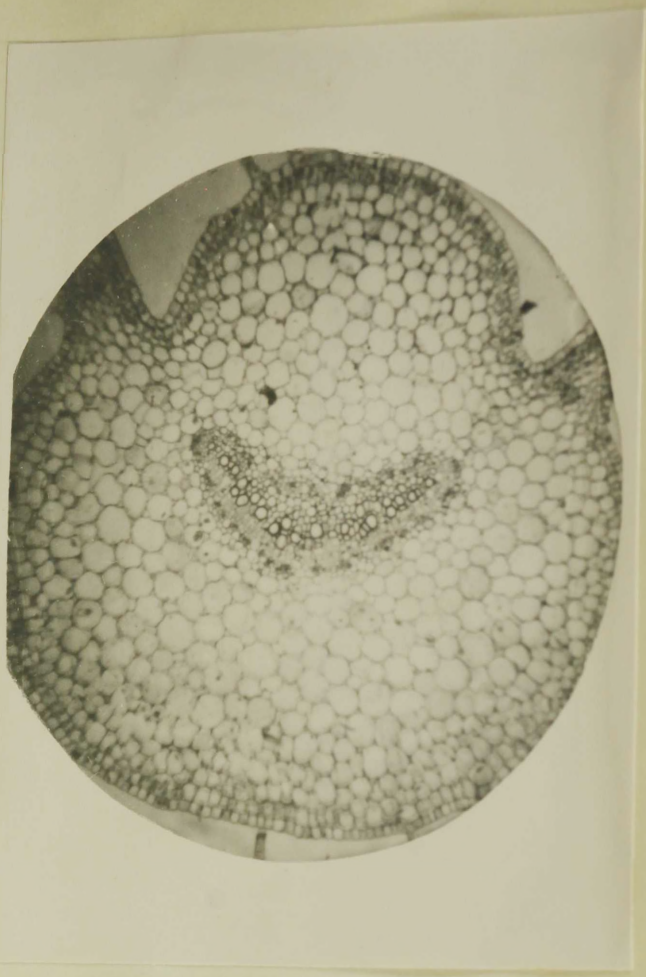
Varre ülemisest ja alumisest osast eraldatud lehtede rootsude ristlõikude omavahelisel võrdlemisel nähtub, et alumise lehe rootsu juhtkimp on kompaktsem, kokkusurutum. Ülemise lehe rootsu juhtkimbu kaar on seevastu ristlõikes kitsam ja pikem. Ülemiste lehtede rootsud sisaldavad suhteliselt rohkem kooreparenhüümi. Alumiste lehtede rootsus on puiduosa tugevamini välja kujunenud, esineb rohkem suuri sooni. Parenhüümkude esineb ka leherootsu juhtkimbu sees. Alumistel lehtedel moodustab see küllaltki korrapäraseid säsikiiri, ülemistel lehtedel ei ole viimased hästi eraldatavad. Ülemistel lehtedel osutub seevastu selgemini nähtavaks kambiumikiht ksüleemi ja välisfloeemi vahel.



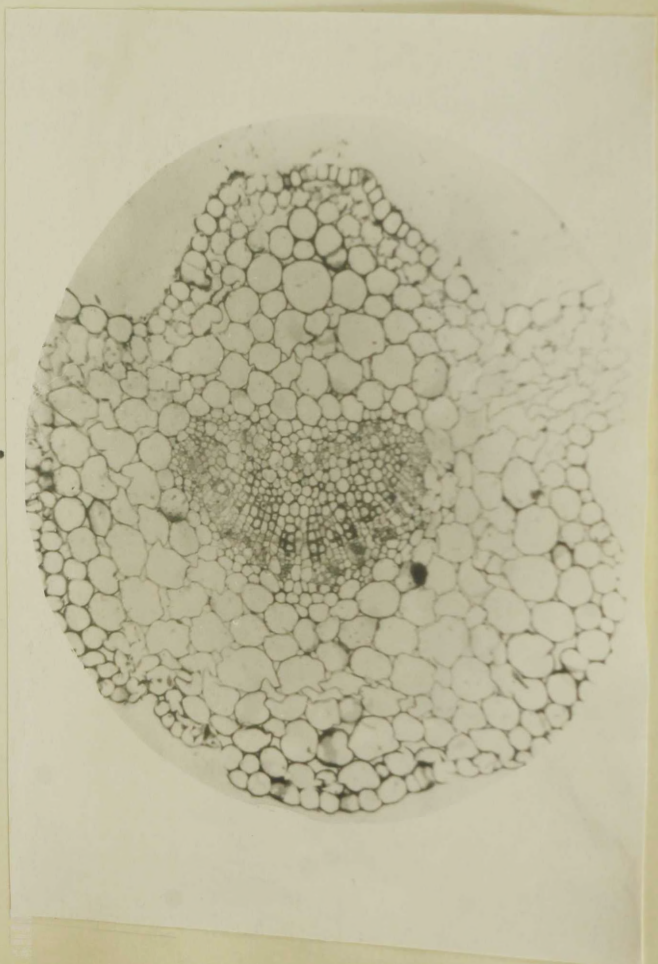
Joon. 25.
Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime ülemise lehe rootsust (ok. 20x, ob. 3,5x).
f - floeem,
ks - ksüleem.



Joon. 26.
Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime alumise lehe rootsust (ok. 12,5x, ob. 9x).



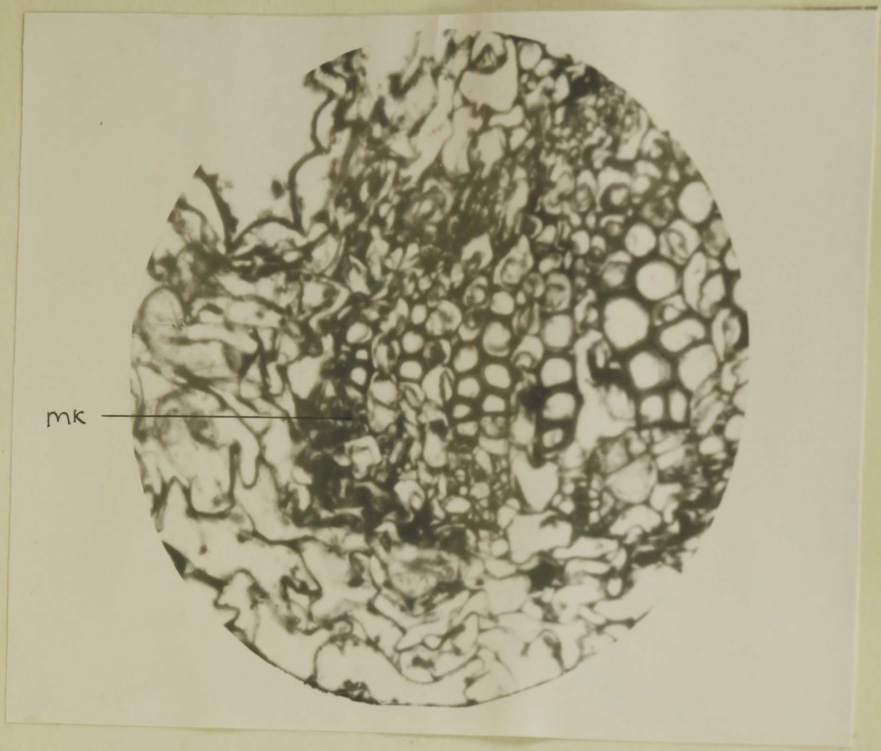
Joon. 27.
Ristlõik koralltomati generatiivse taime ülemise lehe rootsust (ok. 20x, ob. 3,5x).



Joon. 28.
Ristlõik koralltomati generatiivse taime alumise lehe rootsust (ok. 12,5x, ob. 9x).

Erinevused vegetatiivsete ja generatiivsete taimede vastavalt kõrguselt lõigatud lehtede rootsu ehituses on vaevumärgatavad. Tugeva suurendusega vaadeldes võib näha, et generatiivsete taimede leherootsu juhtkimbus (eeskätt alumistel lehtedel) on floeemigrupid selgemini välja kujunenud, puidusooned on suuremad ja paksemaseinalised. Generatiivse taime alumise lehe rootsu juhtkimbus esineb vähem suurerakulist parenhüümkude, mis on iseloomulik vegetatiivse taime alumise lehe rootsule. Harvemini kohtab generatiivse taime alumise lehe rootsu rakkudes tuumasid, eriti juhtkimbu osas. Generatiivse ja vegetatiivse taime ülemiste lehtede rootsude anatoomilises ehituses olulisi erinevusi ei ole.

Vastuseks vigastusele reageerivad esmajoones lõikepinnalähedased floeemirakud. Normaalselt piklik-süstjad tuumad muutuvad ovaalseks kuni ümarguseks ja värvuvad intensiivsemalt. Silmatorkavalt suurenevad tuumakesed. Juba kolmandal päeval võib näha siin mitoose ja meristeemse iseloomuga rakkude koldeid (joon. 29, 30). Muutub selgemini nähtavaks kambium, mis etendab olulist osa järgnevas regeneratsiooniprotsessis. Meristeemrakkude kollet kambiumi piiril demonstreerivad joon.31 ja 32. Üldiselt on raske vahet teha kambiumi ja selle esimeste floeemiderivaatide osas meristeemkollete väljakujunemisel ja õigem on rääkida meristeemsete kollete tekkimisest kambiumi-floeemi piirkonnas. Kõrvuti floee-

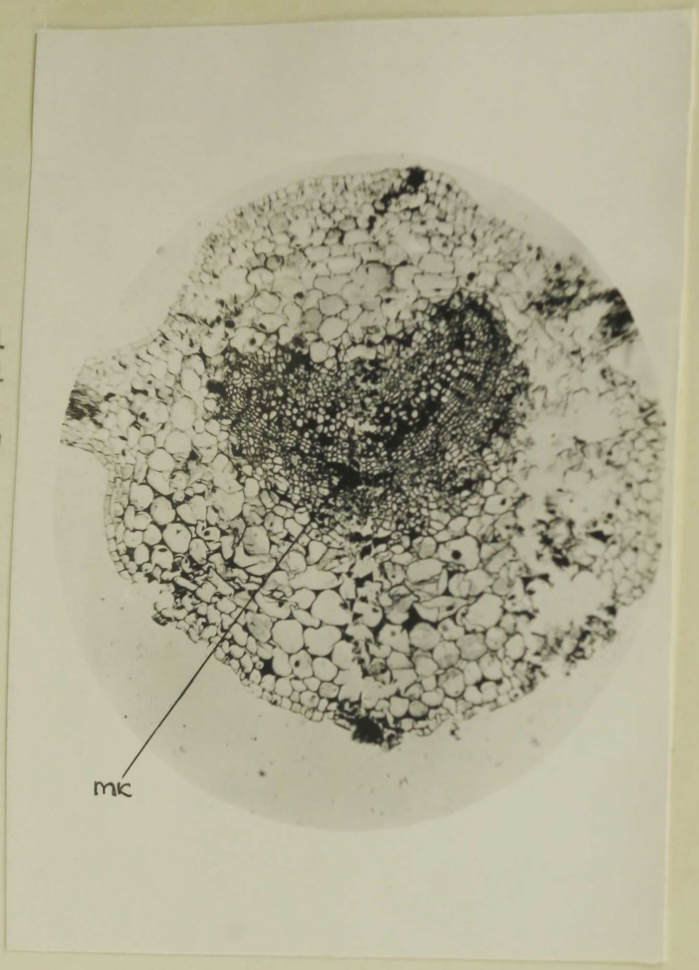


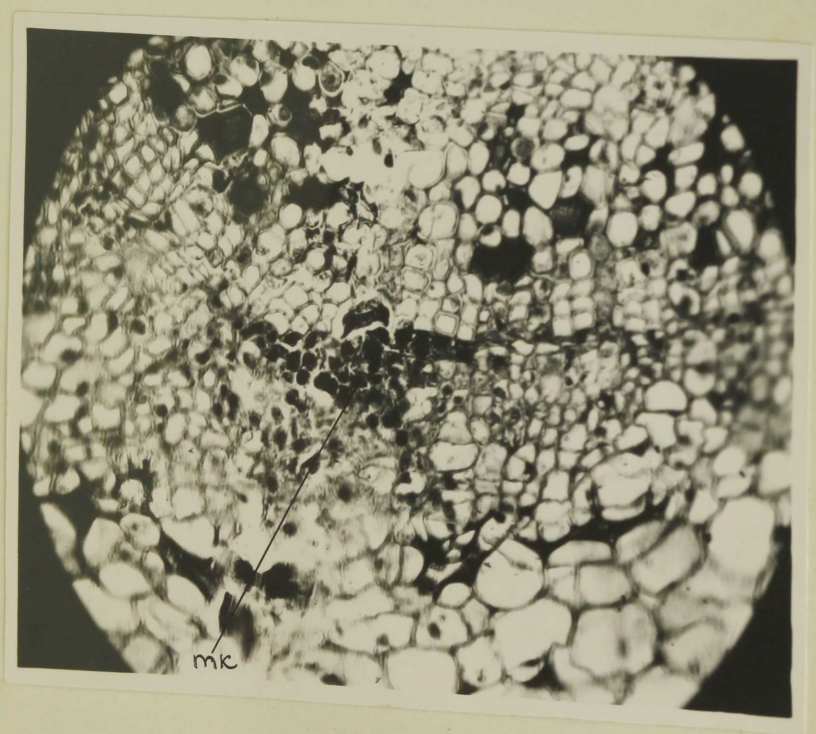
Joon. 29. Ristlõik koralltomati lehe rootsust 3. päeval pärast operatsiooni (ok. 20x, ob. 20x). mk - meristeemkolle.



Joon. 30. Pikilõik koralltomati lehe rootsust 12. päeval pärast operatsiooni. Aktiviseerumine kambiumi-floeemi piirkonnas (ok. 20x, ob. 10x).

Joon. 31. Ristlõik koralltomati lehe rootsust 10. päeval pärast operatsiooni (ok. 7x, ob. 9x). mk - meristeemkolle kambiumi piiril.



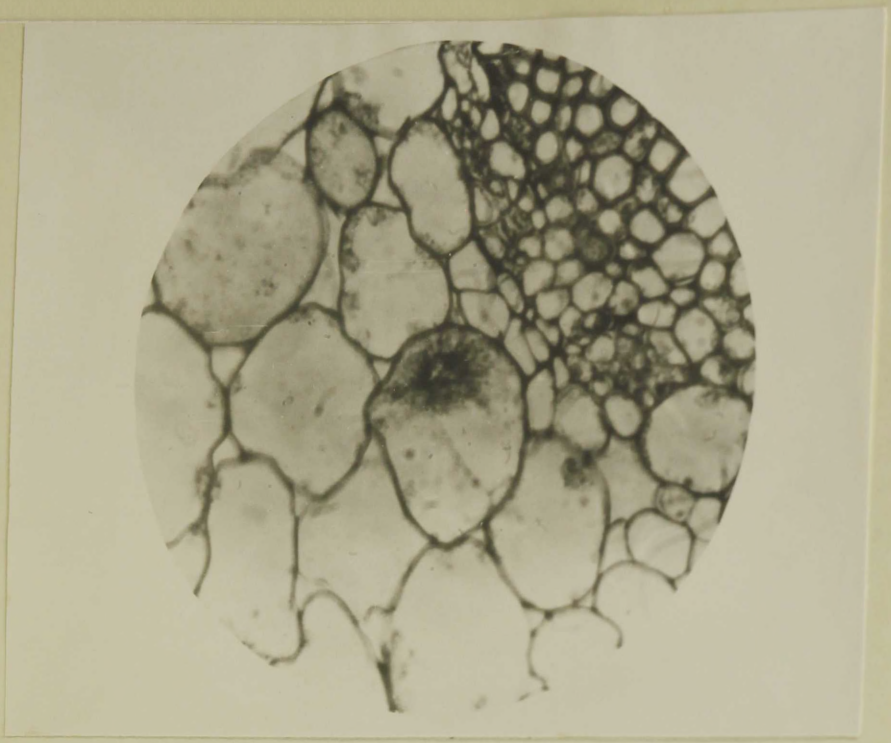


Joon. 32. Ristlõik koralltomati lehe rootsust 10. päeval pärast operatsiooni (ok. 20x, ob. 10x).

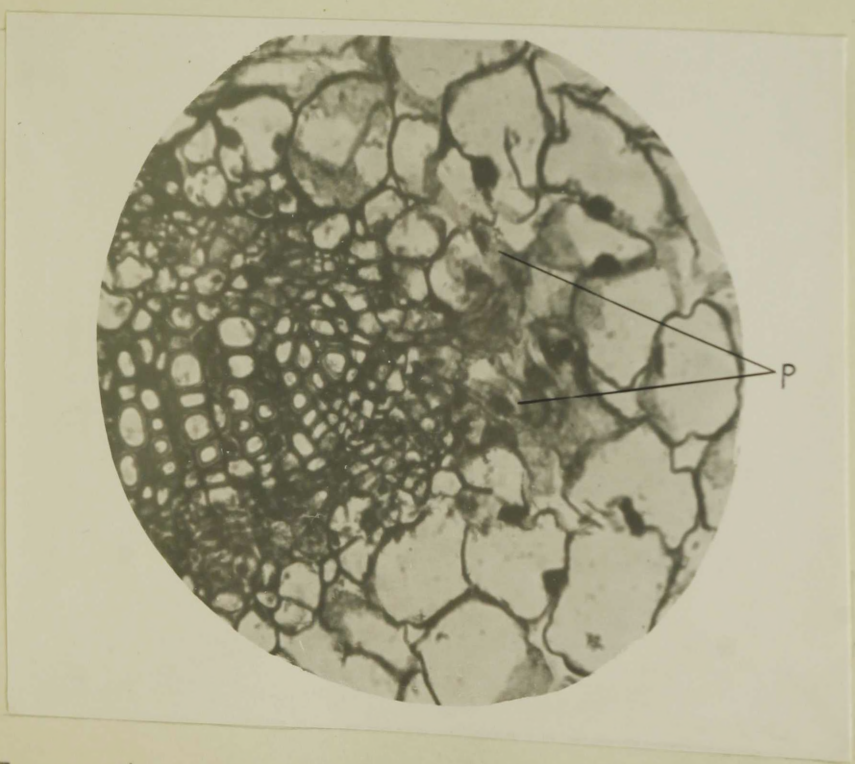
mi ja kambiumiga aktiviseeruvad ka sõsikiired ja juhtkimpu vahetult ümbritsevad parenhüümrakud (kimbutupp) (joon. 33 ja 34). Parenhüümrakud aktiveeruvad eeskätt juhtkimbu külgmises osas ja moodustavad siin rakkude jagunemise tulemusena meristeemkoldeid. Toimub parenhüümrakkude dediferentseerumine. Meristeemrakkude rühmitused tekivad seega nii kambiumi-floeemi piirkonnas kui ka kimbutupe alal. Need piirkonnad saavadki aluseks regeneratiivsete kudede ja organite, s.t. haavapuidu, kalluse, adventiivjuurte ja -võsude tekkele.

Isoleeritud lehes on veemajandus tugevalt häiritud. Normaalse olukorra taastamise eesmärgil moodustub regeneratsiooni käigus uusi juhtkoe elemente, peamiselt puiduosade näol. Aleksandrov (Александров, 1954) nimetab neid hüdrotsüütseteks sõlmedeks, Küster (1903) - haavapuiduks. Haavapuit tekib põhiliselt kambiumi-floeemi aktiveerunud piirkonnas, täiendusena olemasolevale puiduosale (joon. 36). Harvemini võib näha haavapuidu moodustumist puiduosa sees, sõsikiirte arvel. Üksikutel juhtudel tekib haavapuidu elemente kimbutupe alal (joon. 35). Uute puidusõlmede ümber moodustub sageli väikeserakuline meristeemi kiht.

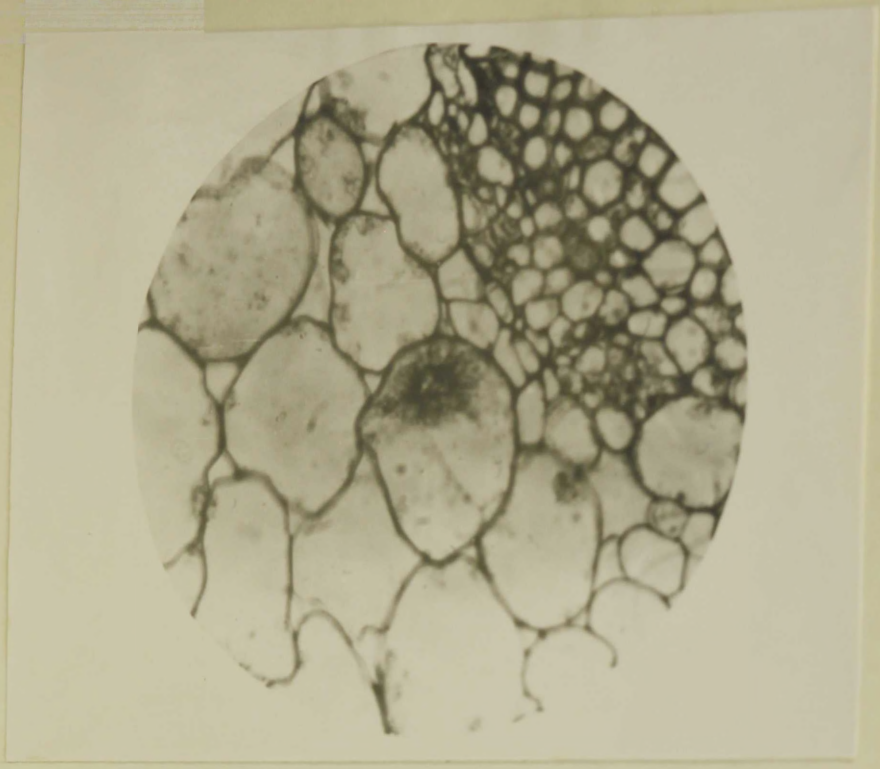
Kalluse teke on seotud muutustega lõikepinna lähedastes kudedes. Kõige välisemad, osaliselt lõike läbi vigastatud rakukihid korgistuvad ja regeneratsioonist osa ei võta. Joon. 30 demonstreerib pikilõiget korall-



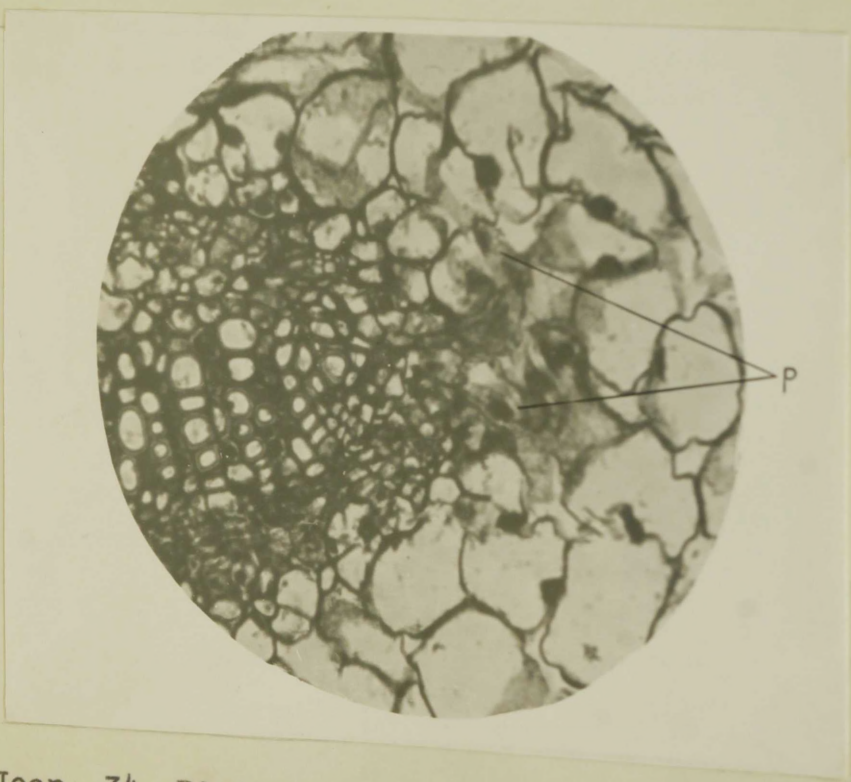
Joon. 33. Ristlõik koralltomati lehtpistikust 14. päeval. Hiigeltuum kimbutupes (ok. 20x, ob. 20x).



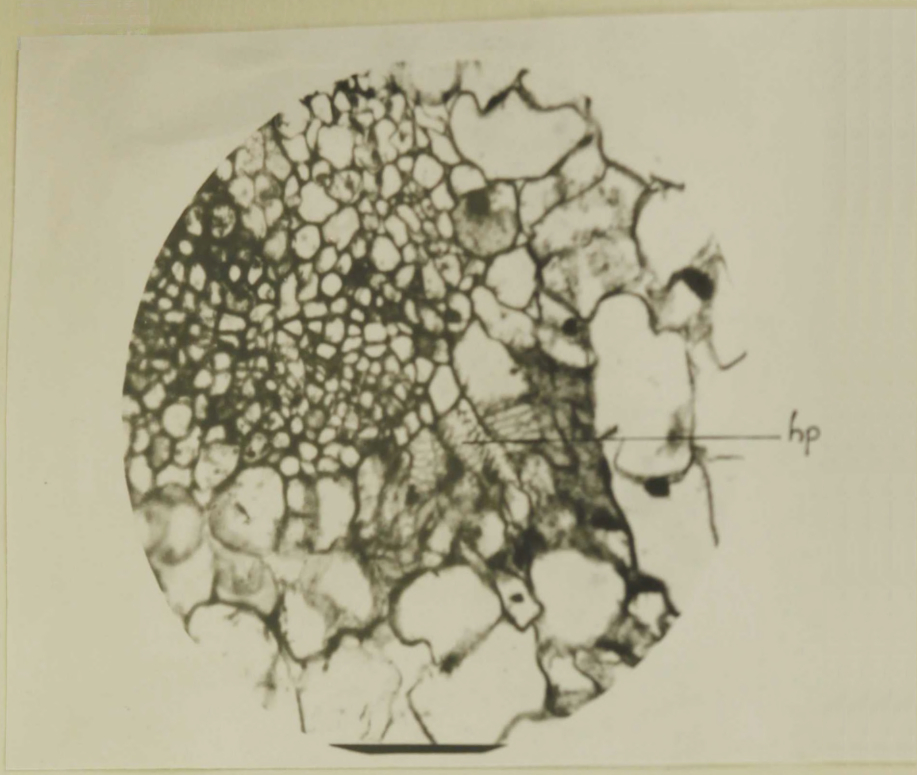
Joon. 34. Ristlõik koralltomati lehtpistikust 13. päeval. Parenhüümrakkude aktiviseerumine juhtkimbu piiril (ok. 15x, ob. 20x). p - parenhüümrakud.



Joon. 33. Ristlõik koralltomati lehtpistikust 14. päeval. Hiigeltuum kimbutupes (ok. 20x, ob. 20x).



Joon. 34. Ristlõik koralltomati lehtpistikust 13. päeval. Parenhüümrakkude aktiviseerumine juhtkimbu piiril (ok. 15x, ob. 20x). p - parenhüümrakud.



Joon. 35. Ristlõik koralltomati lehtpistikust 14. päeval (ok. 15x, ob. 20x).
hp - haavapuit.



Joon. 36.
Pikilõik koralltomati lehtpistikust 16. päeval (ok. 10x, ob. 10x).
hp - haavapuit,
j - juurealge,
lp - lõikepind.

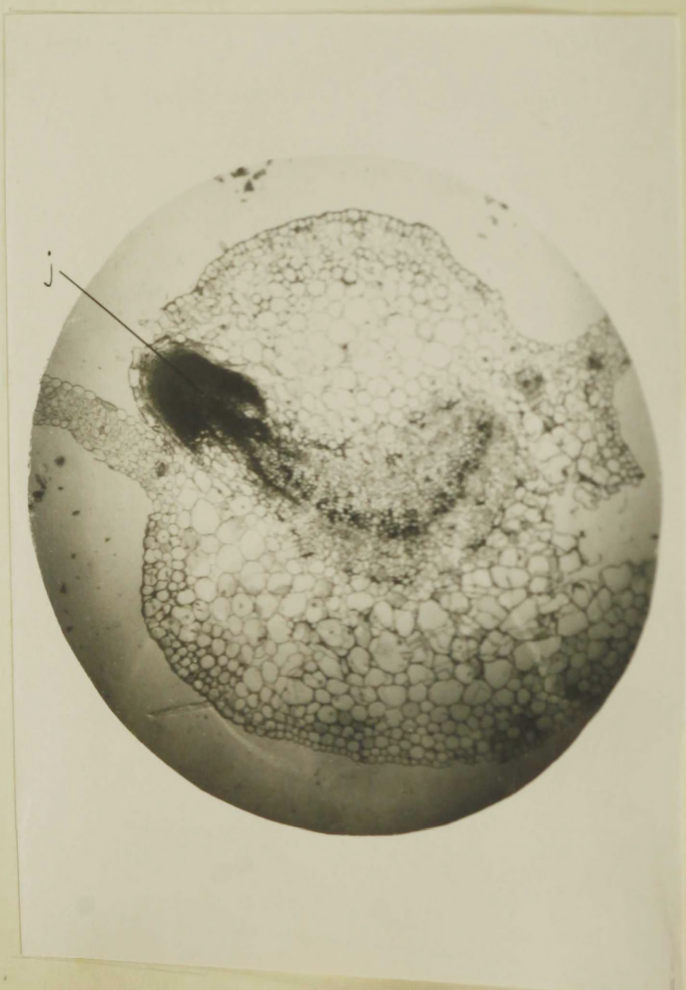
tomati lehtpistiku lõikepinnalähedasest piirkonnast 12. päeval pärast operatsiooni. Võib näha üldist, peaaegu kõiki kudesid haaranud aktiveerumist: suurenenud ja tumedalt värvunud tuumasid, suuri tuumakesi, rakkude jagunemist. Protsess saab alguse mõni rakukiht allpool lõikepinda ja liigub edasi lõikepinna suunas, haarates üha uusi rakukihte. Aktiviseerunud ja paljunevad rakud tõusevad üle lõikepinna ja moodustavad nähtava haavakoe mügara - kalluse. Kalluse tekkest võtavad osa peaaegu kõik koed leherootsu ulatuses: kambium, floeemi- ja puiduparenhüüm, säsikiired, kooreparenhüüm. Vastavalt sellele omandab kallus algusest peale heterogeense ehituse: suurerakulise parenhüümse osa kohal tekib suurerakuline haavakude, kambiumi ja floeemi kohal - väikserakuline haavakude. Kalluse vananemisel diferentseerumine süveneb. Kalluse väikserakulises südamikuosas moodustuvad haavapuidu sõlmed. Puitunud südamikku ümbritseb suuremarakuline kohev haavakude, mille rakud täituvad mitmesuguste toitainete teradestega (joon. 41). Aastavanuse lehtpistiku kallus kujutab endast keerulist moodustist, milles haavapuit kalluse südamiku kõrval haarab enda alla ka üksikuid piirkondi perifeerses osas, tungides sageli väikeste mügaratena üle kalluse pinna (joon. 44). Kalluse perifeerses kihis kujuneb välja fellogeen. Meristeemset laadi rakkude kiht ümbritseb ka kalluse puitunud südamikku ja üksikuid haavapuidu koldeid.

Mõned autorid väidavad, et kallus võib olla tekkekohaks adventiivjuurtele (Isbell, 1931; Gorham, Landes, 1945; Korschelt, 1927 jt.). Antud töös seda ei märgatud. Adventiivjuurte tekkel ei näi olevat mingit geneetilist seost kallusega. Vastupidi, nende tekkeprotsessis valitseb omapärane antagonism: rikkaliku kalluse moodustumine pidurdab juurte teket ja vastupidi. Mõningal määral demonstreerivad seda seisukohta joon. 36 ja 37. Joonisel 36 näeme pikilõiget juurealgmetega lehtpistikust, kusjuures lõikepinnal täielikult puudub kallus. Joonis 37 näitab üsna suure kallusemügaraga lehtpistikut, millel puuduvad juurealgmed.

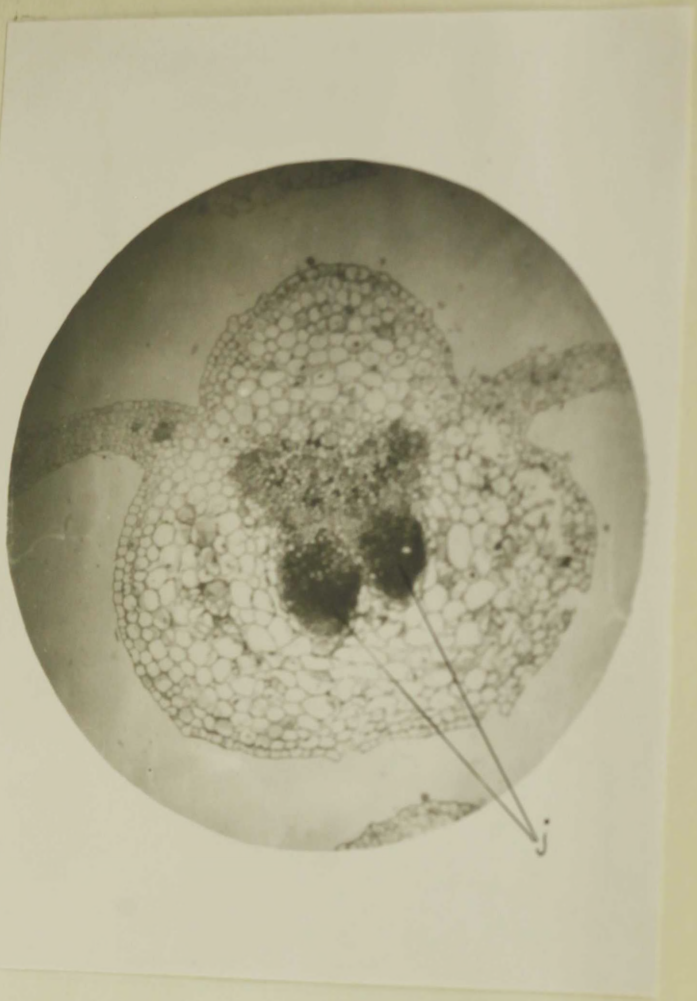
Adventiivjuured tekivad koralltomati lehtpistikuil täiesti eraldi kallusest, kuigi nad mõnel juhul läbi kalluse välja tungivad. Adventiivjuurte tekkekohaks on aktiviseerunud alad kambiumi-floeemi piirkonnas või kimbutupes. Enamasti moodustuvad juurealgmed juhtkimbu kaare külgmistes osades, seoses kimbutupega (joon. 38). Suured parenhüümrakud jagunevad väikesteks, nende sisu värvub tumedalt. Harvemini võib juurealgmeid märgata juhtkimbu kaare keskosas (joon. 39). Selles piirkonnas kujunevad lisajuured välja peamiselt generatiivsete taimede alumisest osast eraldatud lehtedel. Kui juur tekib juhtkimbu külgmises osas, ei saa lähtekoeks lugeda ainuüksi kimbutuppe, kuigi sellel on oluline osa. Joonis 38 ja 40 näitavad selgelt, et ka sel juhul võtab



Joon. 37.
Pikilõik koralltomati lehtpistikust 18. päeval (ok. 10x, ob. 10x).
k - kallus lõikepinnal.



Joon. 38.
Ristlõik koralltomati lehtpistikust 17. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
j - juurealge.



Joon. 39.
Ristlõik koralltomati lehtpistikust 15. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
j - juurealgmed.

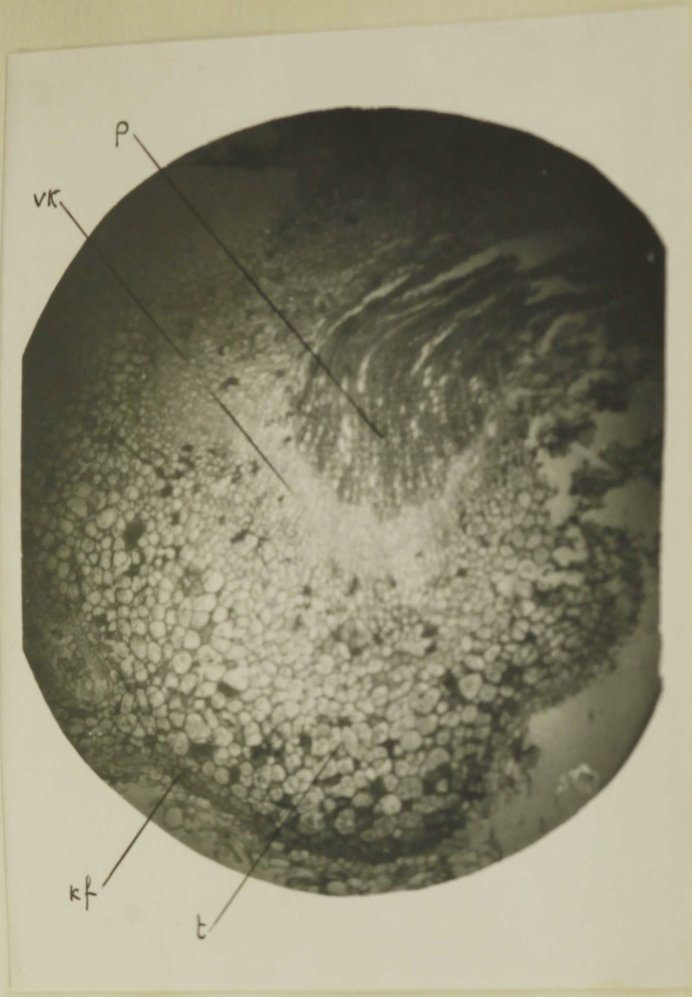


Joon. 40.
Ristlõik koralltomati lehtpistikust 20. päeval (ok. 20x, ob. 9 x).
j - juurealge,
k - kambium.

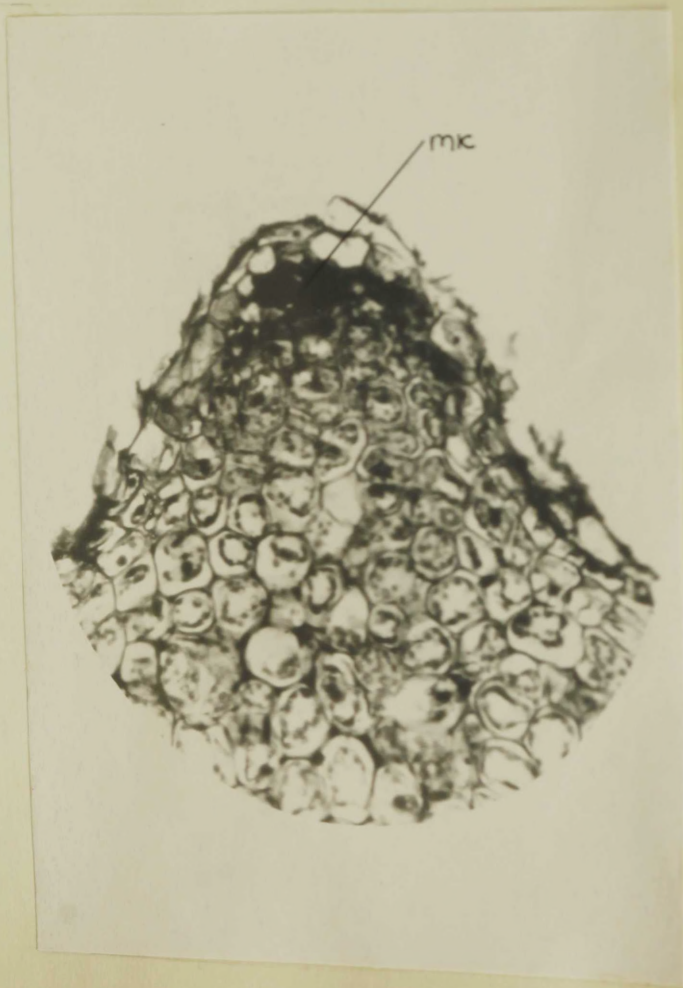
juuretekkest osa kambium, millega tekkiv juur vahetusse seosesse jääb.

Adventiivvõsude moodustumine on seevastu vahetult seotud kallusega. Kalluse fellogeen võib olla tekkekohaks adventiivvõsudele. Meristeemkolde kujunemise algust kalluse fellogeenis näitab joon. 42, väljakujunenud võsupunga - joon. 43. Võsupungad võivad tekkida ka kalluse puidusõlmede meristeemsest ümbrisest, nagu näha joonisel 44, ja seoses väikserakulise koega kalluse südamikus. Adventiivpungad tekivad eeskätt nendes kohtades, kus väikserakuline meristeemse iseloomuga kude läheneb kalluse välispinnale (joon. 45 ja 46). Seega tekivad adventiivsed võsud nii kalluse sisemisest kui ka välimistest kihtidest. Nende teket valmistavad ette järkjärgulised muutused vananevas kalluses: puitumine, toitainete kogunemine, meristeemkudede teke.

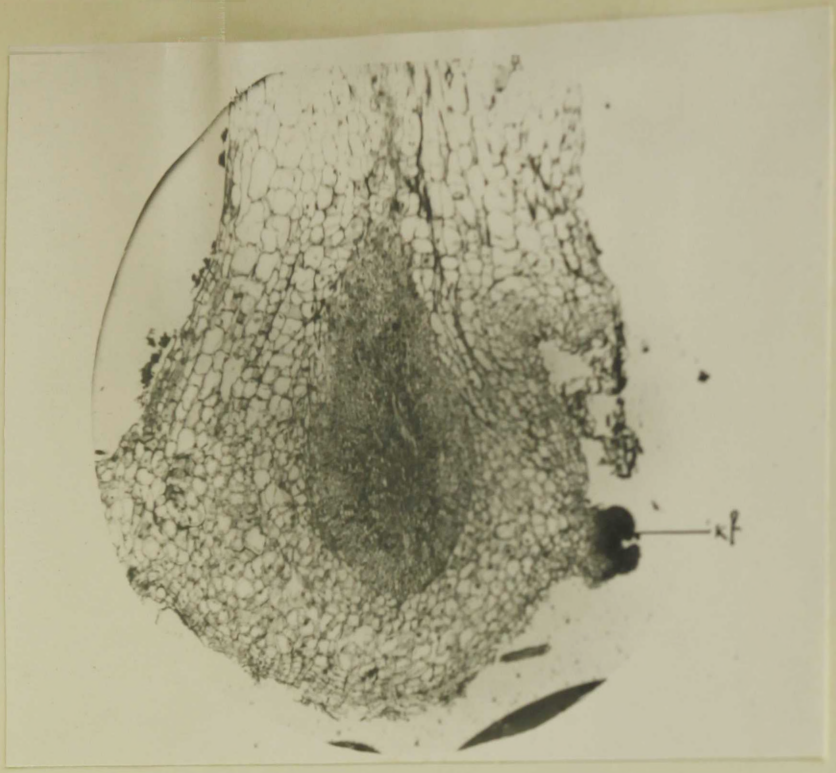
Kui võrrelda koralltomati vegetatiivsete ja generatiivsete taimede varre ülemisest ja alumisest osast eraldatud lehtede regeneratsiooni histoloogilist külge, siis peab ütlema, et siin olulisi struktuurseid laadi erinevusi ei ole. Ei ole märgatavaid erinevusi regeneraatide lähtekudedes ega nende tekkimise viisis. Nii haavapuit ja kallus kui ka juured ja võsud tekivad kõigi nelja analüüsitud variandi lehtedel ühesuguselt. Võiks ainult märkida, et analüüsitud preparaatide järgi tekib generatiivsete taimede alumistest lehtedest pistikuil



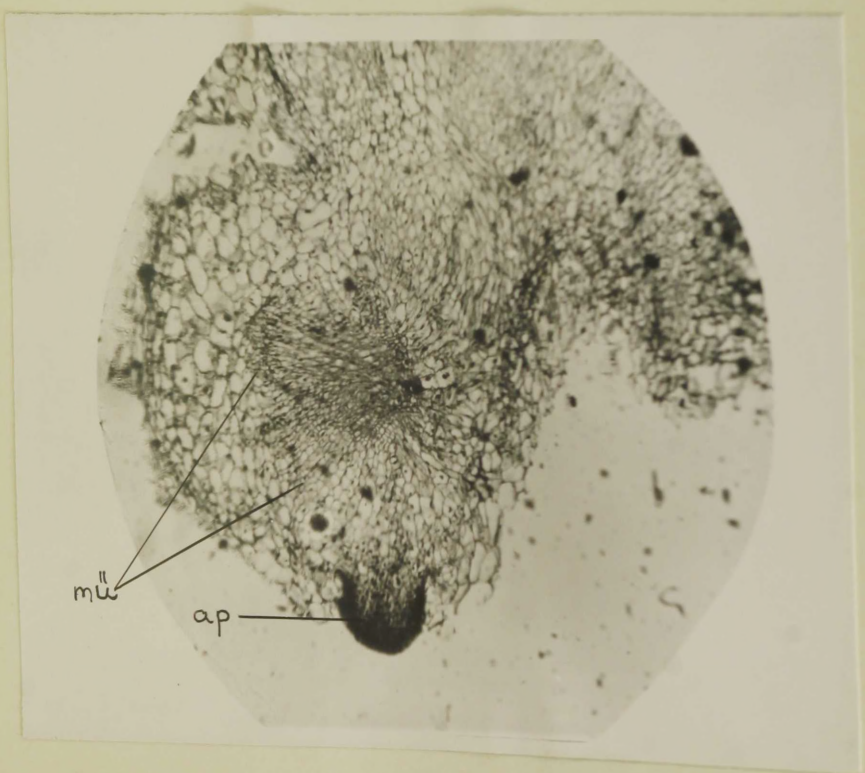
Joon. 41.
Pikilõik koralltomati lehtpistiku kallusest 75. päeval pärast operatsiooni (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
kf - kallusefellogeen,
p - puitunud südamik,
t - teraliste sisaldistega rakud,
vk - väikserakuline kallus.



Joon. 42.
Läbilõik koralltomati lehtpistiku aastavanuse kalluse perifeersest osast (ok. 20x, ob. 9x).
mk - meristeemkolle.



Joon. 43. Pikilõik koralltomati lehtpistiku aastavanusest kallusest (ok. 10x, ob. 3,5x). ap - adventiivpung, kf - kallusefellogeen.



Joon. 44. Pikilõik koralltomati lehtpistiku aastavanusest kallusest (ok. 7x, ob. 9x). ap - adventiivpung, mü - meristeemne ümbris puidukoldel.



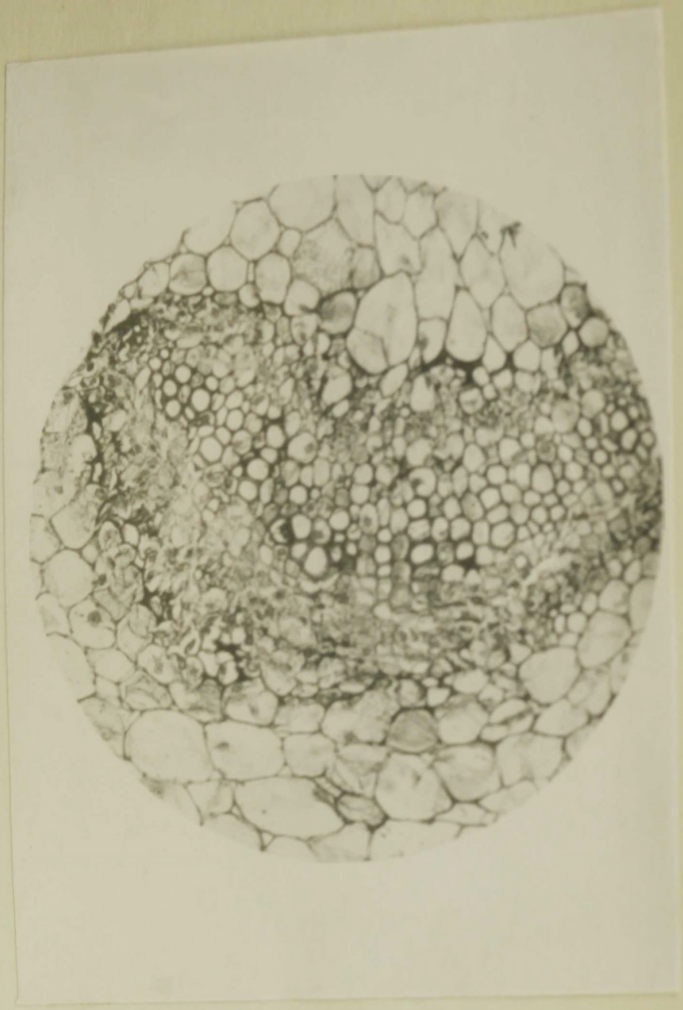
Joon. 45.
Läbilõik koralltomati lehtpistiku aastavanusest kallusest (ok. 7x, ob. 3,5x).
ap - adventiivpung,
vk - väikeserakuline kallus.



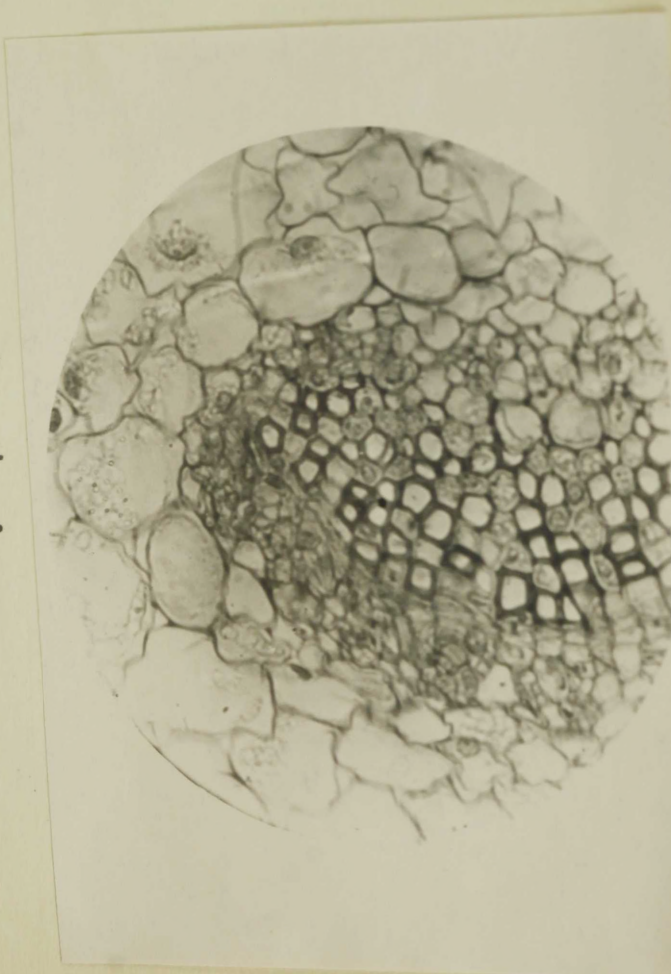
Joon. 46.
Läbilõik koralltomati lehtpistiku 10 kuu vanusest kallusemügarast (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
ap - adventiivpung.

juuri sagedamini juhtkimbukaare keskosas, teistel - juhtkimbu külgmises osas.

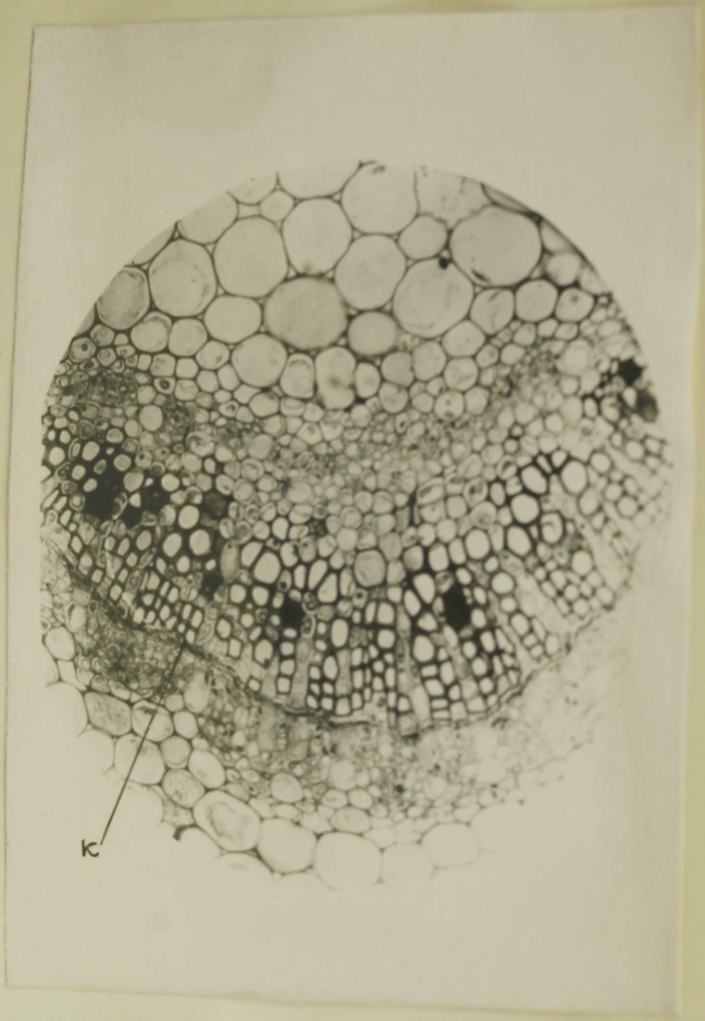
Kvalitatiivsete erinevuste puudumine koralltomati erineva vanusega taimedelt ja eri kõrguselt lõigatud lehtede regeneratsiooni histoloogilises küljes on hästi seostatav vastavate erinevuste puudumisega koralltomati lehtede välises regeneratsioonikäigus. Erinevad ju eri variantide lehtpistikud vaid juurte ja võsude tekkimise intensiivsuse järgi, s.t. kvantitatiivselt. Jääb üle küsimus sellest, kuivõrd determineerivad adventiivjuurte ja -võsude tekke määra vastavate lehtede anatoomilised iseärasused. Erinevais arengufaasides ja erinevalt kõrguselt lõigatud lehtede rootsud erinevad eeskätt juhtkimbu kuju, suuruse ja puiduosa väljakujunemise poolest. Mikrofotod (joon. 47 - 50) annavad võrdleva ülevaate vastavate lehtede rootsude ristlõikest 11. päeval pärast lehtede emataimelt eraldamist. Generatiivse taime ülemise lehe rootsus paistab silma selgelt eristunud kambiumi kiht ning üldine aktiveerumine floeemigruppides ja säsikiirtes. Generatiivse taime alumise lehe roots on suhteliselt vähe aktiveerunud. Vegetatiivse taime alumise ja ülemise lehe rootsus on raskem erinevusi märgata. Võiks ehk nimetada ainult seda, et alumise lehe rootsus kohtame rohkem suuri aktiveerunud tuumi kimbutupe parenhüümrakkudes. Analüüsitud preparaadid kinnitavad seega makroskoopiliste vaatluste tulemusena tehtud järeldust: teistest



Joon. 47. Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime ülemise lehe rootsust 11. päeval pärast operatsiooni. Juhtkimbu piirkond (ok. 10x, ob. 20x).



Joon. 48. Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime alumise lehe rootsust 11. päeval pärast operatsiooni. Juhtkimbu piirkond (ok. 15x, ob. 20x).



Joon. 49.
Ristlõik koralltomati generatiivse taime ülemise lehe rootsust 11. päeval pärast operatsiooni. Juhtkimbu piirkond (ok. 10x, ob. 20x). k - kambium.

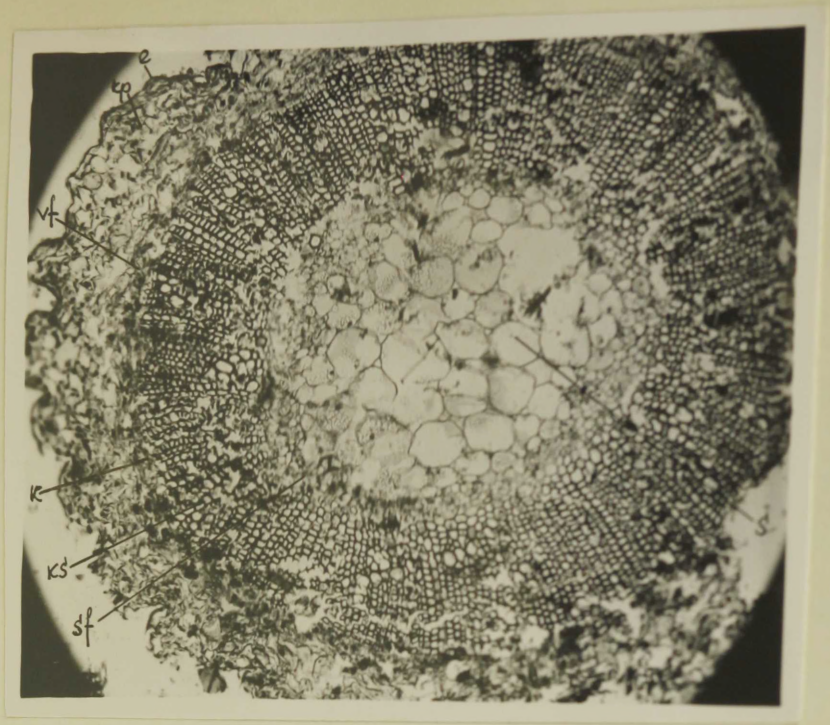


Joon. 50.
Ristlõik koralltomati generatiivse taime alumise lehe rootsust 11. päeval pärast operatsiooni. Juhtkimbu piirkond (ok. 10x, ob. 20x).

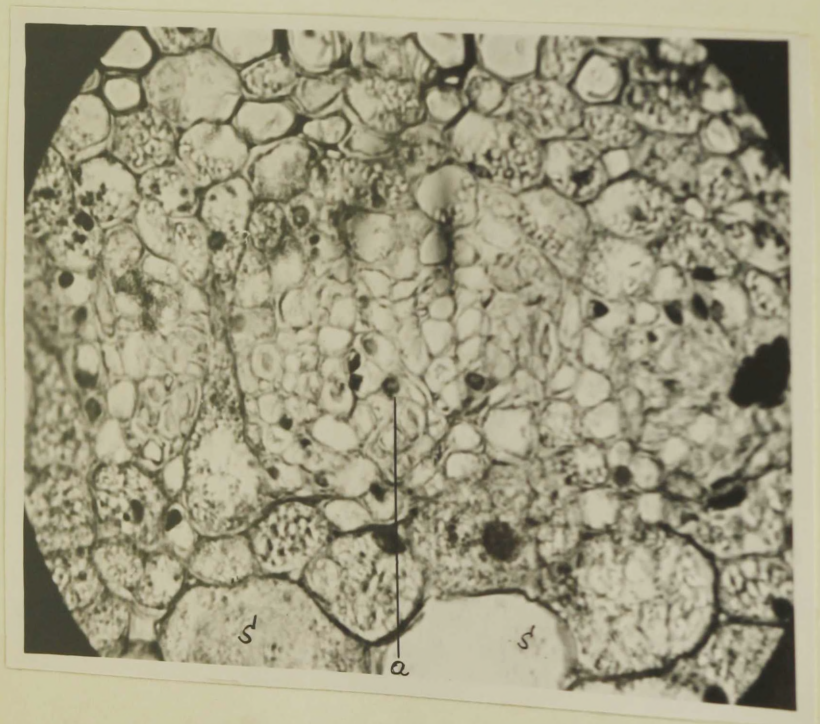
intensiivsemalt regenereeruvad generatiivsete taimede ülemised ja vegetatiivsete taimede alumised lehed. Just nimetatud lehtede rootsude ristlõikepreparaadis näeme kõige 11. päeval ulatuslikumat aktiveerumisprotsessi. Selgelt eristatava kambiumi ja jagunemisvõimelise parenhüümkoe olemasolu teevad selle võimalikuks. Eriti torkab silma kambiumikiht generatiivse taime ülemise lehe rootsus.

Võib siiski arvata, et adventiivjuurte ja -võsude tekke määra reguleerivad tegurid ei ole ainuüksi struktuurset laadi ega piirdu juhtkimbu ehituse iseärasustega.

Koralltomati varrespistikud. Vaadeldes koralltomati varre ristlõiku (joon. 51) näeme, et üksikud juhtkimbud ühinevad ühtseks ringiks. Juhtkimbud on bikollateraalsed. Koore poolt tsentri suunas võime eraldada järgmisi kudesid: epidermis, kooreparenhüüm, välisfloeem, kambium, ksüleem, sisefloeem ja säsi. Histoloogilistes uurimustes võrreldi varspistikuid vegetatiivse perioodi algusest ja lõpust ning generatiivse perioodi algusest. Vanuse ja asukohaga seotud iseärasused varspistikute struktuuris piirduvad põhiliselt muutustega puidu ja kooreparenhüümi vahekorras. Varre vananedes laieneb puiduring ~~suureneb puitumise aste~~ (joon. 60 - 64). Varre alumisest osast lõigatud pistikuid iseloomustab suhteliselt



Joon. 51. Ristlõik koralltomati varspistikust 3. päeval (ok. 7x, ob. 10x).
e - epidermis, k - kambium, kp - kooreparenhüüm, ks - ksüleem, s - säsi, sf - sisefloeem, vf - välisfloeem.



Joon. 52. Ristlõik koralltomati varspistikust 3. päeval (ok. 20x, ob. 20x).
a - anafaas sisefloeemis, s - säsi.

väikese läbimõõduga säsiosa. Puiduring võtab enda alla suure osa varre ristlõikest (joon. 63, 65). Varre ülemisest osast eraldatud pistikuil on seevastu suur säsiosa ja kitsas puiduring (joon. 62, 64).

Esimesed muutused regeneratsiooni käigus haaravad kambiumi ja floeemi rakke pistiku basaalse lõikepinna lähedal. Rakutuumad suurenevad ja ümarduvad, värvudes senisest intensiivsemalt (joon. 52). Sellega kaasneb tuumakeste suurenemine ja intensiivne värvumine. Teisel-kolmandal päeval algavad aktiviseerunud kambiumi-floeemi piirkonnas mitoosid.

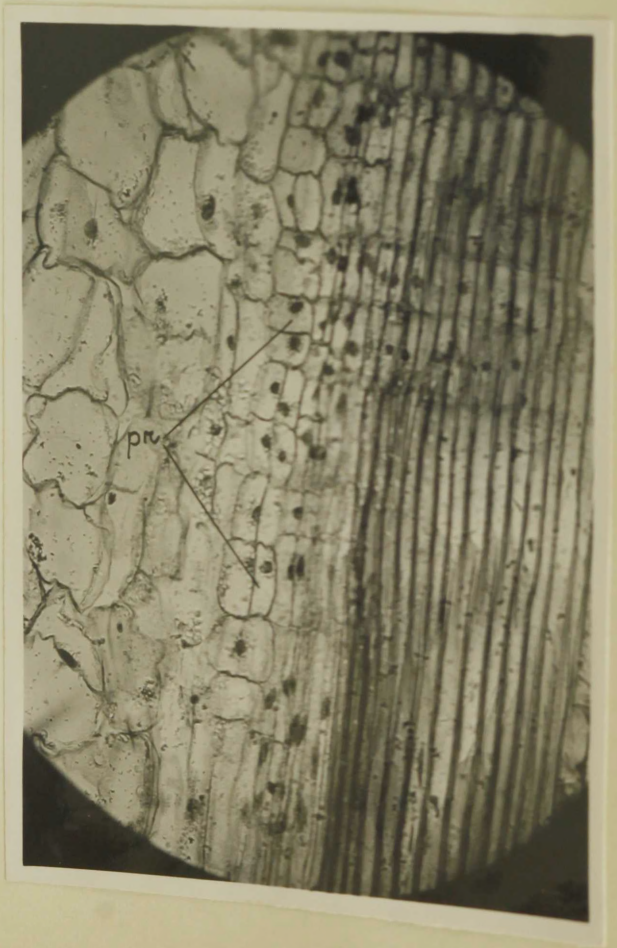
Paralleelselt nimetatud kudedega toimuvad rakkude jagunemised ka kooreparenhüümis ning osaliselt säsis (joon. 53). Tüüpiliste mitooside kõrval võib kooreparenhüümi rakkudes kohata omapärase kujuga tuumasid, mis lubavad oletada mittemitootilise jagunemise võimalust.

Kogu aktiviseerunud ala kambiumi-floeemi piirkonnas laieneb lõikepinna suunas ja omandab radiaalses lõikes "kiilu" kuju (joon. 57). Edasi haarab protsess sisefloeemi ja sellega piirnevaid säsirakke. Selle tulemusena tekib ka küüleemist seespool "kiil". Üldiselt varspistikutel, eriti alumistel, toimub kudede aktiveerumine üsna piiratult, lokaalselt, mitte nii ulatuslikult kui lehtpistikutel.

Regeneratsiooni seisukohalt tuleb oluliseks pidada



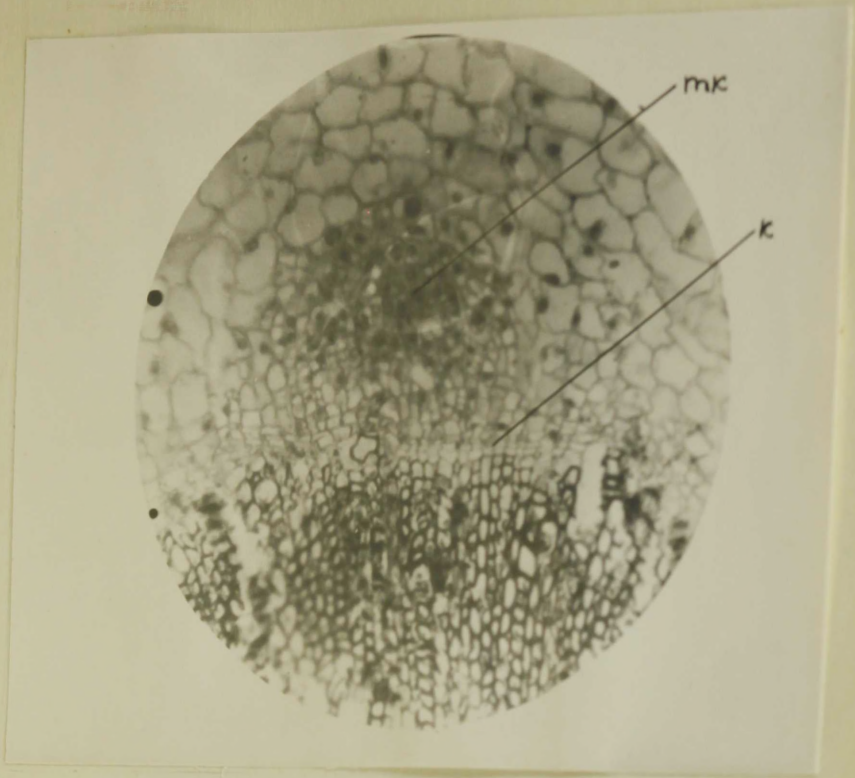
Joon. 53.
Pikilõik koralltomati varspistiku basaalsest otsast 6. päeval pärast operatsiooni (ok. 10x, ob. 20x).
lp - lõikepind,
m - mitoosid koore-parenhüümis,
vf - välisfloeem.



Joon. 54.
Pikilõik koralltomati varspistikust 6. päeval (ok. 10, ob. 20x).
pr - parenhüümrakud floeemi piiril.

neid muutusi, mis toimuvad vahetult välisfloeemiga piirnevates piklikkudes, oma kujult endodermist meenutavates parenhüümrakkudes. Sarnasust endodermisega suurendab tärklisterade esinemine tuumade ümber (joon. 54). Nimetatud rakkudes algavad mitoosid ja kohtades, kus välisfloeemi ja kambiumi aktiveerumisele liitub juhtkimpu ümbritseva parenhüümi aktiviseerumine, tekivad meristeemsete rakkude kolded (joon. 55). Esimesed jagunemised toimuvad paralleelselt lõikepinnaga, järgmised - risti, edasi juba kõikides suundades, kuni moodustub tüüpiline juurealge (joon. 56).

Vaadeldes väljakujunenud juurealgmeid jääb mulje, et need paiknevad vahetult ksüleemi piiril, s.t. et nende moodustumisse lülituvad üheaegselt nii kambium, välisfloeem kui ka parenhüümrakud. Raske on öelda, kui suurt osa etendab üks või teine nendest kudedest juurealgme kujunemisel. Analüüsi raskendab asjaolu, et välisfloeem moodustab koralltomati varres üsna õhukese kihi. Kindlalt võib aga väita, et juurte teke on alati endogeenne ja et sellel protsessil puudub struktuurne seos kalluse tekkega. Juured tekivad enamasti lõikepinnast sügavamal, teatud kaugusel sellest (joon. 57 ja 58). Enamasti väljuvad juured läbi kooreosa, mõnel juhul võivad nad ka läbi lõikepinna välja tungida (joon. 59).



Joon. 55. Ristlõik koralltomati varspistikust 5. päeval (ok. 20x, ob. 9x).
k - kambium, mk - meristeemkolle.



Joon. 56. Pikilõik koralltomati varspistikust 12. päeval. Juurealge kambiumi piiril (ok. 7x, ob. 20x).



Joon. 57. Pikilõik koralltomati varspistikust (ok. 10x, ob. 3,5x). hk - kiilukujuline haavakude, j- juurealge, lp - lõikepind.



Joon. 58. Pikilõik koralltomati varspistikust 9. päeval (ok. 5x, ob. 10x). j - juurealge, lp - lõikepind.

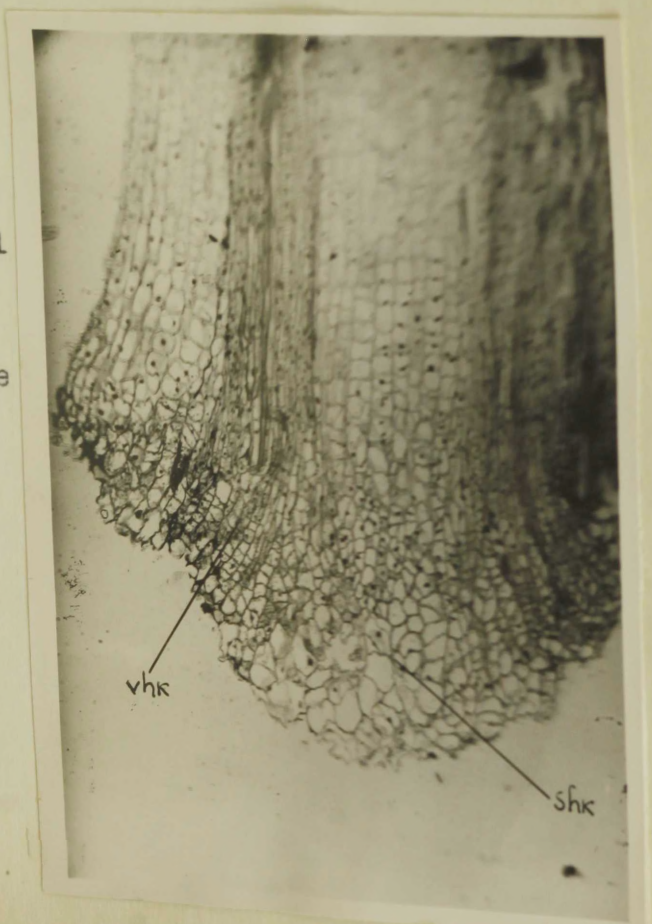
Paralleelselt juurealgmetega moodustub koralltomati varspistikute basaalsel lõikepinnal kallus. Nähtav kallus tekib aktiviseerunud "kiilude" tungimisel üle lõikepinna. Samuti nagu lehtpistikutel, ei ole varspistikute kallus oma ehituselt homogeenne. Kambiumi ja floeemi kohal moodustub väikserakuline, meristeemse iseloomuga haavakude, parenhüümi kohal aga suurerakuline haavakude (joon. 60). Juurte ja kalluse tekkimise kiiruses valitseb ka varspistikutel omapärane vastuolu. Hästi demonstreerib seda joon. 57. Lõikepinna sellel poolel, kus esineb juurealge, puudub kallus. Säsi kohal ja sellel lõikepinna poolel, mille läheduses ei ole näha juurealget, esineb kallus.

Milline osa on kallusel varspistikute regeneratsioonis? Adventiivvõsusid varspistikute basaalsel lõikepinnal ei teki. Küll toimub aga kalluses intensiivne puitumine ja võib arvata, kui olulist osa etendab see häiritud juhtsüsteemi taastamisel. Uued haavapuidu elemendid moodustavad ka seespool lõikepinda, aktiveerunud "kiiludes". Viimased ühinevad kalluses tekkinud puidusõlmedega ja moodustub ühtne süsteem, millel kujuneb otsene seos tekkivate juurealgmetega.

Kui võrrelda erineva vanusega taimedelt ja erinevalt kõrguselt eraldatud koralltomati varspistikute regeneratsiooni käiku, siis võib öelda sama, mis lehtpistikute puhul - olulisi struktuurseid erinevusi ei ole.

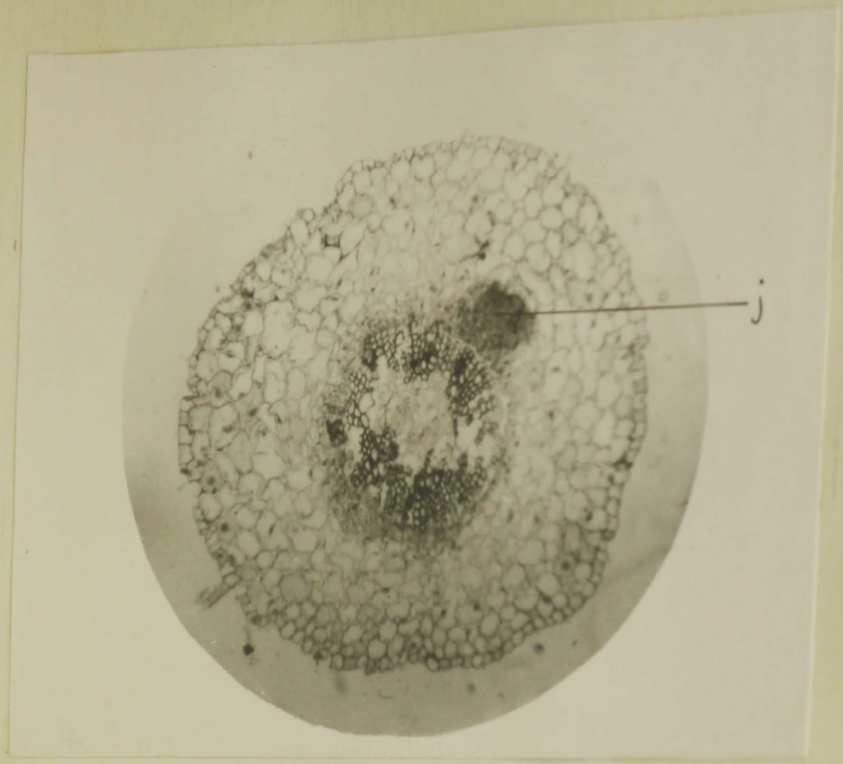


Joon. 59. Pikilõik koralltomati varspistikust (ok. 10x, obj. 3,5x). j - juurealge, lp - lõikepind.

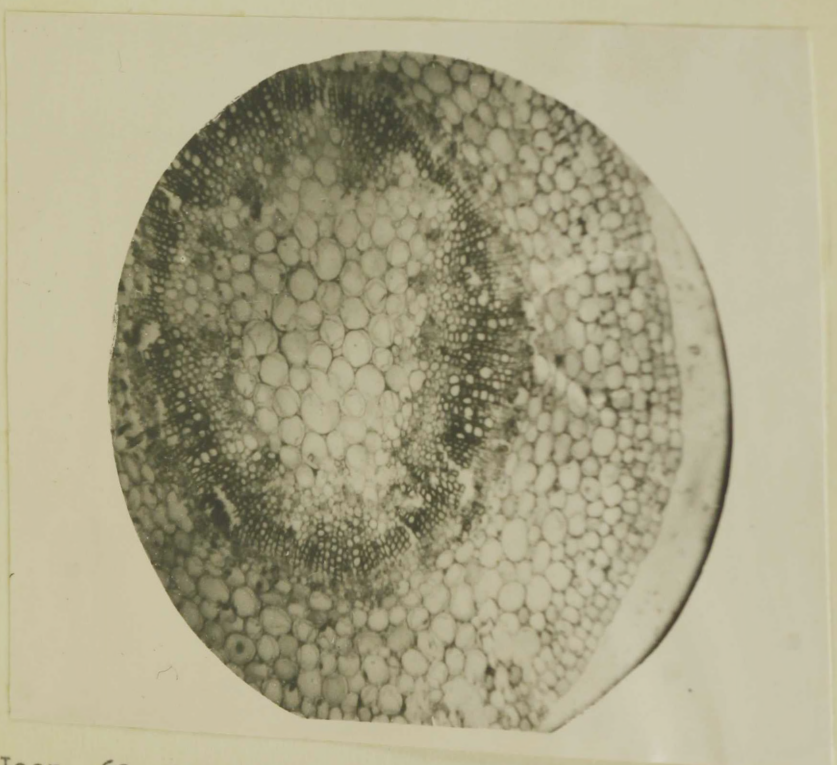


Joon. 60. Pikilõik koralltomati varspistikust 13. päeval (ok. 5x, ob. 10x).
shk - suurerakuline haavakude,
vhk - väikserakuline haavakude.

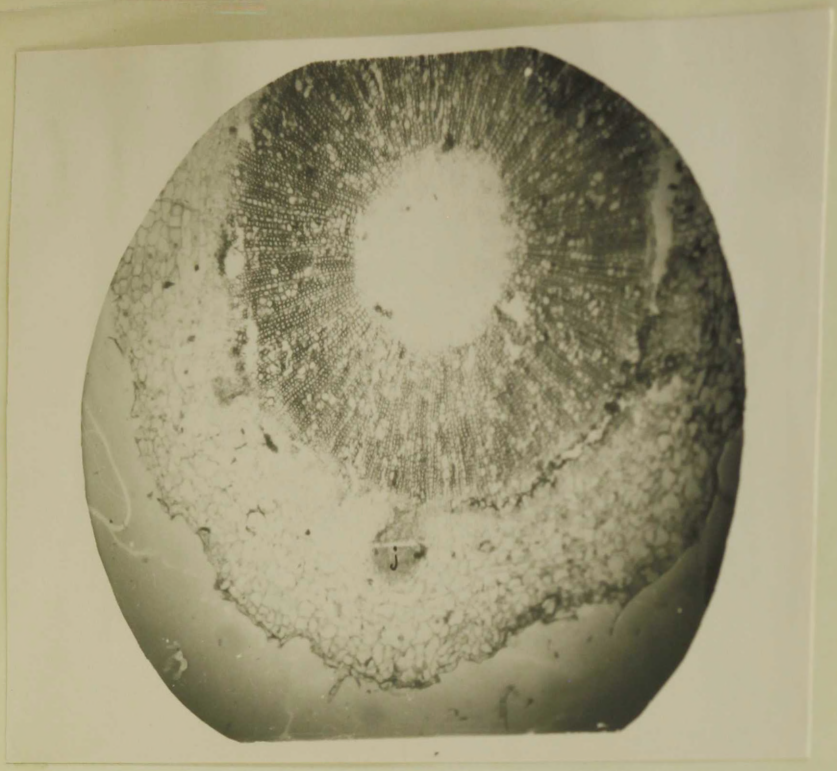
Histoloogilised preparaadid näitavad vaid erinevusi regeneraatide väljakujunemise kiiruses ja hulgas. Näiteks võib tuua viiendal ja seitsmendal päeval fikseeritud materjali analüüsi. Viiendal päeval pärast varspistikute eraldamist on 3 - 4 lehe faasis lõigatud varspistikutel, samuti varre alumisest osast lõigatud pistikutel vegetatiivse perioodi lõpust ja õienuppude faasist juba kujunenud meristeemkolded kambiumi piiril, vastavatel pistikutel varre ülemisest osast pole neid märgata. See-eest on ülemistel pistikutel kõrvuti välisfloeemiga aktiviseerunud ka sisefloeem, mida alumistel pistikutel ei märka. Seitsmendal-kaheksandal päeval jääb ülemiste varspistikute regeneratsiooniprotsess endiselt maha sama arengufaasi alumiste pistikute ja 3 -4 lehe faasis eraldatud pistikute regeneratsioonist (joon. 61 - 65). Kui mõnel õienuppude faasis eraldatud alumisel varspistikul võib ühes ristlõikes korraga näha 4 - 6 juurealget, siis ülemistel pistikutel pole neid veel tekkinud. Ka üldine aktiveerumine ja "kiilu" kujunemine on ülemisest varreosast eraldatud pistikutel vaevumärgatav. Kõik need erinevused on kvantitatiivset laadi, piirduvad vastavate struktuuride tekke kiirusega ega haara kvalitatiivseid muutusi regeneraatide tekke viisis. Hilisemas regeneratsiooni käigus nimetatud erinevused tasanduvad. Enamikul varspistikutest tekivad basaalse otsa läheduses varem või hiljem adventiivjuured ja nende lähtealaks on



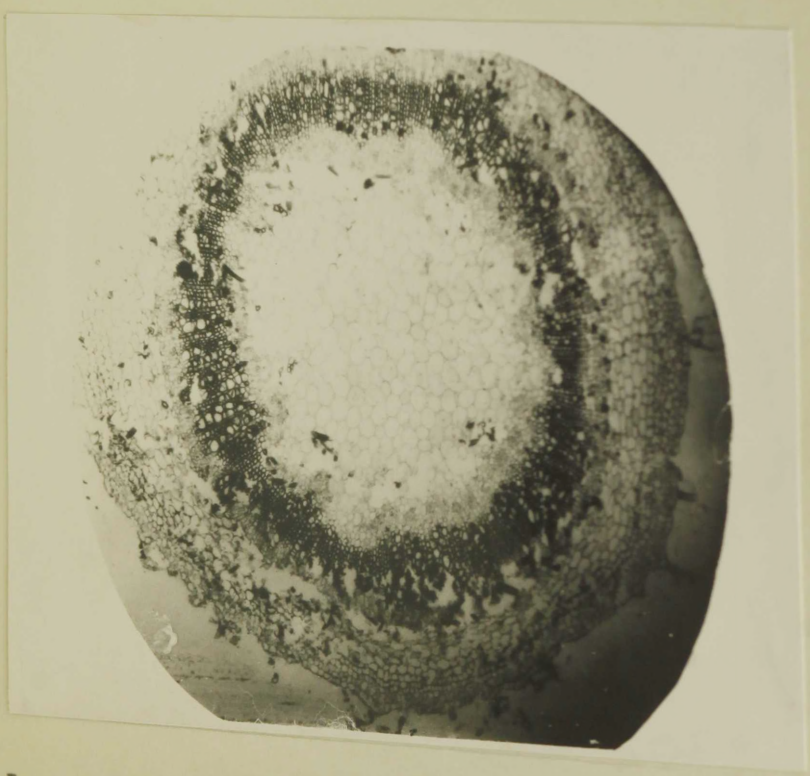
Joon. 61. Ristlõik koralltomati 3-4 päristehe faasis lõigatud varspistikust 7. päeval (ok. 20x, ob. 3,5x). j - juurealge.



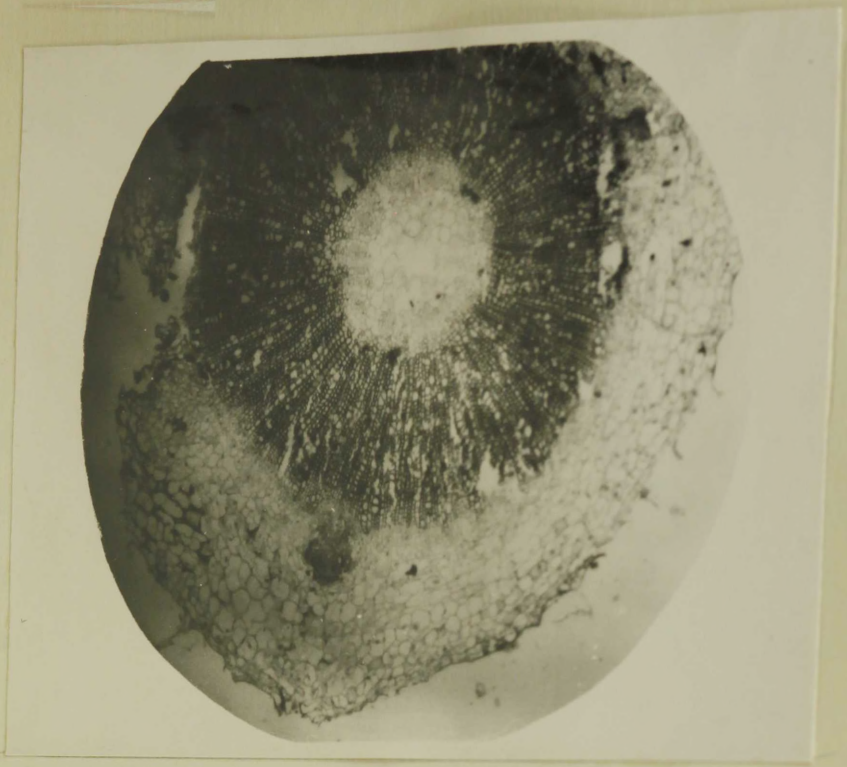
Joon. 62. Ristlõik koralltomati vegetatiivse perioodi lõpul varre ülemisest osast lõigatud pistikust 7. päeval (ok. 20x, ob. 3,5x).



Joon. 63. Ristlõik koralltomati vegetatiivse perioodi lõpul varre alumisest osast lõigatud pistikust 7. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5).



Joon. 64. Ristlõik koralltomati õienuppude faasis varre ülemisest osast lõigatud pistikust 7. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).



Joon. 65. Ristlõik koralltomati õienuppude faasis varre alumisest osast lõigatud pistikust 7. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).



Joon. 66. Ristlõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis (ok. 12,5x, ob. 3,5x).

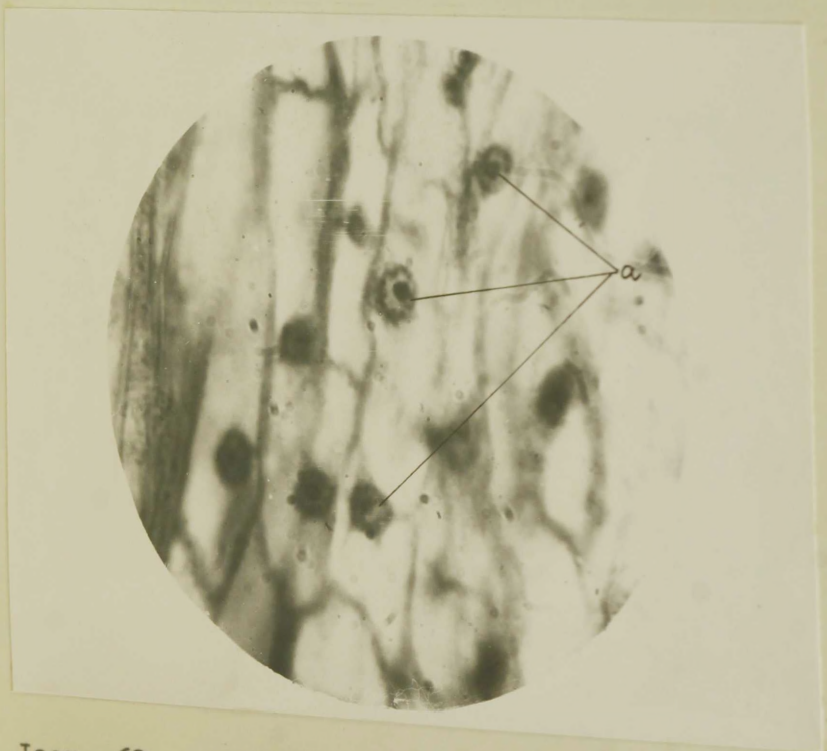
kõigil juhtudel kambiumi piirkond koos vastavate floeemi- ja kooreparenhüümi rakkudega. Mis puutub kallusesse, siis ületavad noorematelt taimedelt ja varre ülemisest osast eraldatud pistikud esialgu kalluse tekke kiiruselt alumisest varreosast eraldatud pistikuid. Neil moodustub põhiliselt kohev, suurerakuline parenhüümse püritoluga haavakude. Hilisemas regeneratsiooni käigus vahekord muutub: suurem ja tugevamini puitunud kallusemügar kujuneb lõppkokkuvõttes just vanemailt taimedelt ja eriti varre alumisest osast eraldatud pistikuil.

Koralltomati hüpokotüül. Hüpokotüüli regeneratsiooni histoloogilist külge jälgiti 3 - 4 lehe faasis, vegetatiivse perioodi lõpul ja õienuppude faasis opereeritud taimedel. Lõikepind läbib idulehtedest allpool asetsevat varreosa, kus peaaegu või täielikult puudub säsi (joon. 66). Teisi iseärasusi hüpokotüüli anatoomias, võrreldes vastavate varspistikute omaga, esile tuua ei saa. Erineva vanusega taimede hüpokotüülid erinevad omavahel peamiselt ~~puitumise astme~~ puiduringi suuruse poolest.

Hüpokotüüli regeneratsioon tähendab adventiivvõsude teket lõikepinnal. Teisel päeval olulisi muutusi lõikepinnalähedastes kudedes ei märka (joon. 69, 70). Esimesed muutused vigastatud hüpokotüülis ilmnevad järgnevatel päevadel ja haaravad kõigepealt lõikepinnast veidi allpool asuvaid kambiumi ja floeemi rakke.



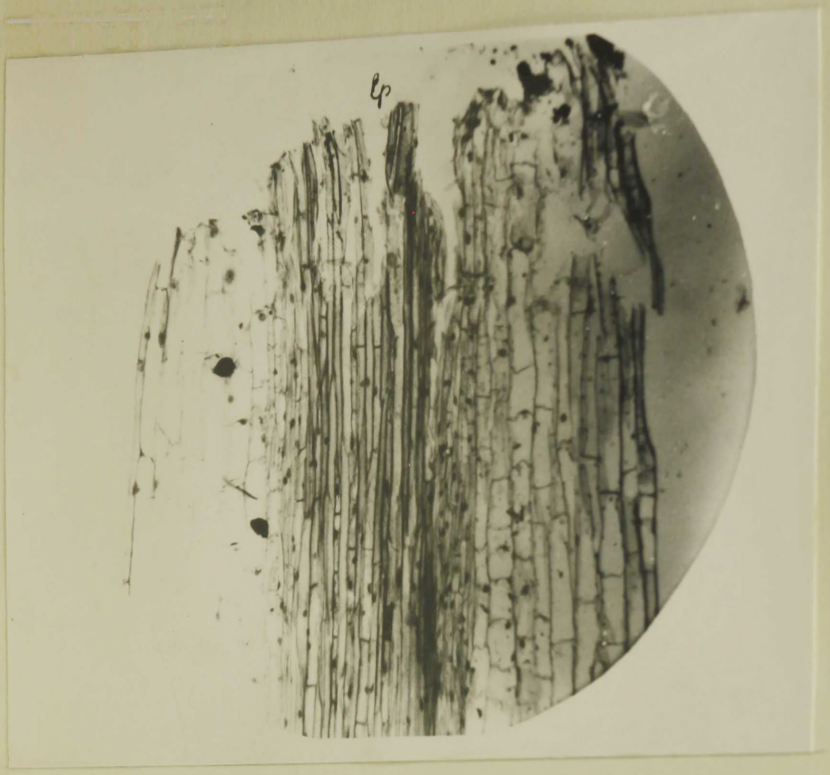
Joon. 67. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist 3 päeva pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 40x). a - aktiveerumata tuumad lõikepinnast kaugemal.



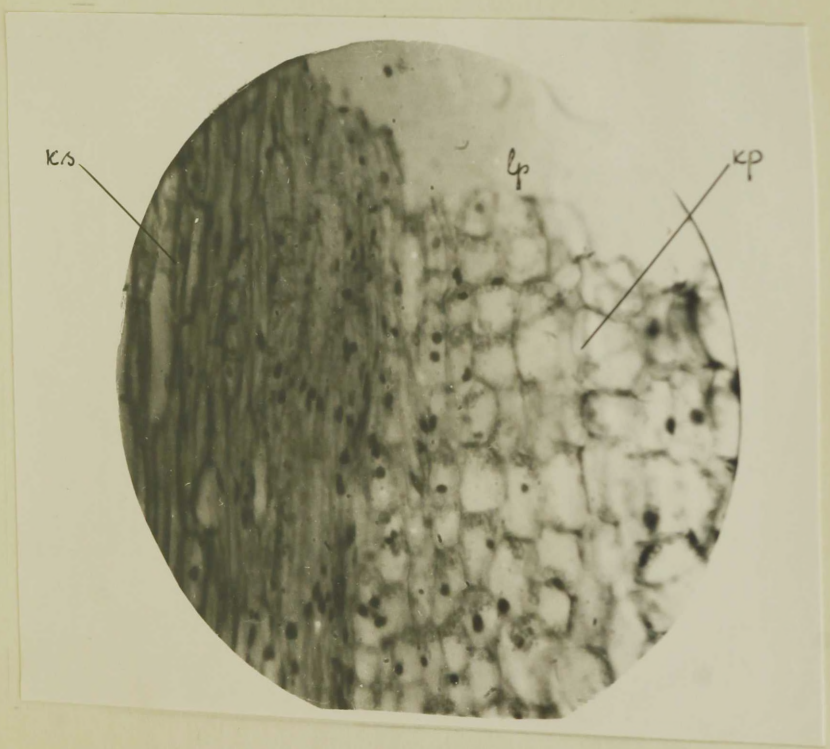
Joon. 68. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist 3. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 40x). a - aktiviseerunud tuumad lõikepinna lähedal.

Toimub tüüpiline regeneratsiooniprotsessi esimesi etappe iseloomustav rakkude aktiveerumine: tuumade ja tuumakeste suurenemine ning intensiivne värvumine (joon. 67 ja 68). Nimetatud alal algab rakkude jagunemine. Sellega liitub rakkude jagunemine juhtkimpu ümbritsevas parenhüümis. Aktiviseerunud ala laieneb lõikepinna suunas ja moodustab varspistiku sarnaselt "kiilu" (joon. 71). Erinevalt varspistikust haarab hüpokotüüli haavakoest kiil enda alla suurema ala ja kujuneb välja tunduvalt kiiremini (enamasti kolmandal, neljandal päeval). Tekkinud haavakoes jätkuvad intensiivsed jagunemisprotsessid ja selle tulemusena kerkib üle lõikepinna silmaga nähtav kallus (joon. 72, 73). Esialgu kujuneb kallus väljaspool puiduosa ja omandab ristlõikes rõnga kuju. Hiljem katab kallus ensmuse lõikepinnast, ulatudes ka puidu kohale (joon. 74). Kalluse perifeerses osas eraldub meristeemse iseloomuga rakkude rühm - väikserakulisem, suuremate tuumadega, intensiivsemalt värvunud. Sellistest rakurühmadest saavad alguse adventiivpungad (joon. 73, 74, 75, 76). Adventiivseid pungi võib ühel lõikepinnal tekkida terve rida, võsuks areneb neist tavaliselt ainult üks või kaks.

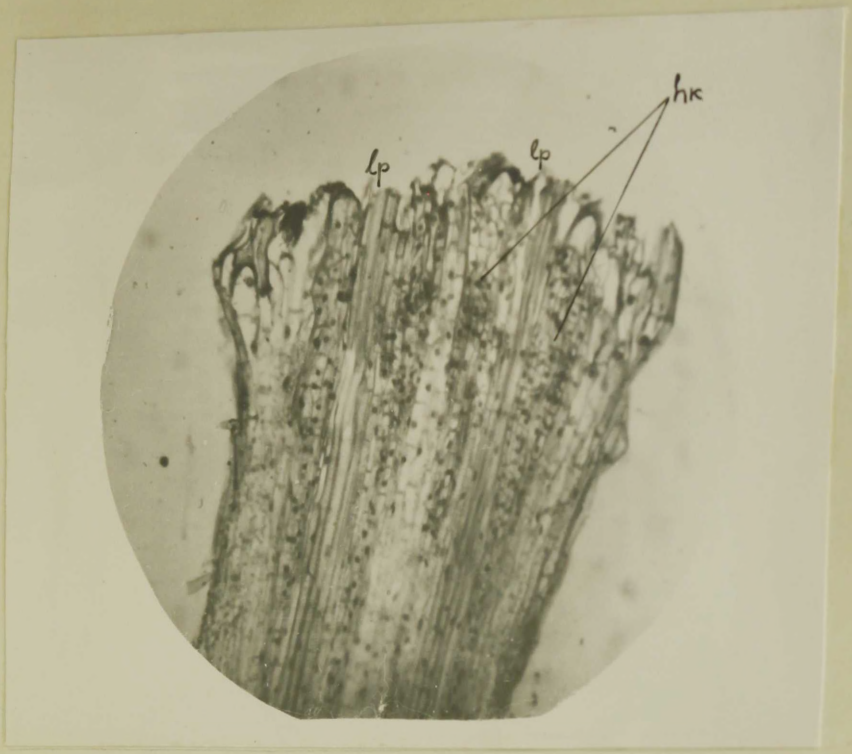
Regenereeruvat hüpokotüüli iseloomustab ulatuslik kudede aktiveerumine lõikepinna läheduses. Joon. 77 näitab välisfloeemi aktiveerumist, joon. 78 - sisefloeemi



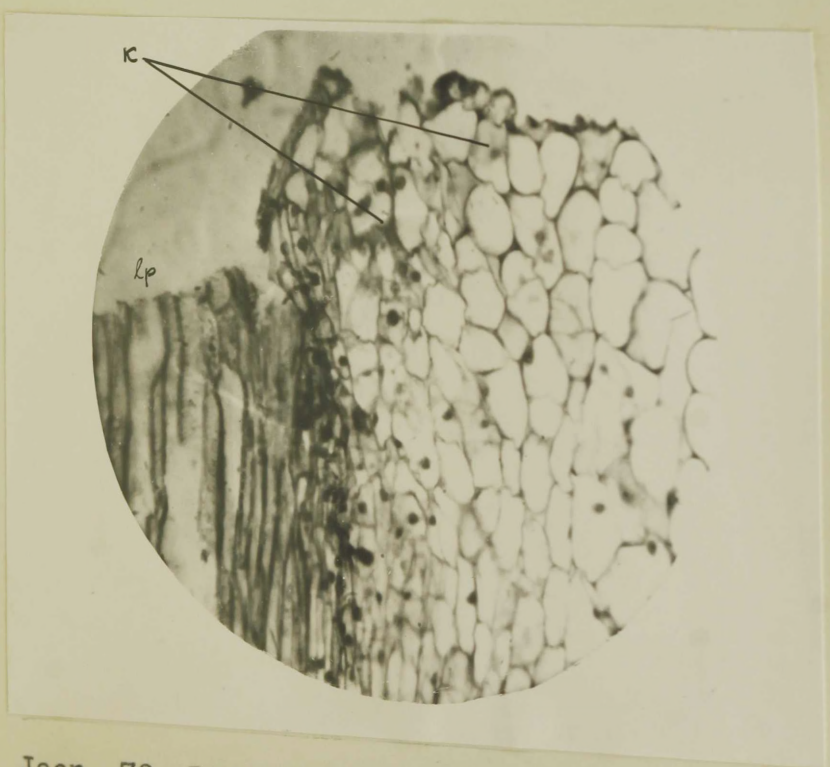
Joon. 69. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist 3-4 pärislehe faasis 2. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 12,5x, ob. 9x). lp - lõikepind.



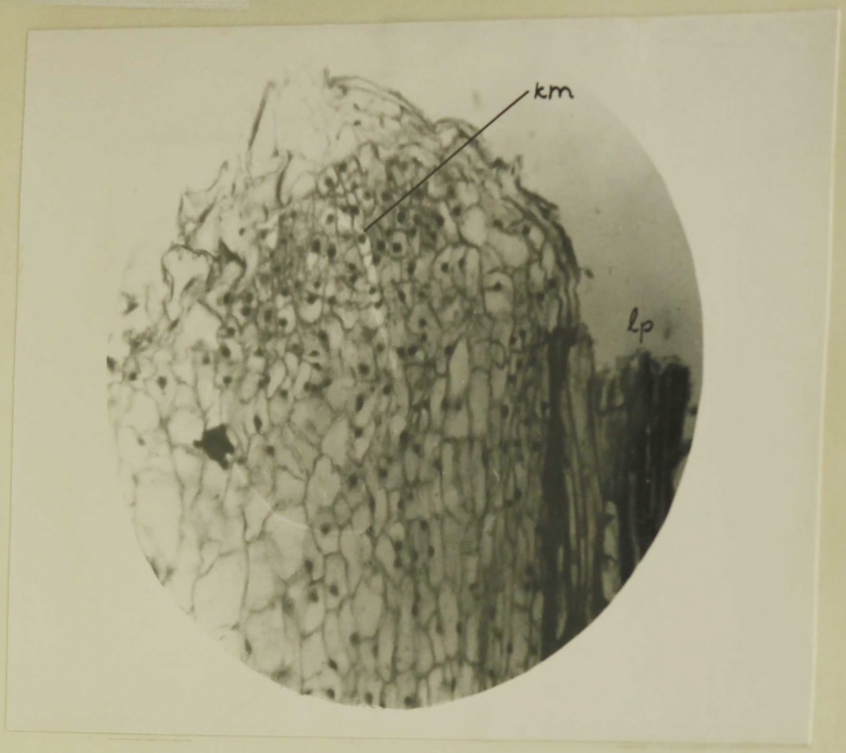
Joon. 70. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 2. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 9x). kp - kooreparenhüüm, ks - ksüleem, lp - lõikepind.



Joon. 71. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist 3-4 pärislehe faasis 4. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 12,5x, ob. 9x).
hk - kiilukujuline haavakude,
lp - lõikepind.



Joon. 72. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 4. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 9x).
k - üle lõikepinna ulatuv kallusekühm.



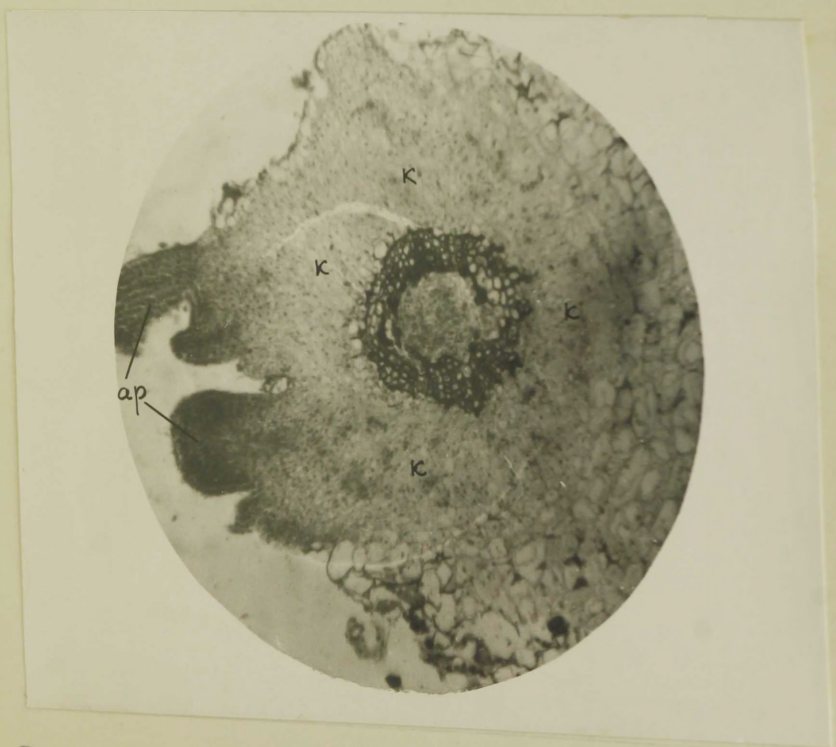
Joon. 73. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 5. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 9x). km - kallusemügar, lp - lõikepind.



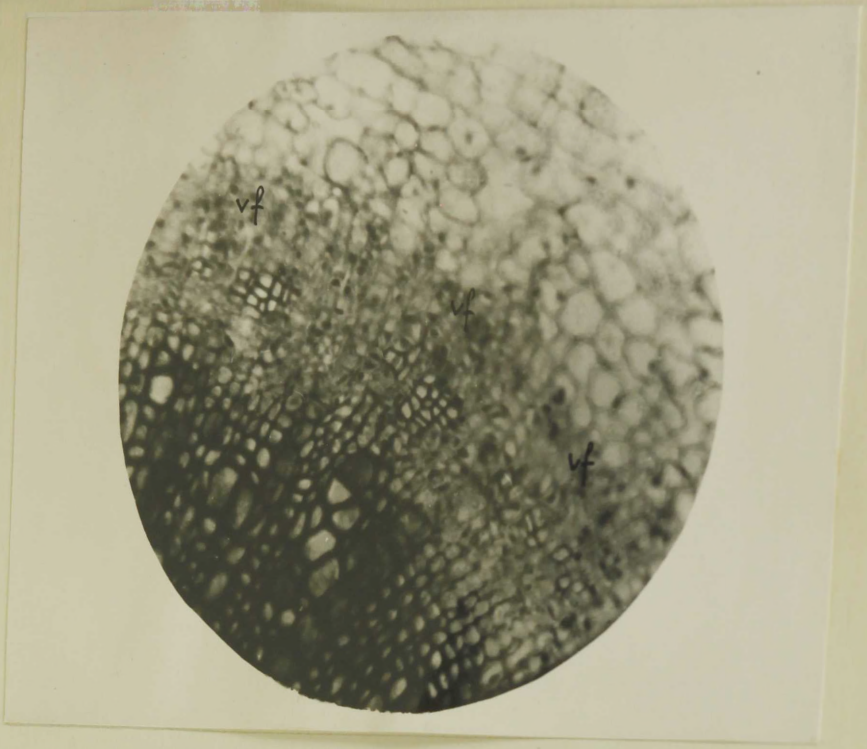
Joon. 74. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist 3-4 pärislehe faasis 7. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 3,5x). k - kallus, ks - ksüleem.



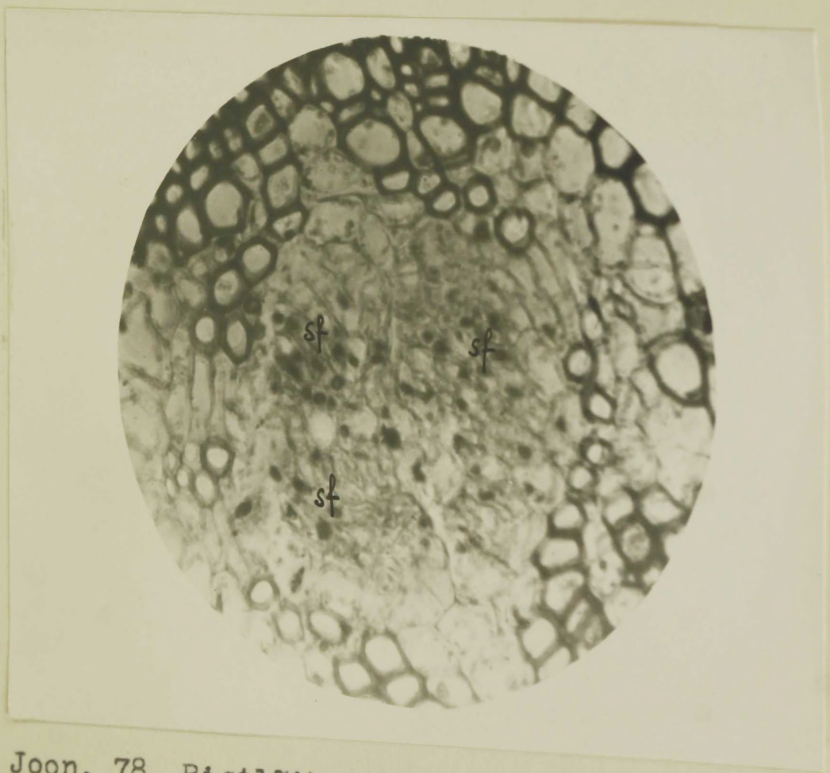
Joon. 75. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist 3-4 pärislehe faasis 12. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 3,5x). a - adventiivsed lehealgmed.



Joon. 76. Ristlõik koralltomati hüpokotüülist 3-4 pärislehe faasis 16. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 3,5x). ap - adventiivpungad, k - kallus lõikepinnal.



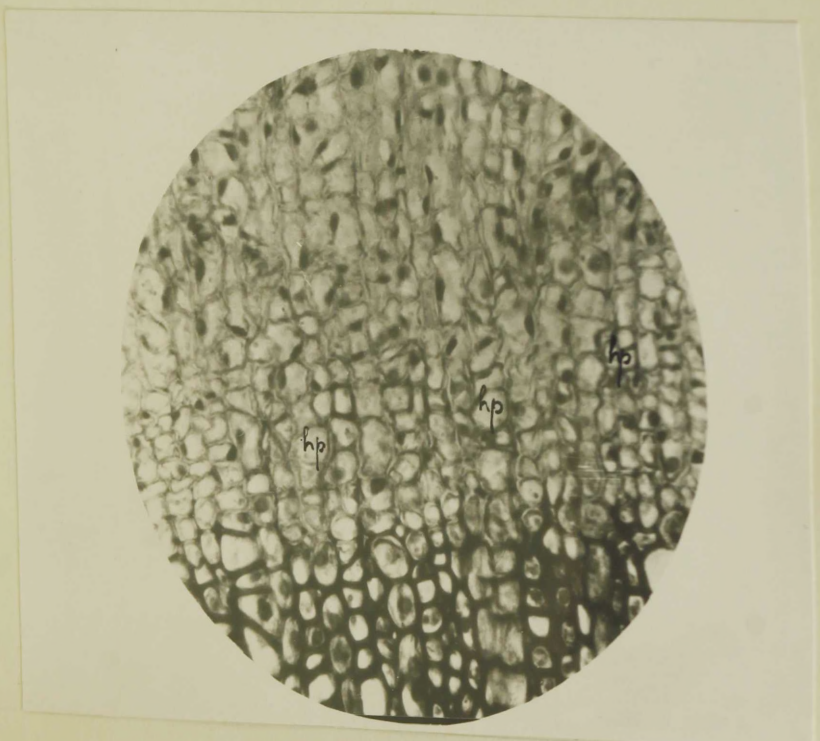
Joon. 77. Ristlõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 9. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 9x). vf - aktiviseerunud välisfloeem.



Joon. 78. Ristlõik koralltomati hüpokotüülist 3-4 pärislehe faasis 10. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 15x, ob. 20x). sf - aktiviseerunud sisefloeem.



Joon. 79. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 9. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 9x). hp - haavapuidu elemendid "kiilu" osas.



Joon. 80. Ristlõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 9. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 20x). hp - haavapuit.

aktiveerumist. Nagu juba nimetatud, saavad adventiivpungad alguse haavakoe perifeersetest kihtidest. Milleks toimub siis ulatuslik kudede aktiveerumine lõikepinnast sügavamal? Preparaadid näitavad, et sarnaselt vars- ja lehtpistikutega tekib hüpokotüüli aktiveerunud haavakoe "kiiludes" haavapuit (joon. 79, 80). Uued puiduelemendid seovad kujunevaid pungaalgmeid vana juhtkoega ühtseks süsteemiks.

Kvalitatiivseid erinevusi erineva vanusega taimedelt eraldatud hüpokotüülide regeneratsioonis ei ole. Adventiivsete pungade lähtealaks on kõigil juhtudel haavakoest "kiilude" perifeersed kihid. Varieerub ainult regeneraatide kujunemise kiirus ja hulk, mis ilmnes juba välistes vaatlustes.

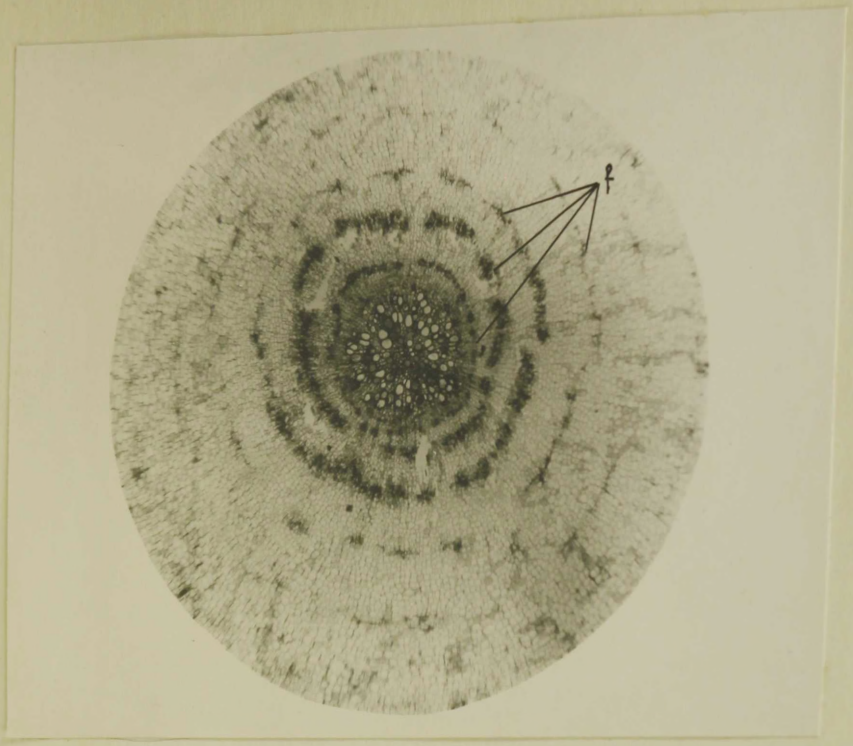
Võililie juurpistikud. Histoloogilist analüüsi teostati noortelt, 1,5 - 3 mm diameetriga ja vanadelt, 7 - 20 mm diameetriga võililie juurtelt lõigatud pistikutel. Lühiduse mõttes on neid edaspidi nimetatud noorte ja vanade juurte pistikuteks. Jälgiti struktuurseid muutusi nii pistikute ülemise kui ka alumise lõikepinna vastavates kudedes.

Mikroskoopilised uurimused näitavad, et pistikuteks kasutatud juuretükkidel on kadunud primaarne ehitus. On ära langenud esikoor ja peamise osa juurest võtab enda alla teisniin, mis koosneb põhiliselt paren-

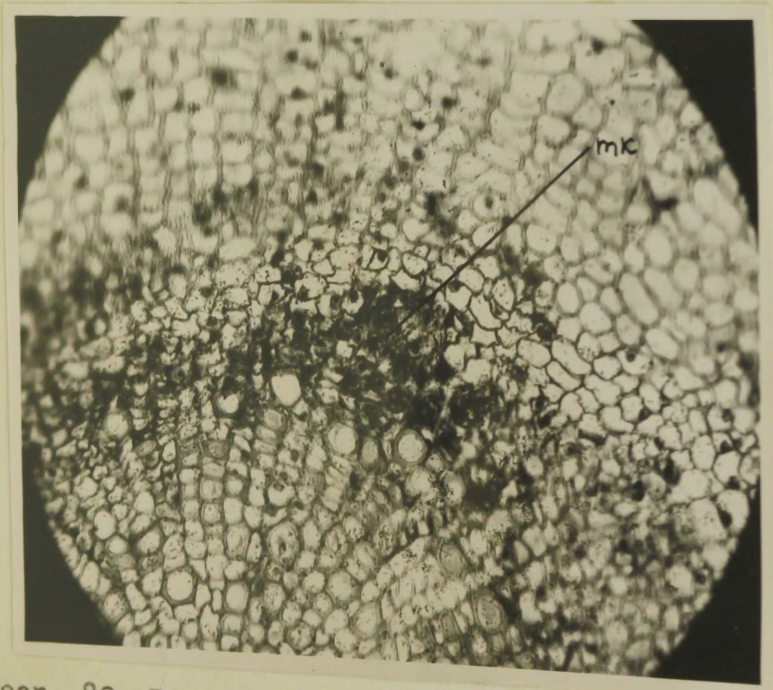
hüümrakkudest. Juure südamiku moodustavad puiduelemendid. Floeemiparenhüümi sees, 6 - 7 rakukihi järel paiknevad korrapäraste ringidena piimasoonte grupid koos sõeltorude ja saaterakkudega (joon. 81). Vassilevskaja (Васильевская , 1937) nimetab neid ringe pärisniineks ja väidab, et sellise ringi iga rakkude grupp on tekkinud ühest meristeemrakust.

Nii vanade kui noorte juurte pistikutel toimub regeneratsiooniprotsess kiiremini ülemisel lõikepinnal ja selle läheduses asuvates kudedes. Vastuseks vigastusele aktiviseerub kambiumi tegevus. Juba teisel päeval võib noorte juurte pistikute ülemise lõikepinna lähedal kambiumi piiril näha intensiivselt värvunud, suurenenud tuumadega rakke ja nende hulgas mitoose. Ümber puidutsentri tekib kergesti eristatav, intensiivselt värvunud rakkude rõngas, mille läbimõõt iga päevaga ulatuslikumaks muutub. Aktiviseerunud kambiumi rõngas diferentseeruvad üksikud meristeemkolded (joon. 82). Need tekivad tavaliselt paar, kolm rakukihti allpool lõikepinda.

Tumedalt värvunud, suurenenud tuumadega rakud tekivad ka tsentraalsemates floeemiringides. Õigem on üldse rääkida kambiaalse tsooni aktiveerumisest, sest raske on piiri tõmmata kambiumi ja tema esimeste derivaatide vahel. Kambiaalse tsooni rakkude jagunemise tulemusena laieneb see aktiviseerunud haavakoe piirkond



Joon. 81. Ristlõik võililles noore juure pistiku ülemisest otsast 3. päeval pärast operatsiooni (ok. 7x, ob. 3,5). f - floeemiringid (sõeltorud saaterakkudega ja piimasooned).



Joon. 82. Ristlõik võililles noore juure pistiku ülemisest osast 3. päeval (ok. 20x, ob. 10x). mk - meristeemkolle kambiumi piiril.

lõikepinna suunas ja moodustab radiaallõikes tüüpilise "kiilu" (joon. 83) . Võib märgata, et kõik "kiilu" rakud ei ole ühesugused. Mõni rakukiht allpool lõikepinda kujunevad välja teistest intensiivsemalt värvunud meristeemrakkude rühmad - tulevaste võsupungade algmed (joon. 84).

Võsupungade algmed tekivad vahetult kambiumi piiril. Kambiaaltsooni edasise laienemise tulemuseks on selle ühinemine esimese floeemiringiga. Viiendal päeval võib näha, et see suhteliselt väikeserakuline haavakude hakkab üle lõikepinna kerkima - koos lõikepinnale tõusvate pungaalgmetega. Pungaalgmeid tekib ühel pistikul rohkesti ja nad moodustavad ristlõikes nagu pärja puidutsentri ümber. Et kultuure hoiti pidevalt valguses, toimus pungade diferentseerumine kiiresti ja silmaga nähtavat kallusemügarat ülemisel lõikepinnal peaaegu ei moodustunud, kui mitte arvestada neid "kiilu" rakke, mis otseselt pungade moodustumisest osa ei võta, küll aga koos nendega väikese kühmuna lõikepinnale tõusevad. Kuuendal, seitsmendal päeval võib lõikepinnal eristada juba silmaga nähtavaid lehealgmeid.

Analüüsitud preparaatidest ilmneb, et <u>vanade juurte pistikute ülemise lõikepinna</u> regeneratsioonis aktiveerub algusest peale suurem hulk rakukihte kui noorte juurte pistikuil. Juba teisel päeval võib kõrvuti kambiaaltsooniga näha märgatavaid muudatusi floeemiringides (joon. 85).



Joon. 83. Pikilõik võilille noore juure pistiku ülemisest osast 5. päeval (ok. 10x, ob. 10x).
hk- kiilukujuline haavakude,
lp - lõikepind.



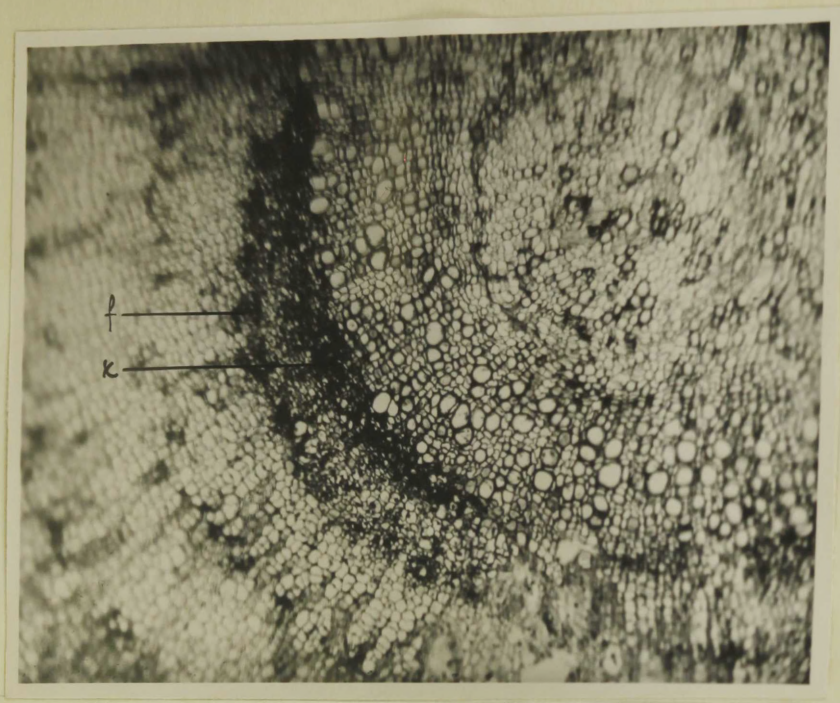
Joon. 84. Pikilõik võilille noore juure pistiku ülemisest osast 5. päeval (ok. 20x, ob. 3,5x).
ap - adventiivpung, k - "kiil".

Esimene floeemiring ei jää rakkude värvumise intensiivsuselt maha kambiumist. Aktiviseerumisprotsess haarab ka floeemiparenhüümi kambiumi ja esimese floeemiringi vahel. Kolmandal, neljandal päeval võib aktiviseerunud piirkonnas paar rakukihti allpool lõikepinda eristada üksikuid meristeemkoldeid. Need tekivad nii seoses kambiaaltsooniga kui ka esimeste floeemiringidega (kambiumi poolt lugedes). Kõige suurema ulatuse võtavad nad algusest peale esimeses ja teises floeemiringis. Neljandal, viiendal päeval hakkavad floeemiringis tekkinud meristeemkolded läbi lõikepinna välja tungima, kergitades ühtlasi nende kohal olevat paari raku kihilist aktiviseerumata ala. Võsupungi tekib ühel pistikul palju, sageli mitmes reas. Peamiselt moodustavad nad esimese ja teise floeemiringi kohal (joon. 86). Seega, erinevalt noortest juurtest etendab vanade juurte pistikuil ülemise lõikepinna regeneratsiooniprotsessides peamist osa floeem - floeemi vähem diferentseerunud arenguvõimelised rakud.

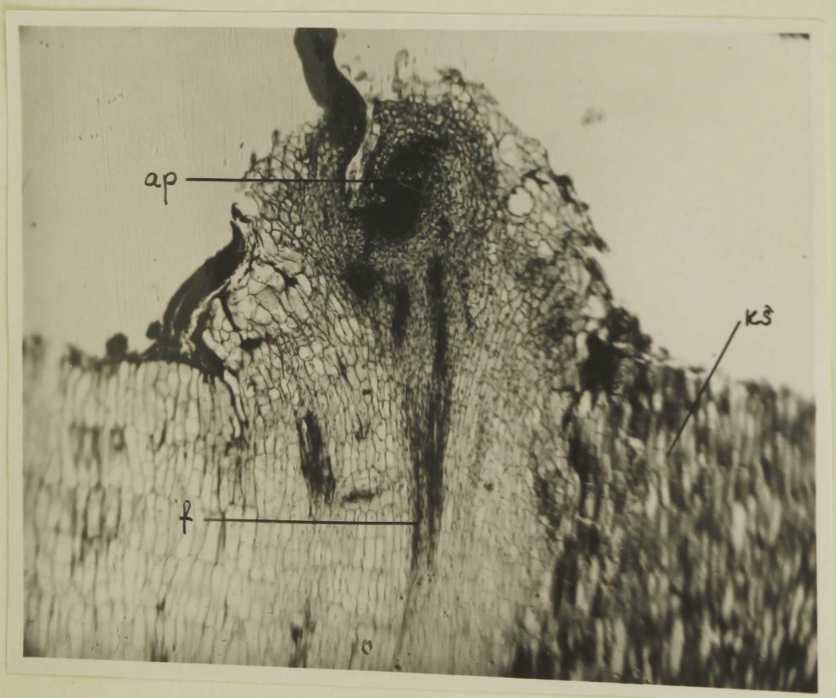
Aktiviseerunud aladel võsupungadest allpool diferentseeruvad juhtkoeelemendid.

Umbes paar nädalat pärast pistikute eraldamist võib ülemise lõikepinna all floeemiosas näha fellogeenikihti.

Regeneratsiooniprotsessid võililles juurpistikute alumise lõikepinna kudedes kulgevad mõnevõrra aeglase-



Joon. 85. Ristlõik võililles vana juure pistiku ülemisest osast 2. päeval pärast operatsiooni (ok. 5x, ob. 10x).
f - floeemiring, k - kambiaalne tsoon.



Joon. 86. Pikilõik võililles vana juure pistiku ülemisest osast 8. päeval (ok. 5x, ob. 10x).
ap - adventiivpung, f - l. floeemiring, ks - ksüleem.

malt, eriti vanade juurte pistikutel. Noorte juurte pistikute alumise lõikepinna läheduses toimuvaid struktuurseid muudatusi võib iseloomustada järgmiselt. Sarnaselt ülemise lõikepinnaga reageerivad vigastusele kõigepealt kambiaalse tsooni rakud paar rakukihti seespool lõikepinda. Rakkude sisu värvub tumedamaks, rakutuumad suurenevad ja ümarduvad. Juba teisel päeval võib näha mitoose.

Üksikuid mitoose leiame ka kambiumilähedases floeemiparenhüümis, mis annab tunnistust selle koe aktiviseerumisest kõrvuti kambiumiga. Joon. 87 näitabki tumedalt värvunud, suurenenud tuumadega floeemirakke kambiumi naabruses. Lõikepinna lähedal võtab floeemi aktiviseerumine laiema ulatuse. Seda ei saa võrrelda seni nähtud "kiilluga". Floeemiparenhüüm aktiviseerub lõikepinnast paari rakukihi kaugusel kogu oma ulatuses, kuigi üsna õhukese kihina. Rakkude jagunemised toimuvad siin paralleelselt lõikepinnaga, mille tulemusena piklikud floeemiparenhüümi rakud üha lühemaks muutuvad. Tüüpiliste mitoosidе kõrval võib näha omapäraselt deformeerunud kujuga tuumi, mille kohta võiks arvata, et need kas alustavad või lõpetavad mittemitootilist jagunemist.

Viiendal, kuuendal päeval jääb lõikepinna lähedaste kudede aktiveerumine seisma ja edasisi muudatusi võib märgata alles 12. -13. päeval. Aktiviseerunud ala-

Joon. 87.
Pikilõik võililie noore juure pistiku alumisest osast 5. päeval (ok. 10x, ob. 10x).
a - aktiviseerunud teisniin lõikepinna lähedal.



Joon. 88.
Pikilõik võililie noore juure pistiku alumisest osast 2. päeval (ok. 7x, ob. 10x).
j - juurealge,
kj - külgjuur.



del (nii piki kambiumi kui ka paralleelselt lõikepinnaga) moodustavad juhtkoe elemendid. Piki kambiumi, vana puidu kõrvale tekivad uute puiduelementide vällid. Lõikepinnaga paralleelselt aktiviseerunud floeemikihis kujunevad puidukolded, enamasti floeemiringide kohal. uued puiduelemendid vana puidu kõrval seostuvad lõikepinnalähedaste puidusõlmedega.

15. - 16. päeval hakkab kogu aktiviseerunud floeemi - osa koos vastavate puidusõlmedega üle lõikepinna kerkima - moodustub nähtav kallus. Ülemise lõikepinnaga võrreldes moodustub kallus alumisel lõikepinnal suure hilinemisega ja peamise osa temast võtavad enda alla haavapuidu kolded.

Juurealgmed võivad noorte juurte pistikuis üsna varakult välja kujuneda. Kui pistikuks kasutatud juuretükk sisaldab külgjuuri, tekivad juurealgmed kõigepealt külgjuurte kasnlas, nende alusel (joon. 88). Neid võib näha juba teisel päeval fikseeritud materjalis. Juurealgmed võivad tekkida ka seoses aktiviseerunud kambiaaltsooniga (joon. 89). Selliseid juurealgmeid võib märgata kuuenda, seitsmenda päeva preparaatides, enamik tekib aga 15. - 20. päeval. Juurealgmed kujunevad välja erineval kaugusel lõikepinnast, tungides mõnel juhul ka läbi lõikepinna välja.

Vanade juurte pistikute alumine lõikepind reageerib vigastusele märksa aeglasemalt. Teisel päeval fik-



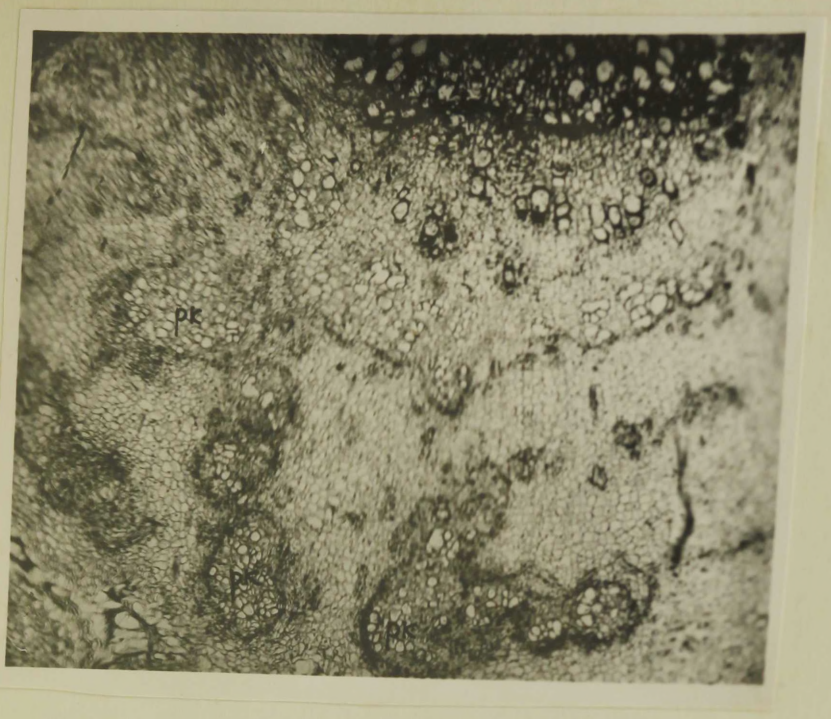
Joon. 89. Pikilõik võililLe noore juure pistiku alumisest osast 6. päeval (ok. 10x, ob. 3,5x).
lp - lõikepind, j - juurealge.

Joon. 90. Pikilõik võililLe vana juure pistiku alumisest osast 15. päeval (ok. 12,5x, ob. 9x).
f - fellogeen.

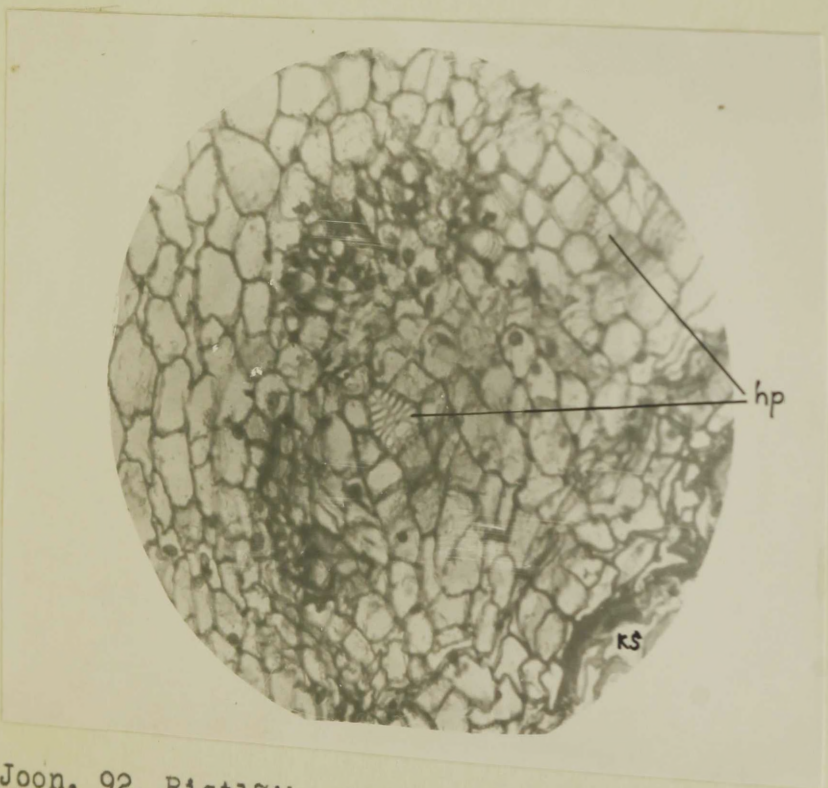


seeritud preparaadis esineb ainult üksikuid tumedamalt värvunud tuumi kambiaaltsoonis ja esimestes floeemiringides. Järgnevatel päevadel rakkude jagunemine mõnevõrra intensiivistub. Sarnaselt noorte juurte pistikutega aktiviseerub 5 - 6 rakukihi paksune floeemiosa lõikepinna lähedal. Selles piirkonnas moodustub edaspidi fellogeeni kiht (joon. 90). Fellogeeni moodustumise kõrval iseloomustab vanade juurte pistikute basaalse otsa regeneratsiooni intensiivne puitumine. Uued juhtkoe elemendid tekivad siingi aktiviseerunud kambiaaltsoonis, kõrvuti vana puiduga (joon. 92, 93) ja aktiviseerunud floeemi kihis, paralleelselt lõikepinnaga. Haavapuidu sõlmed tekivad floeemiringide kohal, nagu see nähtub joonistel 91 ja 94. Neid võib eristada juba seitsmendal päeval fikseeritud materjalis. Edaspidise regeneratsiooni käigus haavapuidu moodustumine lõikepinna läheduses üha intensiivistub. Puidusõlmed suurenevad neid ümbritseva meristeemkihi arvel ja tungivad mügaratena üle lõikepinna. Lõikepinnale ulatuvad haavapuidu mügarad seostuvad piki vana puitu kulgeva haavapuiduga ja moodustub ühtne juhtelementide süsteem (joon. 95), millega ühinevad edaspidi nii adventiivsed võsupungad kui ka juured.

Vassilevskaja (Василевская, 1937) väidab, et võililile juurpistikutel tekivad adventiivjuured seoses

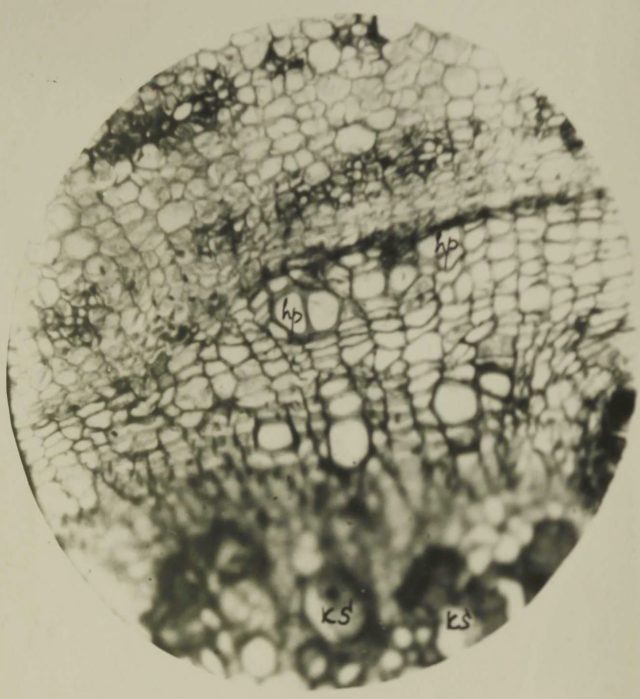


Joon. 91. Ristlõik võililles vana juure pistiku alumisest osast 7. päeval (ok. 5x, ob. 10x). pk - puidukolded floeemiringide kohal.



Joon. 92. Ristlõik võililles vana juure pistiku alumisest osast 14. päeval (ok. 15x, ob. 20x). hp - haavapuidu elemendid, ks - ksüleem.

Joon. 93.
Ristlõik võililie vana juure pistiku alumisest osast 20. päeval (ok. 20x, ob. 20x).
hp - haavapuit,
ks - ksüleem.

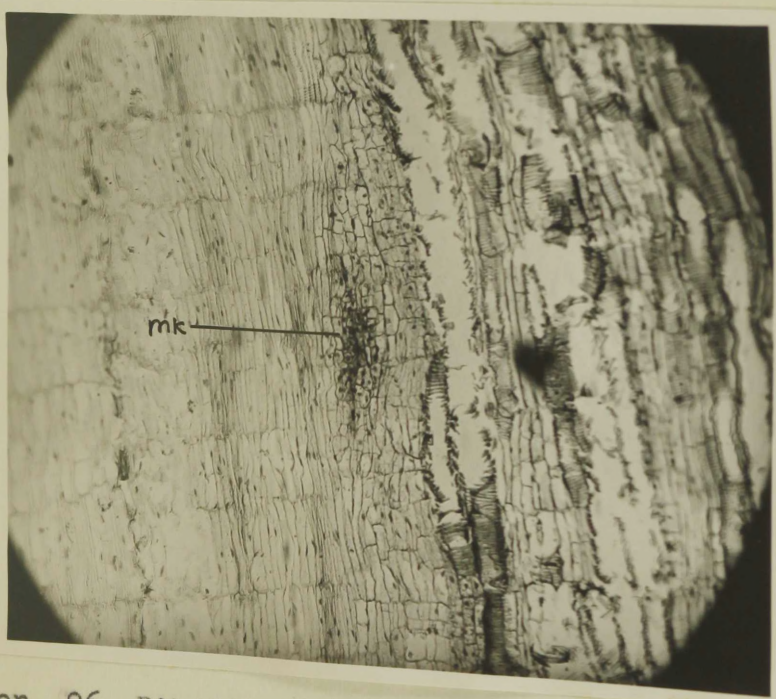


Joon. 94.
Pikilõik võililie vana juure pistiku alumisest osast 17. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
pk - puidukolded floeemiringide kohal.



Joon. 95. Pikilõik võilille vana juure pistiku alumisest osast 16. päeval (ok. 10x, ob. 10x).
hp - haavapuit vana puidu kõrval
pk - puidukolle kalluses.





Joon. 96. Pikilõik võilille vana juure pistiku alumisest osast 20. päeval (ok. 7x, ob. 10x).
mk - meristeemkolle kambiumi piiril.

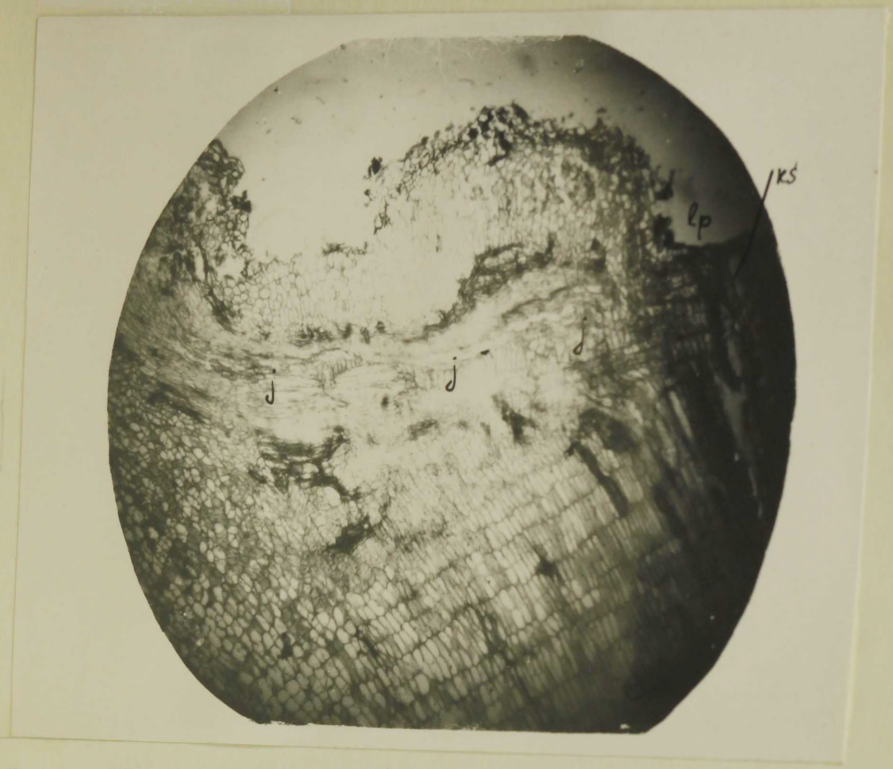
puidusõlmedega basaalsel lõikepinnal ja hakkavad arenema alles siis, kui apikaalse lõikepinna adventiivsetest lehepungadest alguse saanud juhtkoeelementide väädid jõuavad basaalse lõikepinnani ning ühinevad sealsete puidusõlmedega. Antud töö ulatuses analüüsitud preparaadid seda seisukohta ei kinnita. Puidukollete ümber diferentseerub küll meristeemrakkude kiht, kuid selle funktsioon piirdub ilmselt puidukollete suurendamisega. Juured tekivad mitmesugusel kaugusel lõikepinnast, enamasti märksa sügavamal puidukolletest. Üksikutel juhtudel kujunevad juurealgmed üsna lõikepinna lähedal (joon. 97) ja siis võib jääda mulje, nagu toimuks see seoses puidukolletega. Juurte tekke lähtealaks tuleb lugeda kambiaalset tsooni, nii nagu noorte juurte pistikutel. Joon. 96 demonstreerib väikest meristeemkollet kambiumi piiril, millest kujuneb tulevane juurealge. Vanade juurte pistikutel moodustuvad adventiivjuured enamasti 20. - 30. päeval pärast pistikute eraldamist. Seega iseloomustab vanade juurte regeneratsiooni ühelt poolt tugevam puitumine, teiselt poolt - aeglasem juurdumine. Põhimõttelist erinevust adventiivjuurte lähtekudedes ja tekkimise viisis aga ei ole.

Ei saa veel märkimata jätta, et ka vanade juurte pistikutel tekib osa juuri olemasolevate külgjuurte kaenlas, kuigi tunduvalt vähemal määral kui noortel. Sellega võib osaliselt seletada vanade juurpistikute üldiselt madalamat juurdumisprotsenti.

Võililie lehtpistikud. Võililie lehtpistikute regeneratsiooni histoloogilise külje selgitamiseks jälgiti struktuuri muutusi noortes, 20 - 30 päeva vanustes ja vanades, väljakujunenud labadega lehtedes pärast nende emataimelt eraldamist ja vastavasse kultiveerimiskeskkonda asetamist. Analüüsiti lõikepinnalähedasi kudesid.

Lõikepind läbib võililie lehte kohas, kus lehelaba aheneb lühikeseks leherootsuks. Leherootsu ristlõikel (joon. 98, 99) näeme põhikoe sees terve rea juhtkimpe, millised ringina ümbritsevad leherootsu õõnsust (kui see on juba välja kujunenud). Kõige enam välja kujunenud on alumine keskmine juhtkimp, teisi leiame mitmesuguses arenguastmes - mida kaugemal keskmisest juhtkimbust, seda vähem välja kujunenud.

Et regeneratsiooni käigus toimuvad muutused juhtkimpudes või nende vahetus läheduses, on peamine tähelepanu pööratud nende piirkondade vaatlemisele. Väljakujunenud keskmises juhtkimbus (joon. 102) võtab keskse osa enda alla ksüleem. Suurte soonte vahel leiame seal ka parenhüümkude. Ksüleemist alla poole (lehe alumise poole suunas) jääb floeemikiht, mis läheb üle peritsükliks. Peritsükli välise osa rakkude seinad on tublisti paksenenud ja see kujutab endast mehhaanilist kude. Täiskasvanud lehe väljakujunenud juhtkimbus ümbritseb peritsükkel täielikult juhtkimpu, ulatudes ka ksüleemipoolsele küljele. Väiksemates, alles kujunevates juhtkimpudes ei ole peritsükli mehhaaniline rõngas veel pidev. Ülevaate



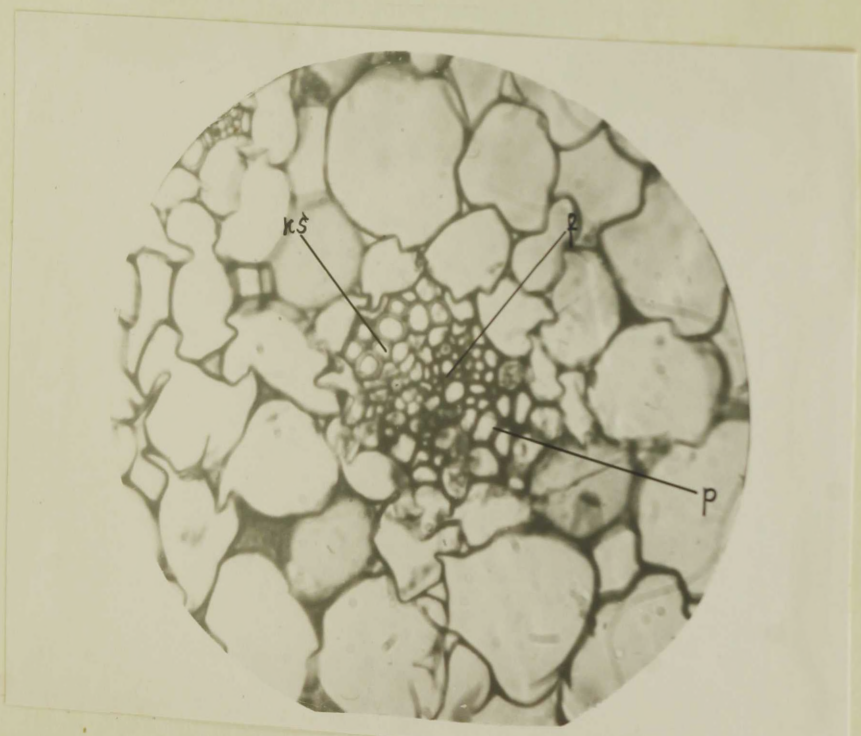
Joon. 97. Pikilõik võililles vana juure pistiku alumisest osast 18. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
j - juurealge, lp - lõikepind.



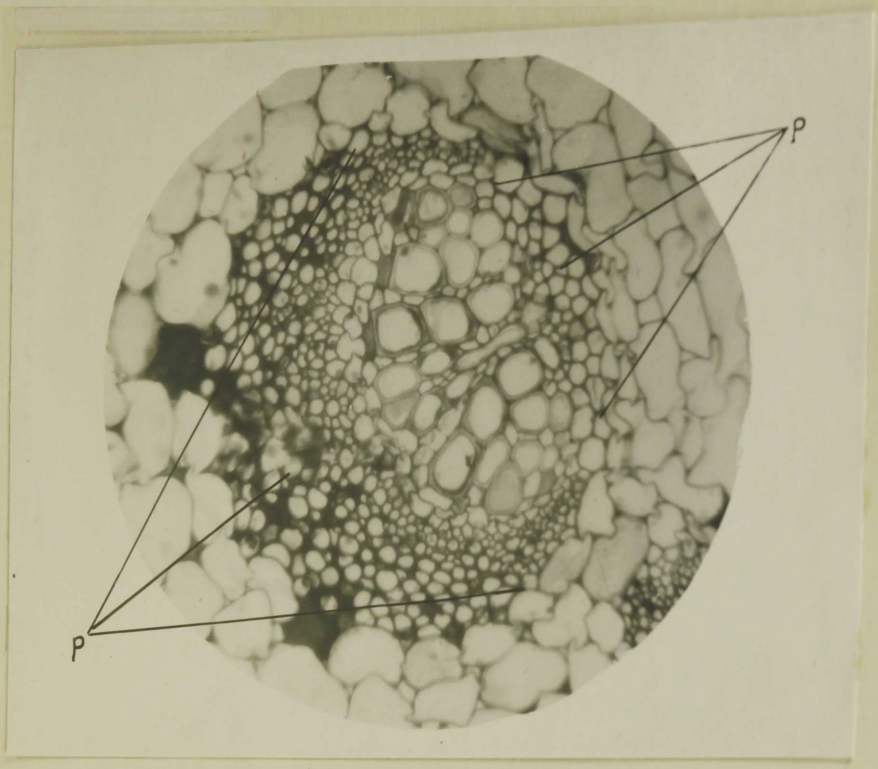
Joon. 98. Ristlõik võililles vana lehe rootsust (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
jk - keskmine, kõige enam välja kujunenud juhtkimp.

Joon. 99.
Ristlõik võililles noore lehe rootsust (ok. 12,5x, ob. 3,5x).

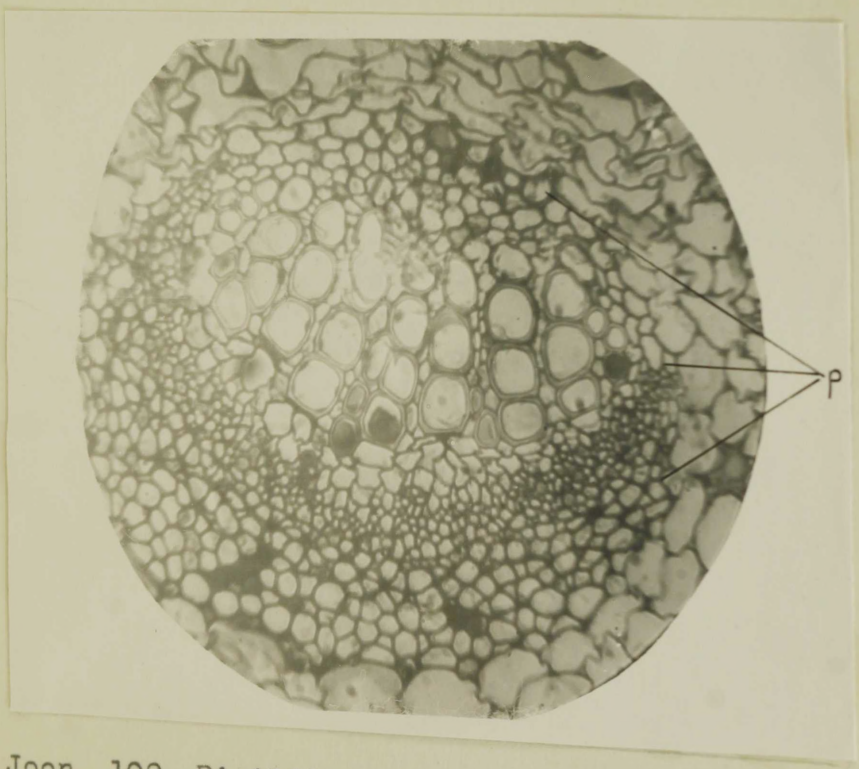




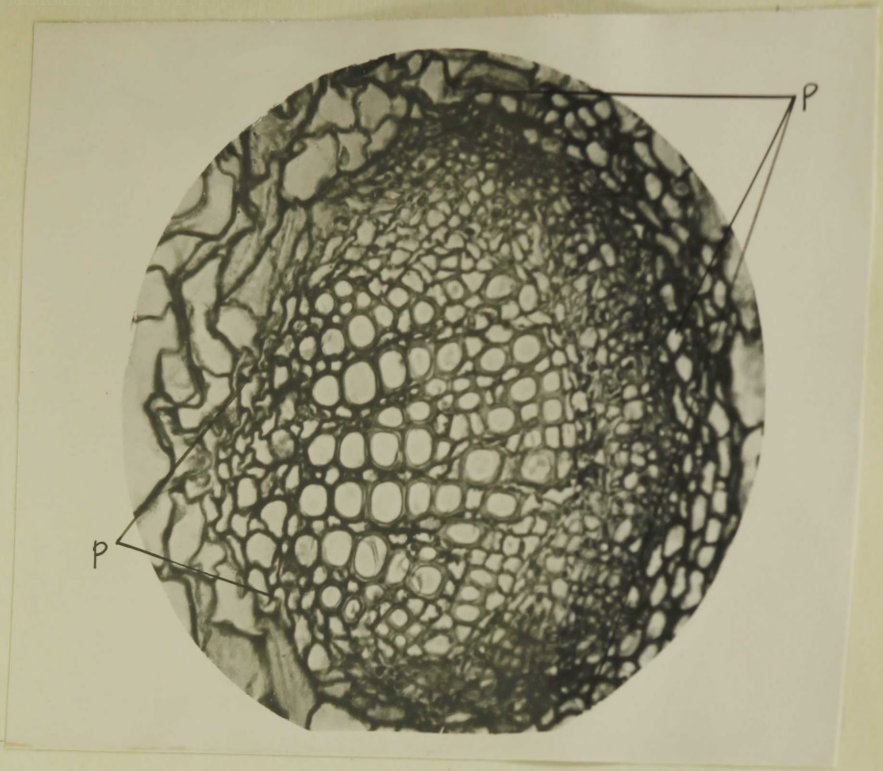
Joon. 100. Ristlõik võililles vana lehe rootsust. Väike, väljakujunemata juhtkimp (ok. 20x, ob. 20x).
f - floeem, ks - ksüleem, p - peritsükkel.



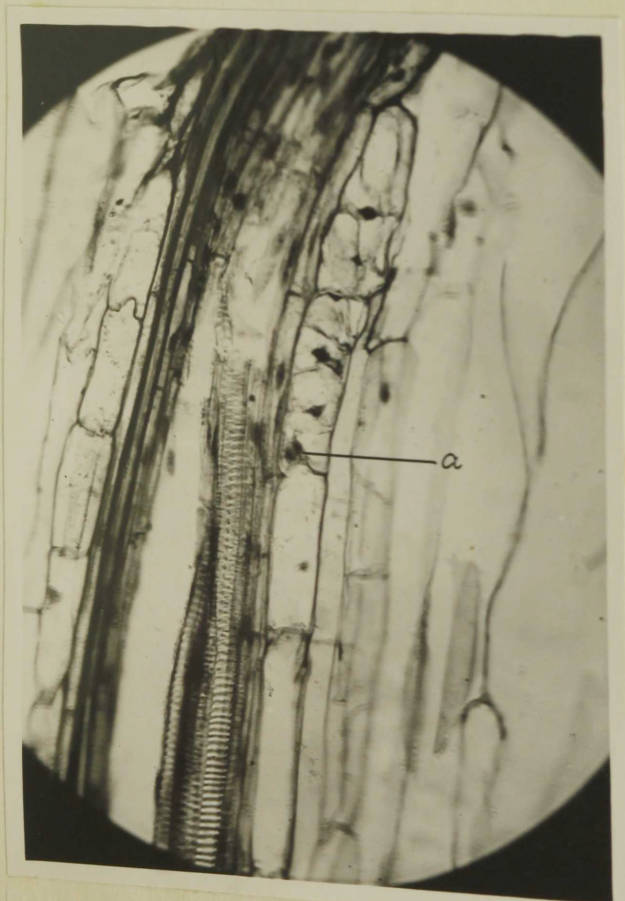
Joon. 101. Ristlõik võililLe vana lehe rootsust. Vahepealse suurusega juhtkimp. (ok. 12,5x, ob. 20x).
p - peritsükkel.



Joon. 102. Ristlõik võililLe vana lehe rootsust. Keskmine, kõige enam väljakujunenud juhtkimp (ok. 12,5x, ob. 20x).
p-peritsükkel.



Joon. 103. Ristlõik võililie noore lehe rootsust. Keskmine, kõige enam välja kujunenud juhtkimp (ok. 15x,ob.20x). p - peritsükkel.



Joon. 104. Pikilõik võililie noore lehe pistikust 5. päeval pärast operatsiooni (ok. 20x, ob. 10x). a - anafaas kimbutupes.

juhtkimbu geneesist võililles vana lehe rootsus annavad joon. 100 - 102. Väikeses, hiljuti tekkinud juhtkimbus (joon. 100) esineb peritsüklikiht ainult floeemipoolsel küljel, küsleem piirneb vahetult parenhüümirakkudega. Edasi tekivad peritsükli rakud ka juhtkimbu ksüleemipoolsele küljele (joon. 101) ning lõpuks peritsükli rõngas sulgub täielikult juhtkimbu ümber (joon 102). Külgmises osas osutub peritsükkel kõige õhemaks. Võililles noore lehe rootsus ei ümbritse peritsükkel täielikult ka mitte keskmist, kõige enam välja kujunenud juhtkimpu (joon. 103). Juhtkimbu külgmistes osades piirneb floeem vahetult kimbutupega. Vähesel määral esineb peritsükli rakke ka juhtkimbu ksüleemipoolsel küljel.

Peritsükli sees, põhiliselt floeemipoolsel küljel paiknevad piimasooned. Kimbutupp ülejäänud kooreparenhüümist morfoloogiliselt ei eristu. Regeneratsiooni seisukohalt tuleb esile tõsta jagunemisvõimeliste parenhüümsete rakkude kihti ksüleemi ja floeemi piiril. Ehituselt teda kambiumiks pidada ei saa,kuigi ta oma tegevusega seda mõnevõrra meenutab.

Noortes lehtedes aktiviseeruvad regeneratsiooni käigus eelkõige floeemi ning osaliselt sellega piirnevad peritsükli ja kimbutupe rakud. Neljandal, viiendal päeval võib sellel alal näha suurenenud, intensiivselt värvunud tuumi. Esineb rakkude jagunemist, mis eriti

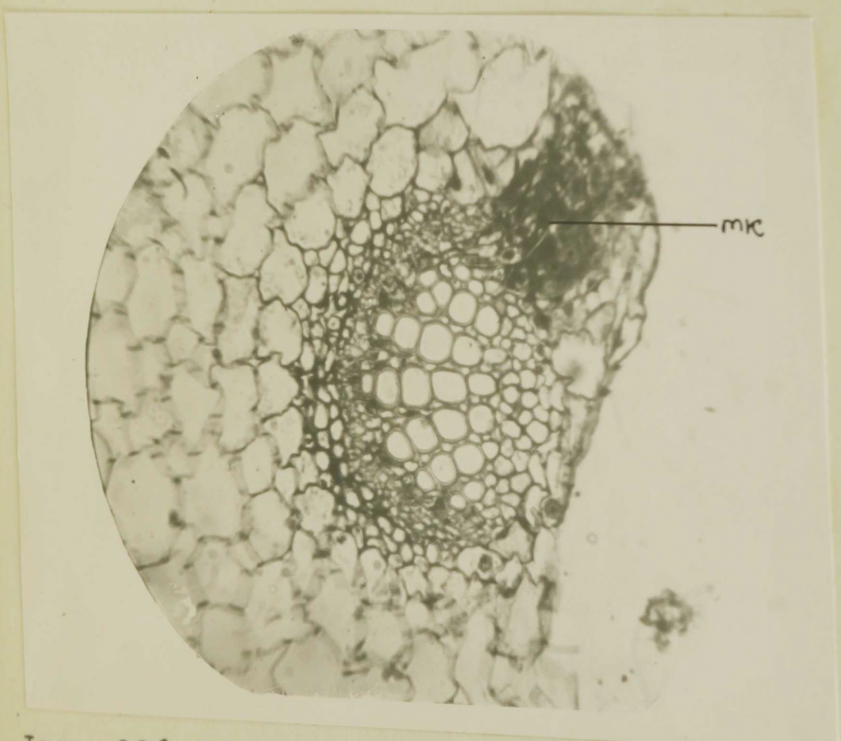
selgelt avaldub parenhüümses kimbutupes (joon. 104, 105). Enamasti haarab see protsess juhtkimbu külgmisi alasid, kus puudub peritsükli mehhaaniline rõngas. Siin võib hästi näha aktiviseerunud parenhüümirakkude seost külgmiselt paiknevate floeemirakkudega. Tekivad meristemaatiliste rakkude kolded, mis võivad mõnikord küllaltki suure ulatuse võtta (joon. 106). Noortes, alles kujunevates juhtkimpudes leidub rohkem diferentseerumata, jagunemisvõimelist parenhüümkude ja seetõttu ei ole nendes meristeemsete kollete teke nii rangelt piiratud juhtkimbu külgmiste aladega. Meristeemseteks võivad muutuda kõik rakud peale suurte soonte. Joon. 107 ja 108 näitavad parenhüümirakkude aktiviseerumist juhtkimbu ksüleemipoolsel küljel.

Meristeemkolletest juhtkimbu külgedel moodustuvad juurealgmed, milliseid võib mõnel juhul märgata juba 10. - 11. päeva preparaadis (joon. 109, 110, 111). Olles tekkinud juhtkimbu külgmisest osast, tungivad nad edasi leherootsu õõnsuse suunas ja väljuvad selle kaudu lõikepinnale (joon. 109). Harva tungivad juured välja otse läbi kooreparenhüümi ja epidermise.

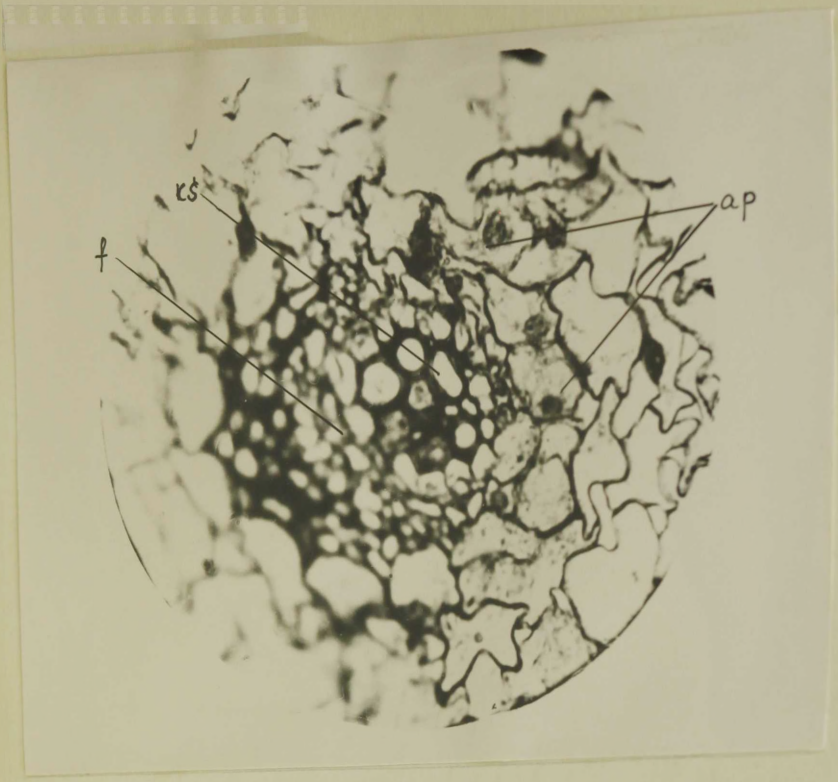
Nagu juba nimetatud, esineb võililles lehtede juhtkimpudes ksüleemi ja floeemi vahel jagunemisvõimelisi parenhüümrakkude kiht, mille arvel tavaliselt toimub noorte kujunemata juhtkimpude kasvamine. Regeneratsiooni



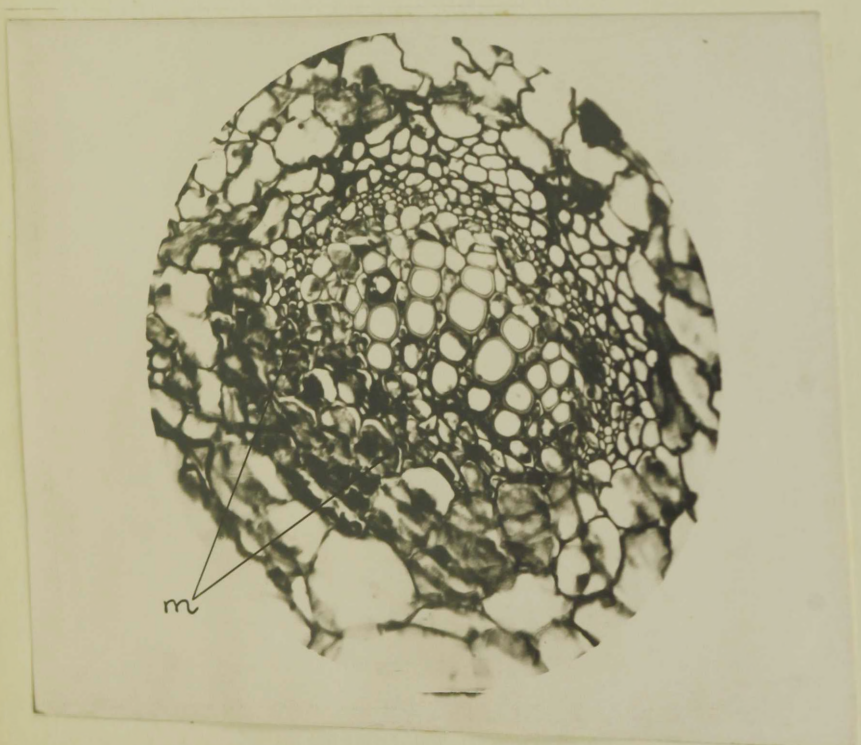
Joon. 105. Pikilõik võililLe noore lehe pistikust 10. päeval (ok. 20x, ob. 20x).
kt - aktiviseerunud kimbutupe rakud.



Joon. 106. Ristlõik võililLe noore lehe pistikust 7. päeval (ok. 12,5x, ob. 20x).
mk - meristeemkolle.



Joon. 107. Ristlõik võililLe noore lehe pistikust 20. päeval (ok. 20x, ob. 20x).
ap - aktiviseerunud parenhüüm,
f - floeem, ks - ksüleem.



Joon. 108. Ristlõik võililLe noore lehe pistikust 6. päeval (ok. 15x, ob. 20x).
m - meristeemsete rakkude ala.



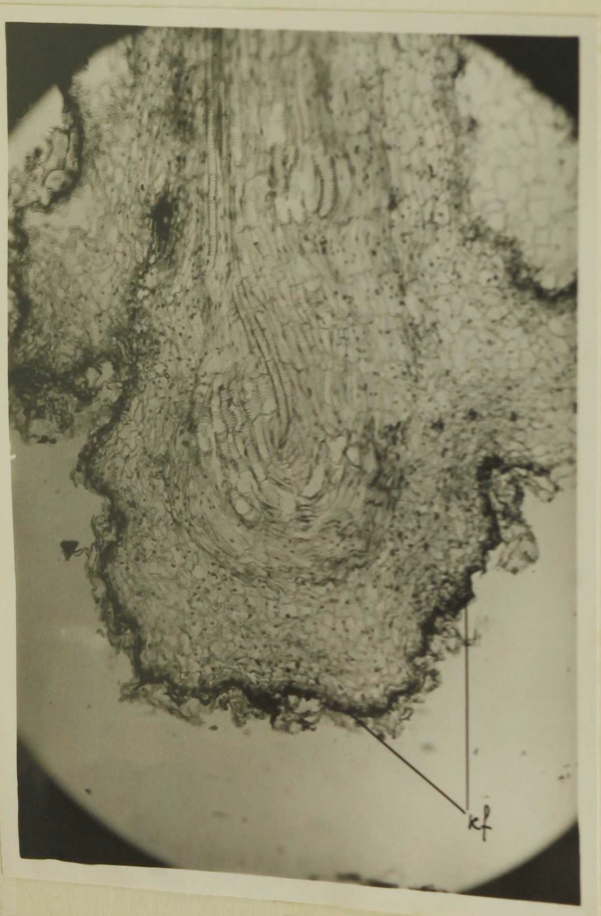
Joon. 109. Pikilõik võilille noore lehe pistikust 11. päeval (ok. 5x, ob. 10x). j - juurealge.



Joon. 110. Pikilõik võilille noore lehe pistikust 12. päeval (ok. 20x, ob. 10x) j - juurealge.



Joon. 111. Ristlõik võililles noore lehe pistikust 15. päeval (ok. 15x, ob. 20x). j - juurealge.

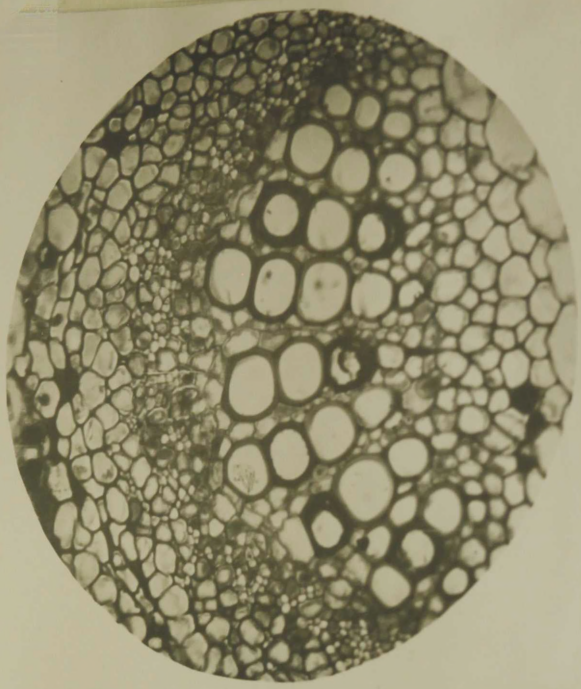


Joon. 112. Pikilõik võililles noore lehe pistiku kallusest kuu aega pärast operatsiooni (ok. 7x, ob. 10x). kf - kallusefellogeen.

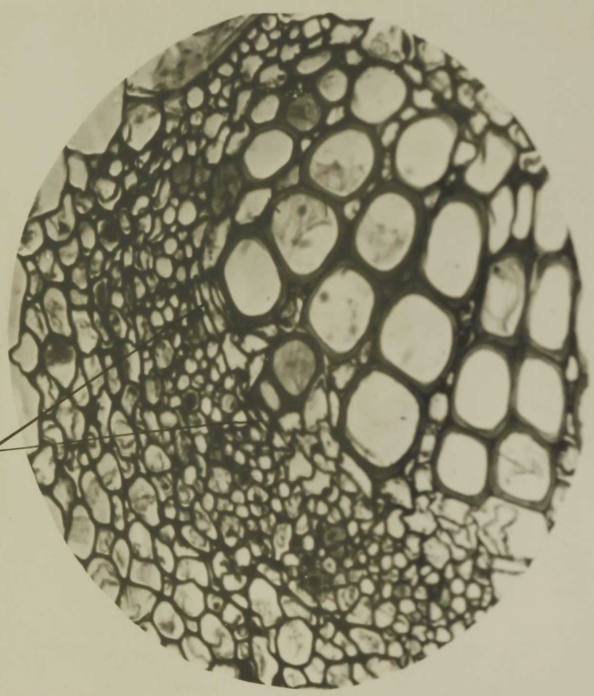
käigus taastub nende tegevus ka väljakujunenud juhtkimpudes. Selle arvel tekib juurde uusi juhtkoeelemente. Juhtkimbu kaare külgosas lülituvad nimetatud rakud koos floeemiga ka juurte tekke protsessi. Teiselt poolt võtab aktiviseerunud floeem osa uute juhtkoeelementide tekkest.

Noortest, 20 - 30 päeva vanustest lehtedest pistikuil tekib lõikepinnal ka kallus (joon. 112). Võililile lehtpistikute kallusmügar sarnaneb oma ehituselt koralltomati lehtpistiku kallusega. Selle välimises osas paikneb kohev parenhüümkude, keskosas - haavapuidust südamik, mida ümbritseb meristeemse iseloomuga rakkude kiht. Paralleelselt kalluse välispinnaga kulgeb fellogeenikiht. Mis suunas kujuneb edasi võililile lehtpistikute kalluse areng ja millises seoses on see adventiivvõsude tekkega, seda ei õnnestunud antud töö piirides kindlaks teha. Adventiivvõsude tekke väike protsent ei võimaldanud fikseeritud materjalis tabada võsupungade kujunemise algstaadiume. Võib siiski arvata, et need tekivad samuti kallusest nagu koralltomati lehtedel. Oletust kinnitab asjaolu, et kallus moodustub ainult noortel lehtedel, millised on võimelised adventiivvõsusid tekitama.

<u>Võililile vanad lehed</u> praktiliselt regeneraate ei tekita. Juhtkimpude ja neid ümbritsevate kudede histoloogiline analüüs vanade lehtede preparaatides ei näita noortele lehtedele iseloomulikku aktiviseerumist. Joon. 113 - 115 annavad ülevaate struktuursetest muutustest



Joon. 113. Ristlõik võililLe vana lehe pistikust 3. päeval. Juhtkimp (ok. 15x, ob. 20x).



Joon. 114. Ristlõik võililLe vana lehe pistikust 10. päeval. Juhtkimp (ok. 20x, ob. 20x). j - jagunevad rakud.

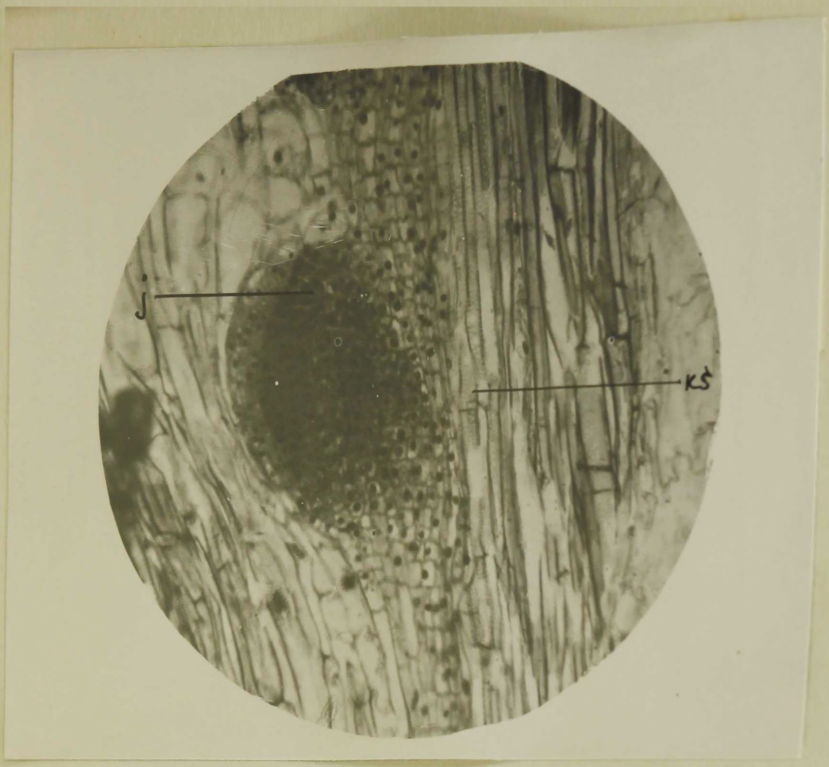


Joon. 115. Ristlõik võililLe vana lehe pistikust 20. päeval. Juhtkimp (ok. 20x, ob. 20x). j - jagunenud rakkude kiht.

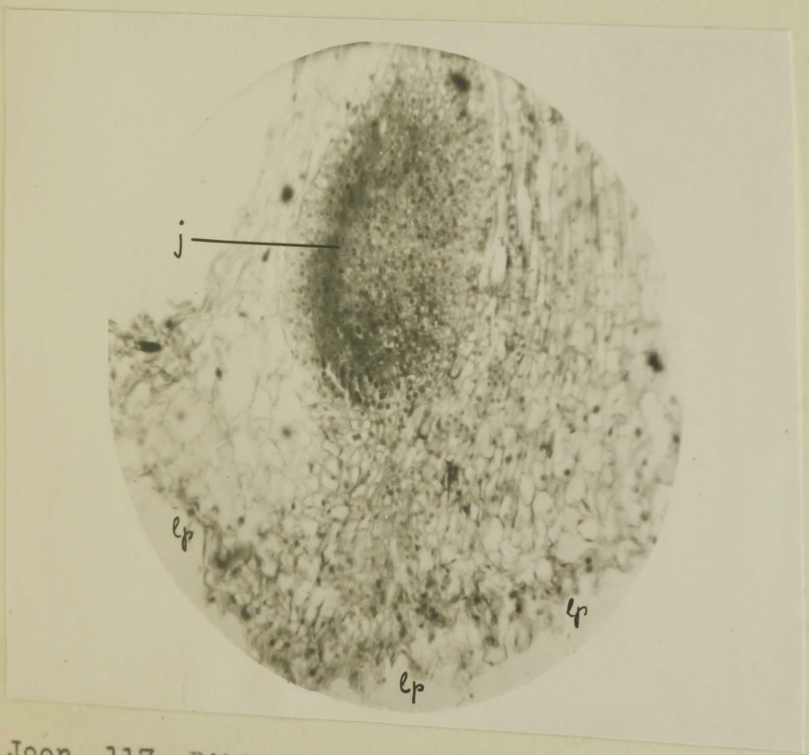
võililles vanade lehtede regeneratsioonis. Näeme, et toimub rakkude jagunemine floeemi ja ksüleemi vahelises parenhüümikihis (joon. 114). Joon. 115 näitab selle kihi mitmekordse jagunemise tulemust 20. päeval pärast operatsiooni - uut juhtkoeelementide piirkonda vana puidu kõrval. Kaugemale nimetatud rakkude kihi võimed vanades lehtedes ei ulatu. Juurealgmeid tähistavaid meristeemkoldeid ei teki. Mõnel juhul tähituvad rakud selles piirkonnas väikeste helkivate terakestega (joon. 172). Juhtkimbust väljapoole, kimbutupe alale struktuursed muutused vanades lehtedes ei ulatu.

Võõristubaka leht- ja varspistikud. Võõristubaka vars- ja lehtpistikute regeneratsiooni histoloogiline külg sarnaneb suurel määral korallitomati vastavate osade omaga, seepärast võib piirduda ainult põhiliste momentide märkimisega.

Võõristubaka varspistikute basaalse lõikepinna läheduses tekib tüüpiline haavakoest "kiil", mille moodustamisest võtavad osa kambium, floeem ja sellega piirnev parenhüüm. Aktiviseerumine on küllaltki ulatuslik ja viib üle lõikepinna ulatuva kallusemügara tekkeni. "Kiilu" alal moodustub haavapuit. Juurealgmed tekivad vahetus seoses kambiumiga (joon. 116), mitmesugusel kaugusel lõikepinnast, ensmasti "kiilust" sügavamal. Erinevatel arengufaasidel ja erinevalt kõrguselt eral-



Joon. 116. Pikilõik väristubaka 3-4 pärislehe faasis lõigatud varspistikust 12. päeval (ok. 12,5x, ob. 9x).
j-juurealge, ks- ksüleem.



Joon. 117. Pikilõik väristubaka 3-4 pärislehe faasis lõigatud lehtpistikust 7. päeval (ok. 20x, ob. 3,5x).
j - juurealge, lp - lõikepind kallusega.

datud varreosad erinevad oma ~~puitumise astme~~ puidu ja parenhüümkoe ~~kulga~~ vahekorra poolest. Regeneratsiooni seisukohalt võib neis tähele panna erinevusi vastavate struktuuride tekkimise kiiruses, mitte aga tekkimise viisis.

Väristubaka noori, 3 - 4 lehe faasis lõigatud lehti iseloomustab äärmiselt kiire ja intensiivne regeneratsiooni käik. Kolmandal päeval fikseeritud preparaatides võib selgesti näha aktiviseerunud rakkude kihti juhtkimbu piiril ja meristeemkollete algmeid kambiumi kõrval (joon. 117). Varspistikutega võrreldes on lehtpistikutes toimuv kudede aktiviseerumine kiirem, kuid väiksema ulatusega. Juba viiendal, kuuendal päeval võib näha väljakujunenud juurealgmeid. Vanematelt taimedelt eraldatud lehtede regeneratsiooniprotsessid kulgevad aeglasemalt, nende olemus on aga sama - kambiaalse tsooni aktiviseerunud tegevus.

Adventiivvõsude tekkimise histoloogilist külge ei õnnestunud kindlaks teha.

Lina varspistikud ja hüpokotüül. Lina hüpokotüüli regeneratsiooni histoloogilist külge on kirjanduses küllaldaselt käsitletud (Burns, Hedden, 1906; Crooks, 1933; Esau, 1943; Навашин, 1955). Kõik nimetatud autorid väidavad üksmeelselt, et adventiivvõsude lähtekoeks tuleb lugeda epidermist. Antud töö andmed ühtuvad selle seisukohaga.

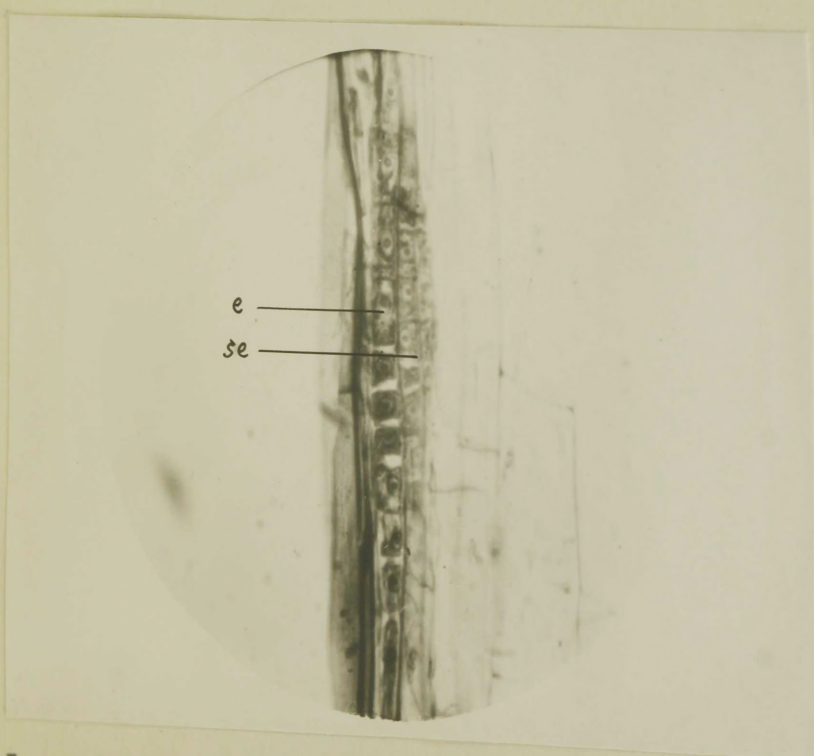
Jälgiti idandite ja 4 - 5 pärislehe faasis dekapiteeritud lina hüpokotüülide regeneratsiooni histoloogilist külge. Mõlemal juhul algab regeneratsioon epidermise rakkude jagunemisega (joon. 118). Sellele lisandub peagi subepidermaalsete parenhüümrakkude jagunemine (joon. 119) ning tekib selgesti eristatav meristeemkolle (joon. 120). Meristeemkolletest kujunevad adventiivpungad.

Õitsemise faasis dekapiteeritud hüpokotüülid regeneraate ei moodusta. Vastavatest hüpokotüülidest valmistatud preparaadid näitavad, et selleks ajaks on varre alumises osas ära langenud arenemisvõimeline epidermis koos selle all asuvate subepidermaalsete parenhüümrakkudega.

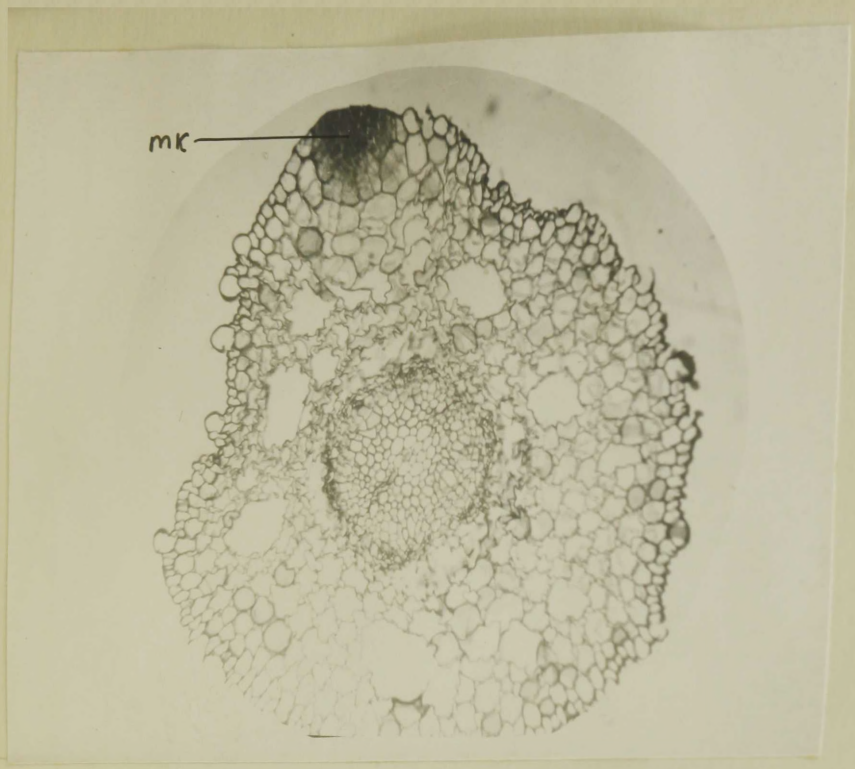
Juurte tekke histoloogilisest küljest lina varspistikutel ei õnnestunud selget ülevaadet saada. Joon. 121 - 124 demonstreerivad ristlõike erinevatel arengufaasidel eraldatud varspistikutest. Mikrofotod on tehtud 4. päeval fikseeritud materjalist. Märgatavaid regeneratsiooni tähistavaid muutusi nendes ei kohta, küll annavad nad aga ülevaate anatoomilistest muutustest linavarre ontogeneesis. Kõige silmatorkavamaks muutuseks on paksuseinaliste niinekiudude moodustumine, milliseid võib hästi näha joonisel 124. Kooreparenhüümi osa pidevalt väheneb ja kaob lõpuks täiesti. Toimub varrekudede sügav, pöördumatu diferentseerumine, mis ei võimalda enam regeneratsiooniks vajalikke de- ja redifferentseerumisprotsesse.



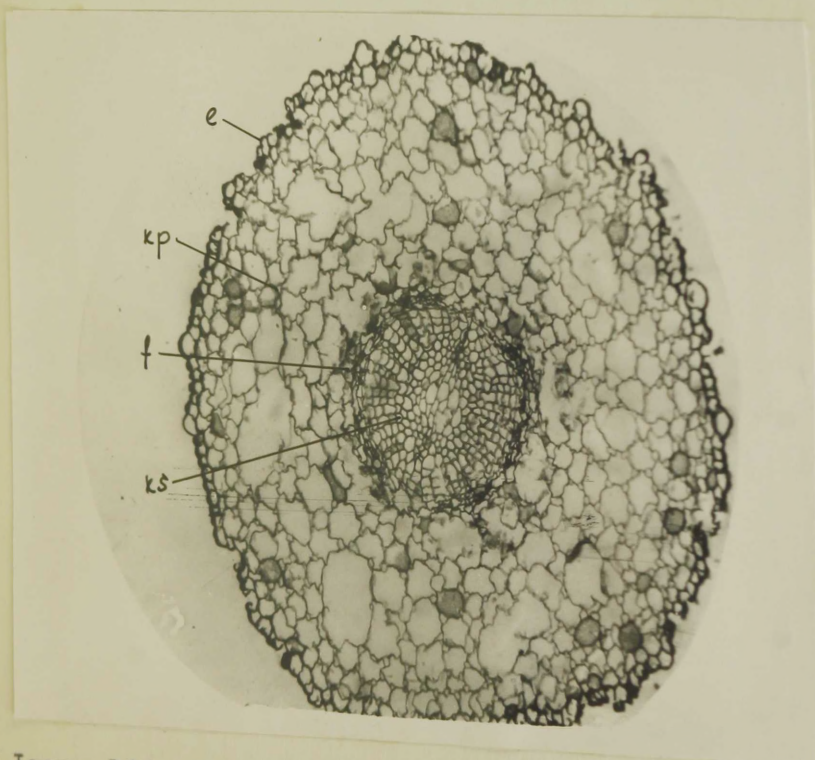
Joon. 118. Pikilõik lina hüpokotüülist 13. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 20x). e - esimesed jagunemised epidermises, kp - kooreparenhüüm.



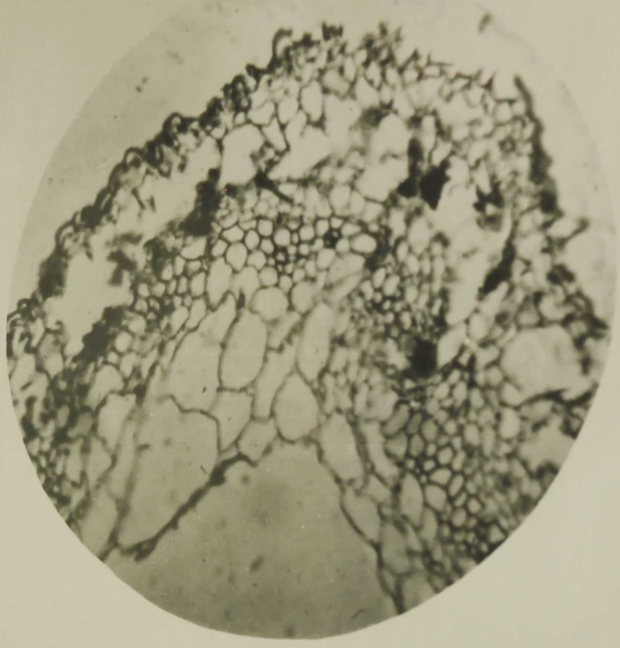
Joon. 119. Pikilõik lina hüpokotüülist 6. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 20x). e - epidermis, se - subepidermaalsed rakud.



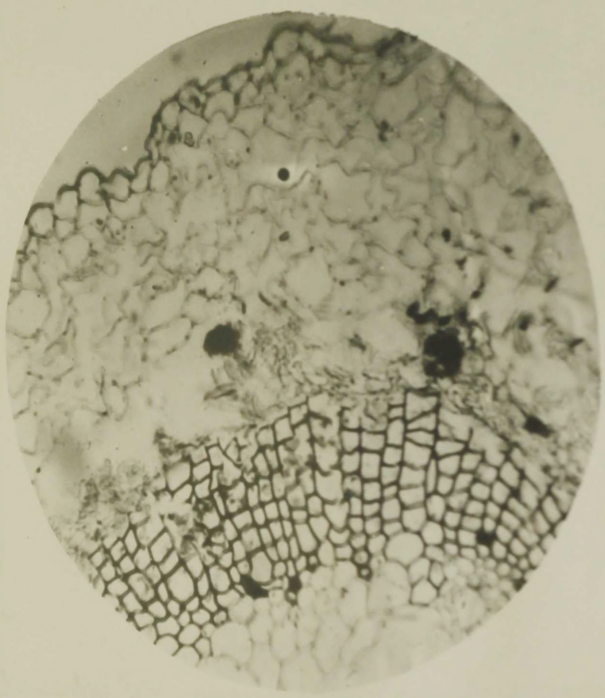
Joon. 120. Ristlõik lina hüpokotüülist 13. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 12,5x, ob. 9x). mk - meristeemkolle.



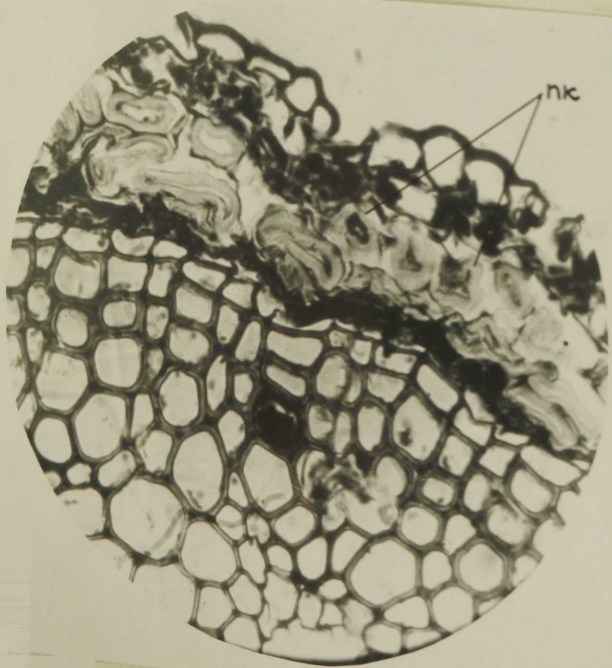
Joon. 121. Ristlõik lina tõusmete faasis lõigatud varspistikust 4. päeval pärast operatsiooni (ok. 12,5x, ob. 9x). e - epidermis, f - floeem, kp - koore-parenhüüm, ks - ksüleem.



Joon. 122. Ristlõik lina 4-5 päris-lehe faasis varre ülemisest osast lõigatud pistikust 4. päeval (ok.20x, ob. 9x).



Joon. 123. Ristlõik lina 4-5 päris-lehe faasis varre alumisest osast lõigatud pistikust 4. päeval (ok.20x, ob. 9x).



Joon. 124. Ristlõik lina generatiivses faasis varre ülemisest osast lõigatud pistikust 4. päeval (ok. 20x, ob. 20x). nk - niinekiud.

2. Histokeemilised muutused regeneratsioonis

Muutuste jälgimine vastavate kudede struktuuris aitab kindlaks teha regeneraatide lähtekudesid ja eraldada peamisi momente järgnevates de- ja rediferentseerumise protsessides, mis viivad koe ja organi osalisele või täielikule taastumisele. Morfoloogia, struktuuri uurimine on oluliseks etapiks regeneratsiooni olemuse mõistmisel. Kuid see on ainult üks etapp, üks aspekt. Me näeme üldjoontes, kuidas muutub regeneratsiooni käigus vastavate kudede ja rakkude ehitus, kuid me ei saa vastust küsimusele, miks see nii toimub, Miks regenereeruvad ühed taimeosad kergesti, teised mitte? Miks saavad just teatud koed regeneraatide lähtealaks? Miks muutub seoses vanusega regeneratsioonivõime? Need ja veel paljudki teised küsimused nõuavad oma lahendamiseks teistsuguseid uurimisvõtteid ja lähenemisviise. Üheks võtteks, mis meid mõnevõrra lähendab neile küsimustele, on histokeemia - kudedes toimuvate keemiliste protsesside kindlakstegemine. Antud töös jälgiti muutusi kudede hapendus-taandumisprotsesside iseloomus, isoelektrilises täpis, nukleiinhapete, tärklise ja valgu sisalduses. Püüti kindlaks teha, kas erinevas vanuses opereeritud taimede regeneraatide lähtekoed erinevad nende näitajate suhtes.

Muutused kudede hapendumis-taandumis-protsesside iseloomus

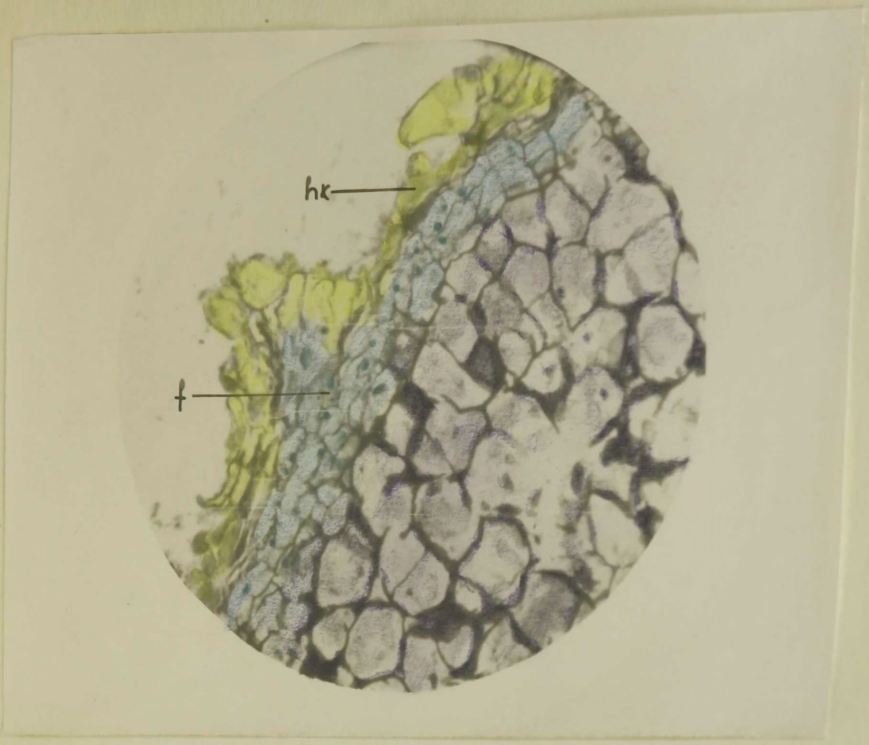
Teatavasti kutsub toluidiinsinisega värvimine kudedes esile metakromaasia nähtuse - kudede erineva värvumise, sõltuvalt neis toimuvate protsesside iseloomust. Koed, millistes on ülekaalus taandumisprotsessid, värvuvad violetselt, koed, millistes on ülekaalus hapendumisprotsessid - roheliselt. Vahepealse iseloomuga koed annavad sinise värvuse. Selle alusel saab toluidiinsinisega värvimisel kindlaks teha suhtelisi muutusi kudede ja rakkude hapendus-taandumisprotsessides.

Koralltomati lehtpistikud. Koralltomati vegetatiivsetelt ja generatiivsetelt taimedelt eraldatud ülemiste ja alumiste lehtede rootsu toluidiinsinisega värvitud ristlõikepreparaatide võrdlemisel ilmneb, et erinevused vastavate kudede red-oksprotsesside iseloomus ei ole suured. Floeemiosa ja säsikiired värvuvad violetselt, ksüleemiosa - rohekalt. Rohekalt värvuvad ka rakkude tuumad kõikides kudedes. Kõige tugevamalt on violetseks värvunud säsikiirte rakkude sisu vegetatiivsete taimede alumistel lehtedel. Generatiivsete taimede alumiste lehtede rootsu juhtkimpu iseloomustab nõrk värvumine. Märgatavalt violetseks on aga värvunud generatiivsete taimede ülemiste lehtede rootsu juhtkimbu parenhüümsed rakud. Kambiaalses tsoonis ja säsikiirtes võib leida suuri rohekalt värvunud tuumi.

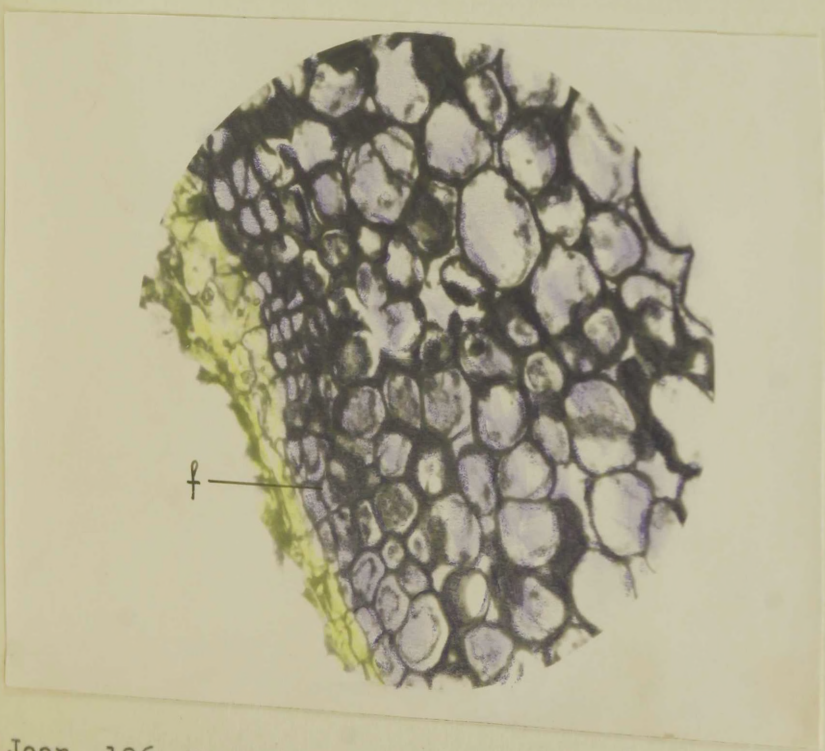
Seega iseloomustab regeneraatide lähtekudesid taandumisprotsesside ilmne ülekaal. Seoses meristeemkollete väljakujunemisega toimub muutus hapendus-taandumisprotsesside vahekorras. Meristeemkoldeд ja juurealgmed värvuvad siniselt. See tähendab, et kaob diferentseerunud kudedele iseloomulik taandumisprotsesside ülekaal. Hapendus- ja taandumisprotsessid saavutavad teatud tasakaalu.

Toluidiinsinisega värviti ka koralltomati lehtpistikutel tekkinud kallust selle hilisemates arengujärkudes. Kalluse suurerakuline parenhüümne osa värvub violetseks. Intensiivselt violetse värvuse annab ka meristeemse iseloomuga kiht puidusüdamiku piiril. Ülekaalus on taandumisprotsessid. Kalluse pinda katvas haavakorgis saavutavad ülekaalu aga hapendusprotsessid - haavakork värvub rohekalt (joon. 125, 126). Mürkrohelise värvuse poolest paistavad silma kallusefellogeeni tuumad (joon. 125). Fellogeenikihi rakkude sisu värvub enamasti violetselt, mitte erinedes naabruses asuvast suurerakulisest parenhüümsest kallusest (joon. 126). Kohati võib aga kallusefellogeenis leida siniseks või rohekassiniseks värvunud rakkude koldeid, mis tõenäoliselt tähistavad adventiivpungade lähtealasid (joon. 125).

Koralltomati hüpokotüül. Koralltomati hüpokotüüli toluidiinsinisega värvitud preparaadid sarnanevad oma



Joon. 125. Ristlõik koralltomati lehtpistiku 4 kuu vanusest kallusest (ok. 20x, ob. 9x). f - fellogeen, hk - haavakork.



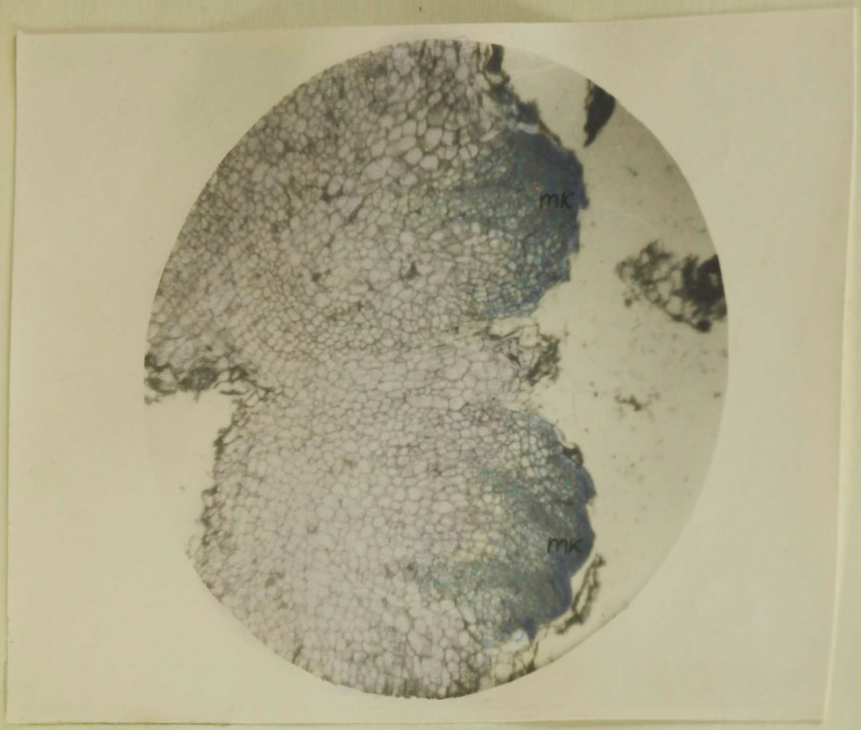
Joon. 126. Ristlõik koralltomati lehtpistiku aastavanusest kallusest (ok. 20x, ob. 9x). f - fellogeen.

üldilmelt lehtpistikute vastavate preparaatidega. Parenhüümsete rakkude põhimass värvub violetselt, meristeemsed pungaalgmed - rohekassiniselt (joon. 127). Tuumad omandavad kõikides kudedes roheka värvuse, eriti intensiivselt värvuvad nad aga aktiveerunud kudedes ("kiilus") ja pungaalgmetes.

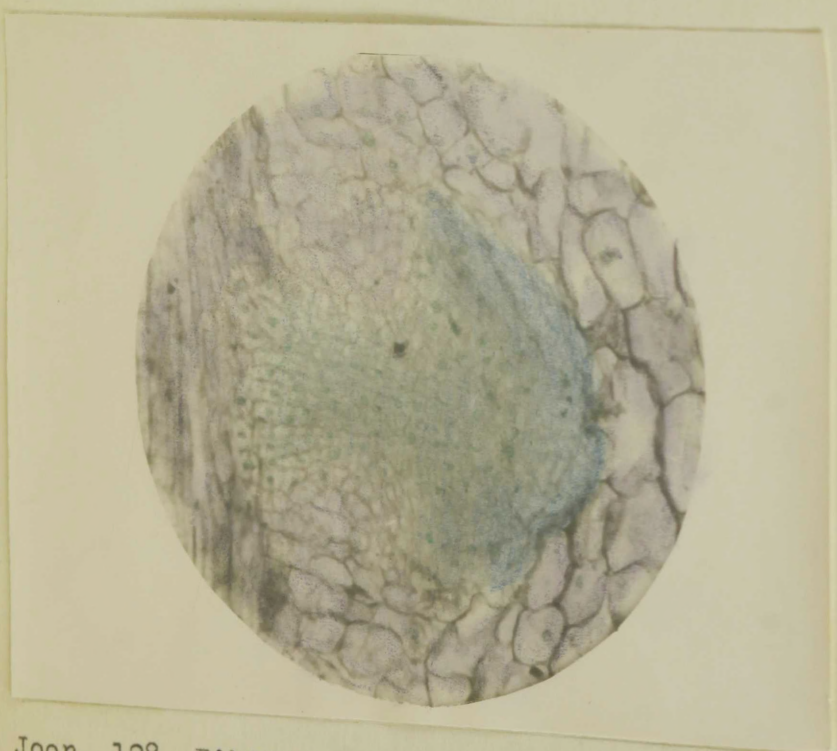
Eri vanuses opereeritud hüpokotüülide regenereeruvate kudede hapendus-taandumisprotsesside iseloomus erinevusi ei märgatud.

Koralltomati varspistikute regeneratsiooniprotsessis toimub regeneraatide lähtekudedes eespool juba kirjeldust leidnud muutus: taandumisprotsesside ülekaal asendub red-oksprotsesside tasakaaluga või isegi väikese hapendumisprotsesside ülekaaluga. Viimane toimub just tuumade arvel. Joon. 128 näitab kujunevat juurealget kambiaalse tsooni piiril. Rakkude tsütoplasma kambiumi-floeemi alal ja kooreparenhüümis värvub violetselt, tuumad - rohekalt. Diferentseeruva juurealgme meristeemrakkude tsütoplasma on sinine, tuumad - intensiivselt rohelised. Selline protsess toimub kõikide erinevas vanuses ja erinevalt kõrguselt eraldatud varspistikute regeneratsioonis.

Võilille lehtpistikud. Joonised 129, 130 ja 131 iseloomustavad toluidiinsinisega värvitud ristlõikepreparaate võilille vanade lehtede rootsust 3., 6. ja

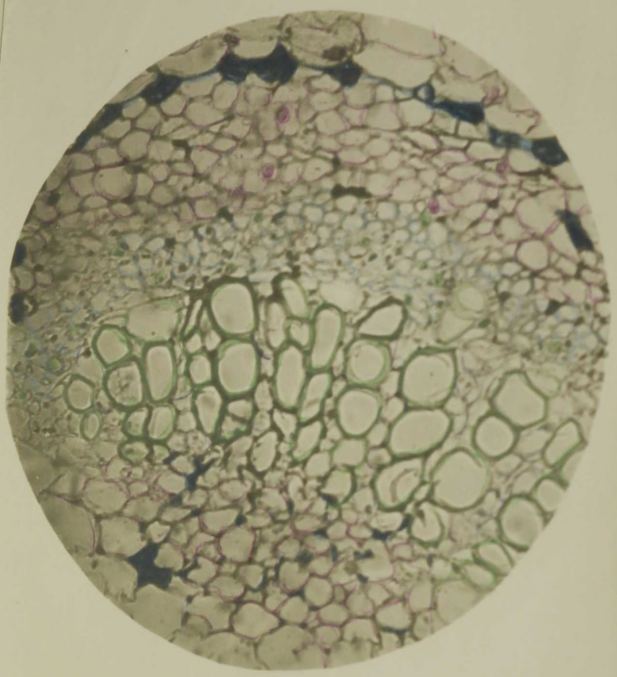


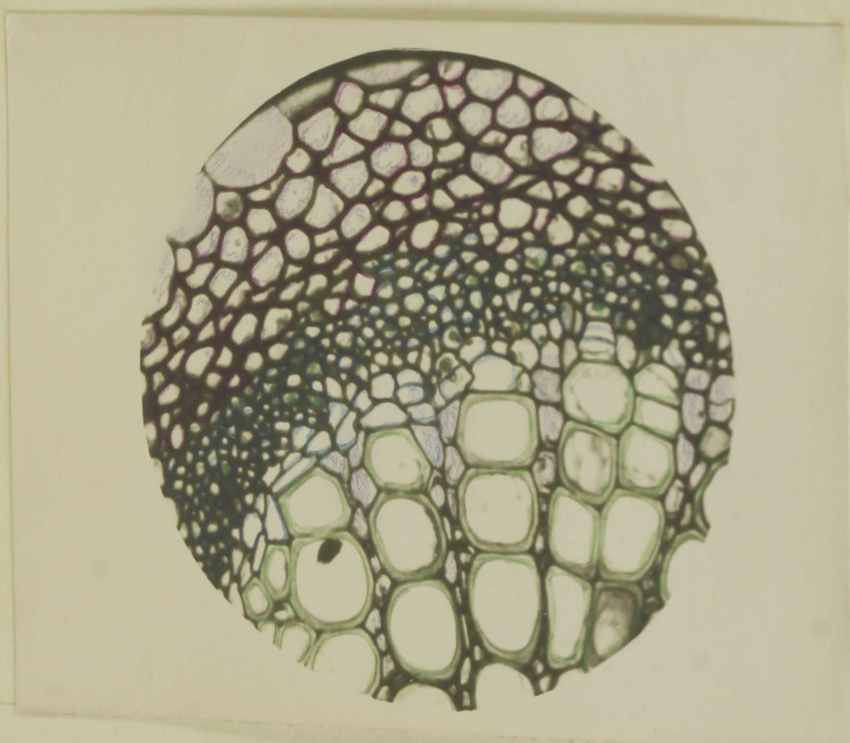
Joon. 127. Ristlõik koralltomati hüpokotüüli kallusest 9 päeva pärast dekapiteerimist (ok. 20x, ob. 3,5x).
mk - meristeemkolded.



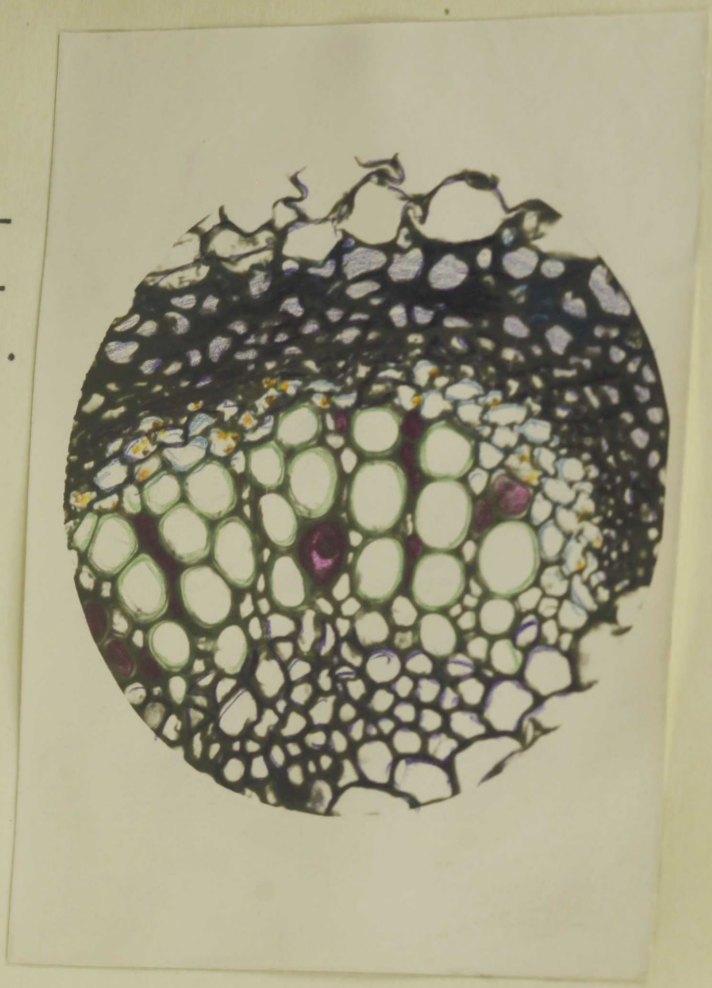
Joon. 128. Pikilõik koralltomati varspistikust 8. päeval. Juurealge (ok. 20x, ob. 9x).

Joon. 129. Ristlõik võililie vana lehe pistikust 3. päeval. Juhtkimp (ok. 15x, ob. 20x).





Joon. 130. Ristlõik võililie vana lehe pistikust 6. päeval. Juhtkimp (ok. 20x, ob. 20x).



Joon. 131.
Ristlõik võililles vana lehe pistikust 10. päeval. Juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).



Joon. 132.
Ristlõik võililles noore lehe pistikust 15. päeval. Juhtkimp. (ok. 15x, ob. 20x).
f - floeem,
ks - ksüleem.

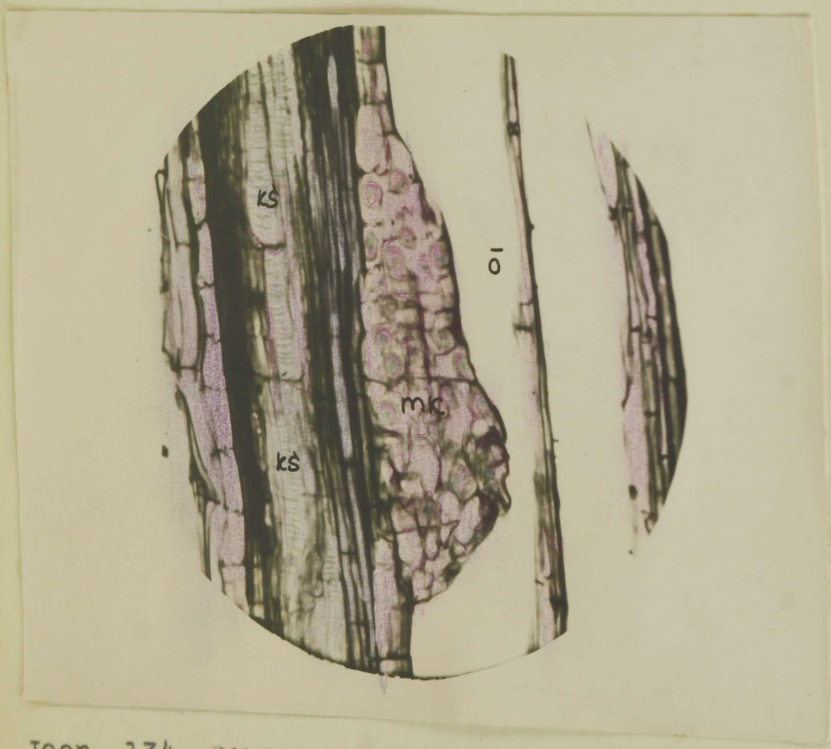
10. päeval pärast emataimelt eraldamist. Näeme, et erilisi muudatusi nende päevade jooksul kudede hapendumis-taandumisprotsesside vahekorras ei toimu. Parenhüümrakud juhtkimbu sees kui ka kooreosas värvuvad violetselt. Punakaslillalt värvub peritsükli rõngas. Puidusoonte seinad on roheliseks värvunud. Floeemirakkudes kohtame sinist värvust, samuti piimasoonte gruppides peritsükli piiril.

Hapendumis-taandumisprotsesside iseloomu muutustest võililles noorte lehtede kudedes annavad ülevaate joon. 132 - 135. 15. päeval valmistatud ristlõikepreparaat peamisest juhtkimbust näitab, et siingi saavutavad ülekaalu taandumisprotsessid. Erinevusena vanadest lehtedest tuleb esile tuua rakkude sisu värvumist. Vanadel lehtedel värvuvad põhiliselt rakukestad, enamik rakke on "tühjad". Rakusisu tugevam värvumine noortel lehtedel viitab nende plasmarikkusele. Joonisel 132 paistab selles suhtes eriti silma rakkude kiht puiduosonte ja floeemiosa vahel. Nimetatud rakkude kihti iseloomustab ka suurte, intensiivselt roheliseks värvunud tuumade olemasolu.

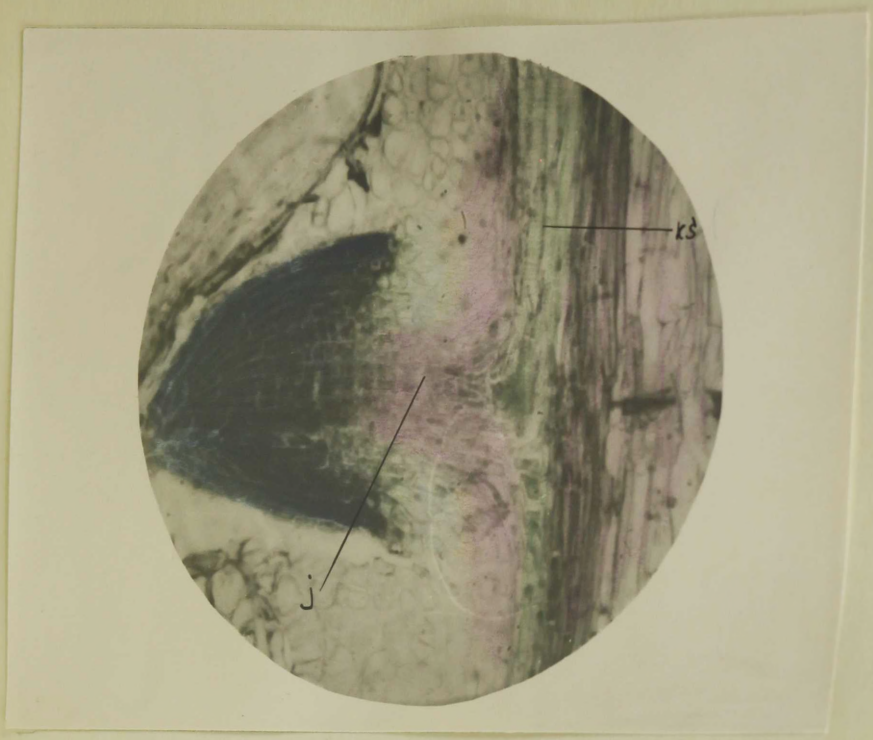
Nagu juba töö eelmises osas märgitud, moodustavad võililles lehtpistikute adventiivjuured juhtkimbu külgmistes osades, kus katkeb peritsükli mehhaanilisest koest rõngas. Nendel aladel suurenevad mõningate paren-



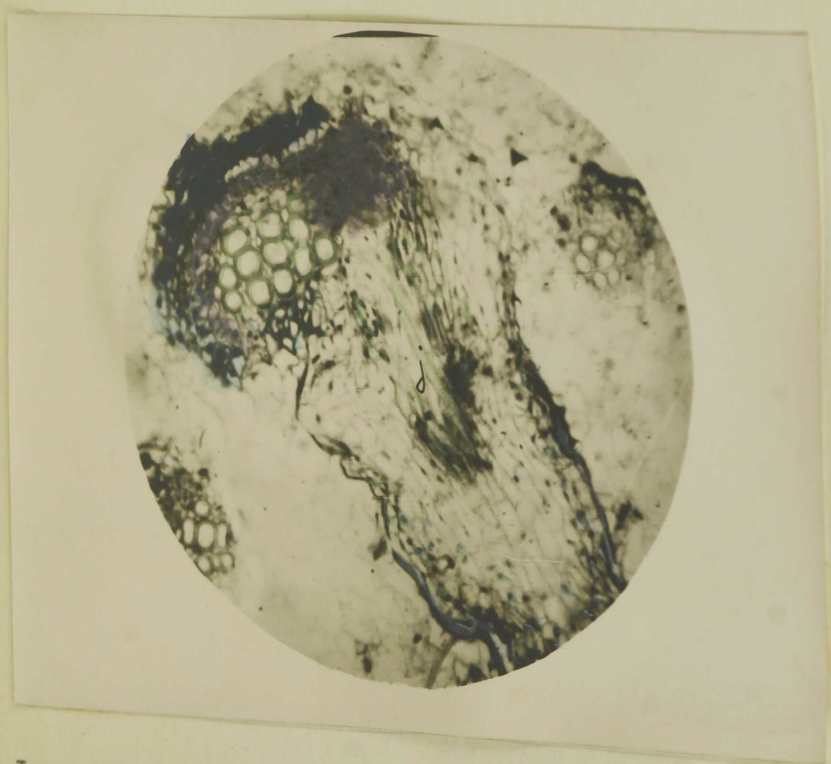
Joon. 133. Pikilõik võililLe noore lehe pistikust 10. päeval. (ok. 20x, ob. 20x). kt - kimbutupe rakud jagunemas.



Joon. 134. Pikilõik võililLe noore lehe pistikust 15. päeval (ok. 20x, ob. 9x). ks - ksüleem, mk - meristeemkolle, õ - õõnsus leherootsus.



Joon. 135. Pikilõik võililLe noore lehe pistikust 10. päeval (ok. 20x, ob. 9x).
j - juurealge, ks - ksüleem.



Joon. 136. Ristlõik võililLe noore lehe pistikust 25. päeval (ok. 20x, ob. 9x) .
j - juurealge.

hüümrakkude tuumad, värvuvad intensiivselt roheliseks ja hakkavad jagunema, tekitades meristeemkolde (joon. 133, 134). Esimeste jagunemiste ajal ei toimu muutusi nende rakkude tsütoplasma red-oksprotsesside iseloomus, tsütoplasma värvub endiselt violetseks. Isegi tuumades on esialgu ülekaalus taandumisprotsessid, roheliselt värvuvad tuumakesed. Mida enam aga meristeemkolle välja kujuneb ja juurealgme kuju omandab, seda enam tulevad ilmsiks juba koralltomatil kirjeldatud muutused red-oksprotsesside vahekorras. Juurealge värvub sinakasroheliseks (joon. 135, 136). Huvitav on seejuures märkida, et juurealgme südamikus, seoses seal toimuvate diferentseerumisprotsessidega, muutub uuesti red-oksprotsesside vahekord. Joonisel 135 võib selgesti näha violetseks värvunud osa juurealgme sees. Nihe hapendumisprotsesside ülekaalu suunas iseloomustab ainult meristeemseid, diferentseerumata kudesid.

Muutused regenereeruvate kudede isoelektrilises täpis

Isoelektrilist täppi (IET) loetakse üheks põhiliseks näitajaks kudede ja rakkude kolloidkeemiliste omaduste iseloomustamisel. IET iseloomustab eelkõige vastavate valkude olekut. Isoelektriline täpp, nagu teada, kujutab endast niisugust olekut, mille juures, sõltu-

valt keskkonna reaktsioonist, dissotsieeruvate valgumolekulide positiivsete laengute arv võrdub negatiivsete laengute arvuga, ja mis avaldub terve rea iseärasustena valkude füüsikalis-keemilistes omadustes (minimaalne viskoossus ja osmootne rõhk, minimaalne dissotsiatsioon ja järelikult - minimaalne stabiilsus).

IET määramiseks kasutatakse mitmesuguseid meetodeid: kataforeesi, isotoopide meetodit jt. Antud töös kasutati Rudajeva poolt kohandatud Pischingeri meetodit, s.t. vastavatest kudedest valmistatud lõikude värvimist hapu ja aluselise värviga erineva pH juures. Kui värvida ühesuguseid objekte aluselise ja hapu värviga erineva pH-ga lahustes, esineb järgmine nähtus: pH suurenemisega väheneb hapu värviga värvumise intensiivsus ja suureneb aluselise värviga värvumise intnesiivsus. Seda pH väärtust või õigemini pH piirkonda, mille juures rakud või rakuosad seovad enam-vähem ühesuguse intensiivsusega nii aluselist kui happelist värvi, loetakse vastavaks nende IET-le.

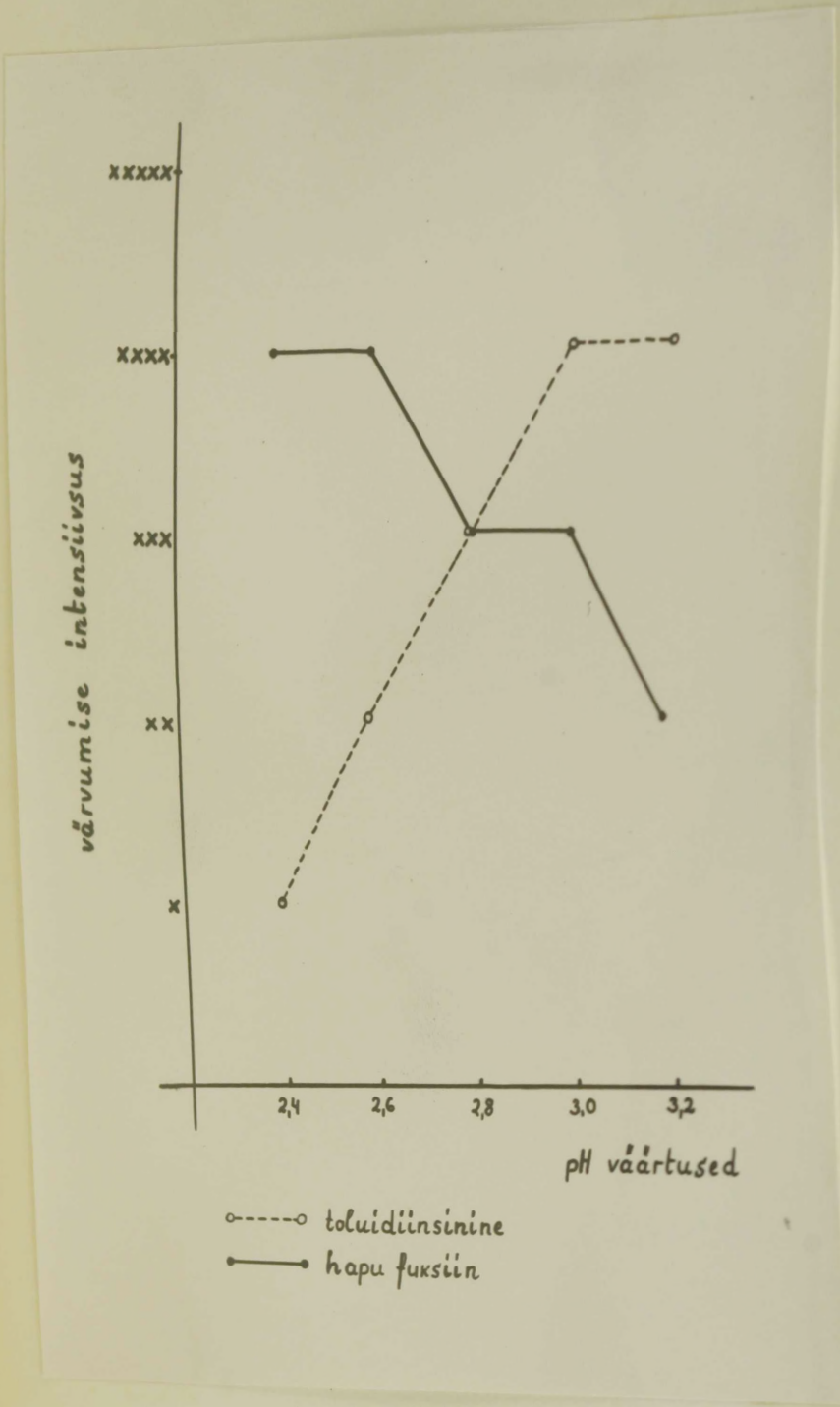
Värvidena kasutati toluidiinsinist ja haput fuksiini, puhvrina - McIlvaine'i lahust. Värvimist ja määramist teostati Rudajeva järgi (Рудаева , 1957). Vastavate kudede ja rakkude värvumise intensiivsust määrati võrdlusmikroskoobi abil ja väljendati viiepallilises süsteemis, vastavalt viiele kasutamist leidnud pH väärtusele. Määramisi teostati kolmes korduses. Pea-

mine tähelepanu pöörati regeneraatide lähtekudede analüüsile. IET püüti määrata võililile lehtpistikutelja lina hüpokotüülil kui kõige kontrastsemalt avalduva regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvusega objektidel.

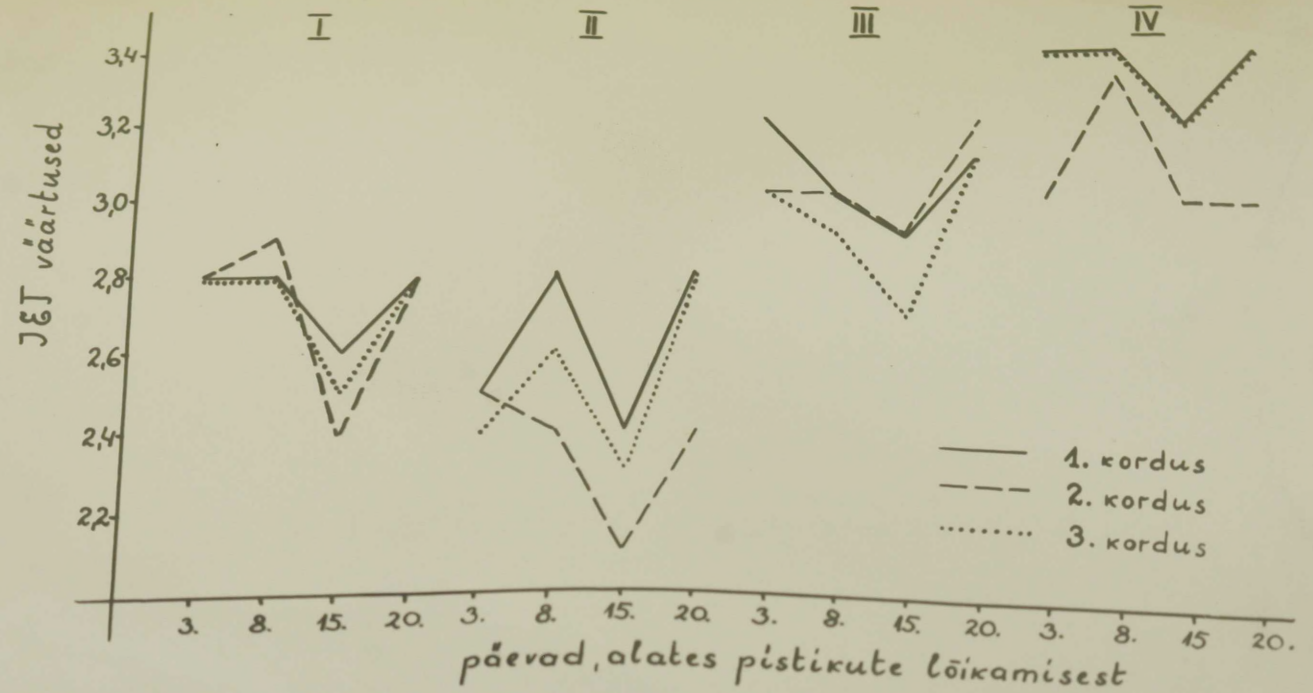
Võililile_lehtpistikute_ IET dünaamikat regeneratsioonis määrati noortel, 20 - 30 päeva vanustel lehtedel ja vanadel, väljakujunenud lehtedel. Vaatluse alla võeti regeneratsiooni seisukohalt kõige olulisemad koed: floeem ja kimbutupp. Viimasel juhul osutati peamine tähelepanu juhtkimbu külgmiste osadega piirnevatele kimbutupe rakkudele. Nii floeemis kui kimbutupes püüti määrata tuumade IET.

Esialgsete määramistega tehti kindlaks pH piirkond, mis enam-vähem vastab ühe või teise objekti IET-le ja selle alusel valiti välja sobivad pH väärtused põhimääramiste jaoks. Vastavate kudede isoelektriline täpp määrati 3., 8., 15. ja 20. päeval pärast pistikute lõikamist. Joon. 137 annab ülevaate ühe korduse IET määramise viisist ja tulemusest. Samal põhimõttel, väljendades värvumise intensiivsust viiepallilises süsteemis ja lugedes IET-ks vastavate kõverate lõikumiskoha (antud juhul 2,8), viidi läbi ka kõik ülejäänud määramised.

Kolme korduse määramiste tulemused on kujutatud joon. 138. Juba esimene võrdlev pilk kimbutupe ja floeemiosa tuumade IET kõveratele noortes ja vanades



Joon. 137. IET määramise skeem.



Joon. 138. IET dünaamika võililile lehtpistikute regenereeruvate kudede tuumades. II - kimbutupe tuumad noortes lehtedes, II - floeemi tuumad noortes lehtedes, III - floeemi tuumad vanades lehtedes, IV - kimbutupe tuumad vanades lehtedes.

lehtedes lubab väita, et neis esineb mõningaid erinevusi. Noorte lehtede kimbutupe tuumade IET näib regeneratsiooni käigus läbi tegevat kaks tõusu: kaheksandal päeval ja kahekümnendal päeval, saavutades vahepeal, antud määramiste järgi 15. päeval kõige madalama, s.t. kõige happelisema väärtuse. Võililile noorte lehtede floeemituumade isoelektrilises täpis 8. päeval tõusu ei märka, IET kõver langeb enam-vähem ühtlaselt, saavutades madalaima näitaja samuti 15. päeval. Kahekümnendaks päevaks saavutab floeemituumade IET esialgse taseme, kimbutupe tuumade IET isegi ületab selle (välja arvatud teine kordus).

Kimbutupe ja floeemituumade IET dünaamika võrdlemisel ei jää märkamata IET väärtuste küllaltki suur kõikumine erinevates kordustes, eriti kimbutupe tuumade osas. Võib kerkida küsimus määramistulemuste tõepärasusest. Küsimuse lahendamiseks kasutati statistika abi. Keskmiste võrdlemisel t-kriteeriumiga selgus, et IET tõus noorte lehtede floeemituumades 8. päeval ei ole tõenäone: vastav $p_1 > 20\%$. Üldjoontes tõestatuks osutub seevastu IET langus 15. päeval, eeskätt floeemituumades. Floeemituumade IET 8. ja 15. päeva keskmiste võrdlusest t-kriteeriumiga ilmneb, et vastav $p_1 = 0,5\%$, 15. ja 20. päeva keskmiste võrdlusest tulenev $p_1 = 0,7\%$. Kimbutupe tuumades vastavalt $p_1 = 7\%$ ja $p_1 = 4,3\%$. Mis puutub kimbutupe tuumade IET väärtuste suuremasse kõi-

kumisse erinevates määramistes, siis seletub see kimbutupe tuumade heterogeense iseloomuga. Ühed nendest lülituvad regeneratsiooniprotsessi ja teevad läbi suuri muutusi, teised jäävad sellest protsessist kõrvale. Ühtedes pistikutes toimub kimbutupe aktiveerumine kiiremini ja intensiivsemalt kui teistes. Kõik see kajastub ka kimbutupe tuumade IET määramistes. Juba struktuursete muutuste jälgimisest ilmneb floeemiosa ühtlasem aktiveerumine kimbutupega võrreldes. Sellest siis ka IET väärtuste suurem ühtlus kõigi korduste määramistes.

Võilille vanade lehtede kimbutupe ja floeemituumade IET teeb vaadeldud päevade jooksul läbi suhteliselt väiksemaid kõikumisi. Sarnaselt noorte lehtedega näib IET madalaim väärtus langevat 15. päevale. Floeemituumade IET 8. ja 15. päeva keskmiste võrdlusest t-kriteeriumiga selgub, et vastav $p_1 = 7\%$, seega erinevus vastavate päevade IET-s on üsna vähe tõenäone. Tõenäoseks osutub aga erinevus samade tuumade 15. ja 20. päeva IET väärtustes: vastav p_1 t-kriteeriumiga võrdlemisel on 0,7%. Kimbutupe tuumade IET keskmiste väärtuste võrdlus vastavatel päevadel annab vastupidise tulemuse: erinevus 8. ja 15. päeva näitajates osutub tõenäoseks ($p_1 = 1,4\%$), erinevus 15. ja 20. päeval määratud IET keskmistes suurustes mitte ($p_1 = 22\%$).

Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse uurimise seisukohalt pakub kahtlemata kõige suuremat huvi noorte

ja vanade lehtede vastavate kudede IET võrdlus. Nii kimbutupe kui ka floeemi võrdlemisel ilmneb, et noorte lehtede vastavate kudede tuumi iseloomustab happelisema väärtusega IET. Noorte lehtede floeemi ja kimbutupe tuumade IET happelisem väärtus on kõikides punktides (kõikidel päevadel) t-kriteeriumi abil tõestatav:

3. päeval vastav $p_1 = 0,01\%$
8. päeval -"- $p_1 = 0,3\%$
15. -"- -"- $p_1 = 0,03\%$
20. -"- -"- $p_1 = 0,03\%$.

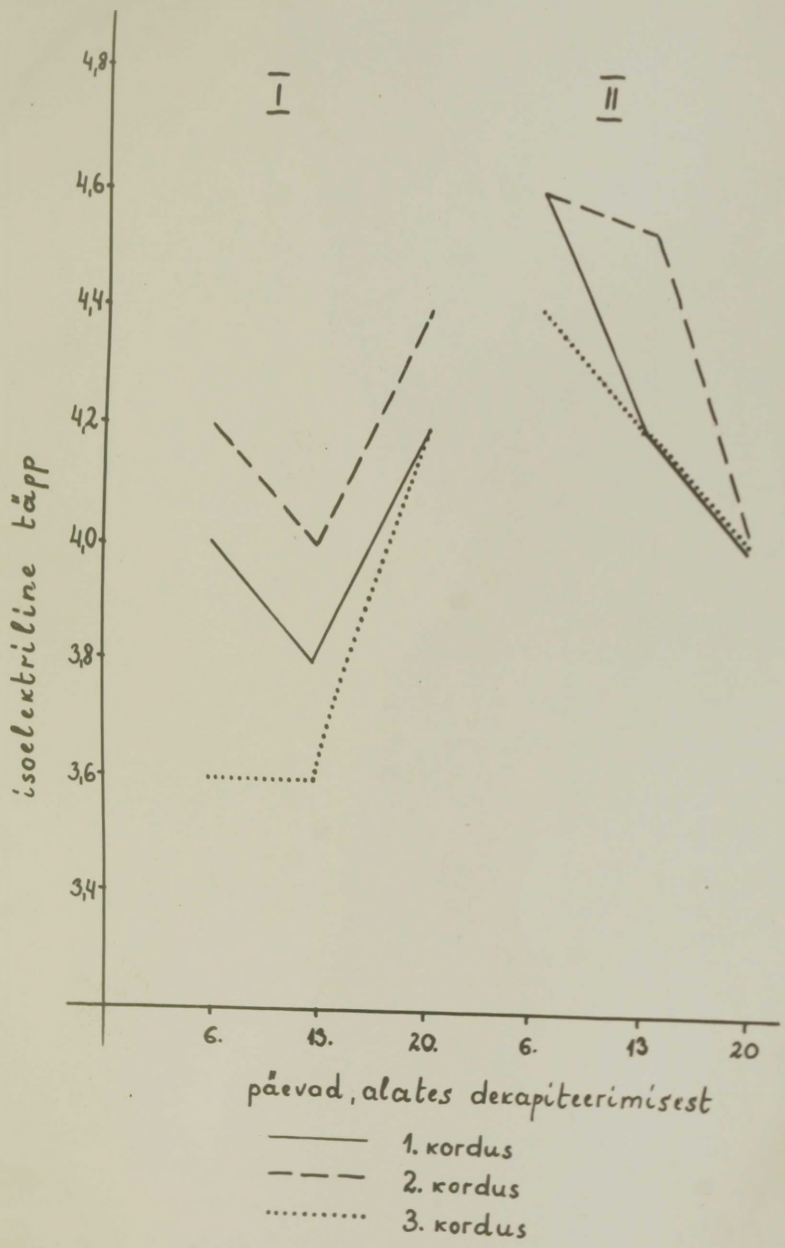
Tähelepanu väärib fakt, et happelisema pH juures asub noorte lehtede vastavate tuumade IET juba regeneratsiooniprotsessi algul, kolmandal päeval. See lubab oletada erinevust noorte ja vanade lehtede regeneratsiooni lähtematerjali füüsikalis-keemilistes omadustes. Suuremaks osutub seejuures erinevus noorte ja vanade lehtede kimbutupe tuumade IET-s (noortel lehtedel - 2,4 - 2,6; vanadel lehtedel - 3,0 - 3,4), väiksemaks - floeemituumade IET-s (noortel lehtedel - 2,8, vanadel - 3,0 - 3,2). Nimetatud erinevus säilib ka hilisemas regeneratsiooni käigus ning on statistiliselt hästi tõestatav. Vanade ja noorte lehtede kimbutupe tuumade keskmine IET osutub võrdseks vastavate floeemituumade keskmise IET-ga, hajumine kimbutupe tuumade IET-des aga oluliselt suuremaks kui floeemituumade IET-des. Järelikult erinevad noorte ja vanade võililleiehtede kimbu-

tupe tuumade IET väärtused üksteisest suuremal määral kui vastavate floeemituumade IET väärtused.

Märkimist väärib veel asjaolu, et noortel lehtedel osutuvad suhteliselt happelisemaks kimbutupe tuumade isoelektrilised täpid, vanadel lehtedel - floeemituumade IET-d. Nimetatud erinevusi tõestab ühendatud t-kriteerium Herdoni järgi ($u = \frac{\Sigma t}{\sqrt{N}}$). Esimesel juhul $u = 5,71$ ja $p \ll 0,1\%$, teisel juhul $u = 6,89$ ja $p \ll 0,1\%$.

Lina hüpokotüül. Vaatluse alla võeti epidermise rakkude tuumad tõusmete ja 4 - 5 päris lehe faasis opereeritud hüpokotüülidel. IET määrati 6., 13. ja 20. päeval pärast dekapiteerimist. Määramisi teostati samal põhimõttel kui võililie lehtpistikutel. Kolme korduse määramiste tulemused on kujutatud joonisel 139.

Võililie lehtpistikutega võrreldes iseloomustab lina hüpokotüüli epidermise tuumi märksa aluselisema pH-ga IET. Vastavad pH väärtused kõiguvad antud määramistes 3,6 ja 4,8 vahel. Mis puutub erinevas arengufaasis opereeritud hüpokotüülide omavahelisse võrdlusse, siis nende epidermise tuumade IET-s nii märgatavaid erinevusi tähelda ei saa kui võililielehtede vastavates tuumades. Sellest hoolimata näib tõusmete faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET mõnevõrra happelisema pH juures paiknevat kui vastavate tuumade IET 4 - 5 päris lehe faasis. Küsimuse objektiivsemaks lahendamiseks analüüsiti andmeid sta-



Joon. 139. IET dünaamika lina regenereeruvate hüpokotüülide epidermise tuumades. I - idulehtede faasis dekapiteeritud hüpokotüülid, II - 4-5 pärislehe faasis dekapiteeritud hüpokotüülid.

tistiliselt, ühendatud t-kriteeriumi abil. Tõusmete ja 4 - 5 pärislehe faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET keskmiste väärtuste (kõigi kolme päeva määramiseks keskmiste) võrdlemisel ühendatud t-kriteeriumi abil osutub tõusmete faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET happelisem iseloom üsna nõrgalt tõestatuks. Vastav $u = 1,304$ ja $p_1 = 9,6\%$. Kõikidel määramispäevadel eraldi võetuna saab aga nimetatud variantide IET väärtuste erinevust tõestada. Kuuendal ja kolmeteistkümnendal päeval osutub tõusmete faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET oluliselt happelisemaks: t-kriteeriumi järgi on p_1 vastavalt 2,5% ja 2%. Kuuenda ja kolmeteistkümnenda päeva andmete kokkuvõtmisel vastava erinevuse tõenäosus veelgi suureneb ($p_1 \ll 0,1\%$). Erinevus on olemas ka 20. päeval määratud IET keskmistes väärtustes, happelisemaks osutub sel juhul ainult 4-5 pärislehe faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET ($p_2 = 2,5\%$). IET dünaamika erinev suund üleminekul 13. päevalt 20. päevale tasandabki erinevused eri variantide IET keskmistes väärtustes.

Eri variantidest hüpokotüülide vastavate IET-de dünaamika regeneratsiooni kestel kannab mõnevõrra erinevat iseloomu. Tõusmete faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET kõver näib omavat V-kuju. Statistiliselt jääb see aga tõestamata. Kolmeteist-

kümnenda päeva IET ei ole oluliselt happelisem kuuenda päeva omast ($p_1 > 50\%$). Küll osutub aga 20. päeva IET oluliselt suuremaks (aluselisemaks) 13. päeva omast ($p_1 = 2\%$).

4 - 5 pärislehe faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET näitab vaadeldud päevade jooksul pidevat langust (happelisemaks muutumist). Kuuenda ja kolmeteistkümnenda päeva IET võrdlus näitab, et vastav $p_1 = 7,4\%$. Kolmeteistkümnenda ja kahekümnenda päeva võrdlus annab suurema tõenäosuse ($p_1 = 2,5\%$). Kuuenda ja kahekümnenda päeva võrdlus lubab veelgi kindlamalt IET üldist langust regeneratsiooni käigus tõenäoseks pidada ($p_1 < 0,1\%$).

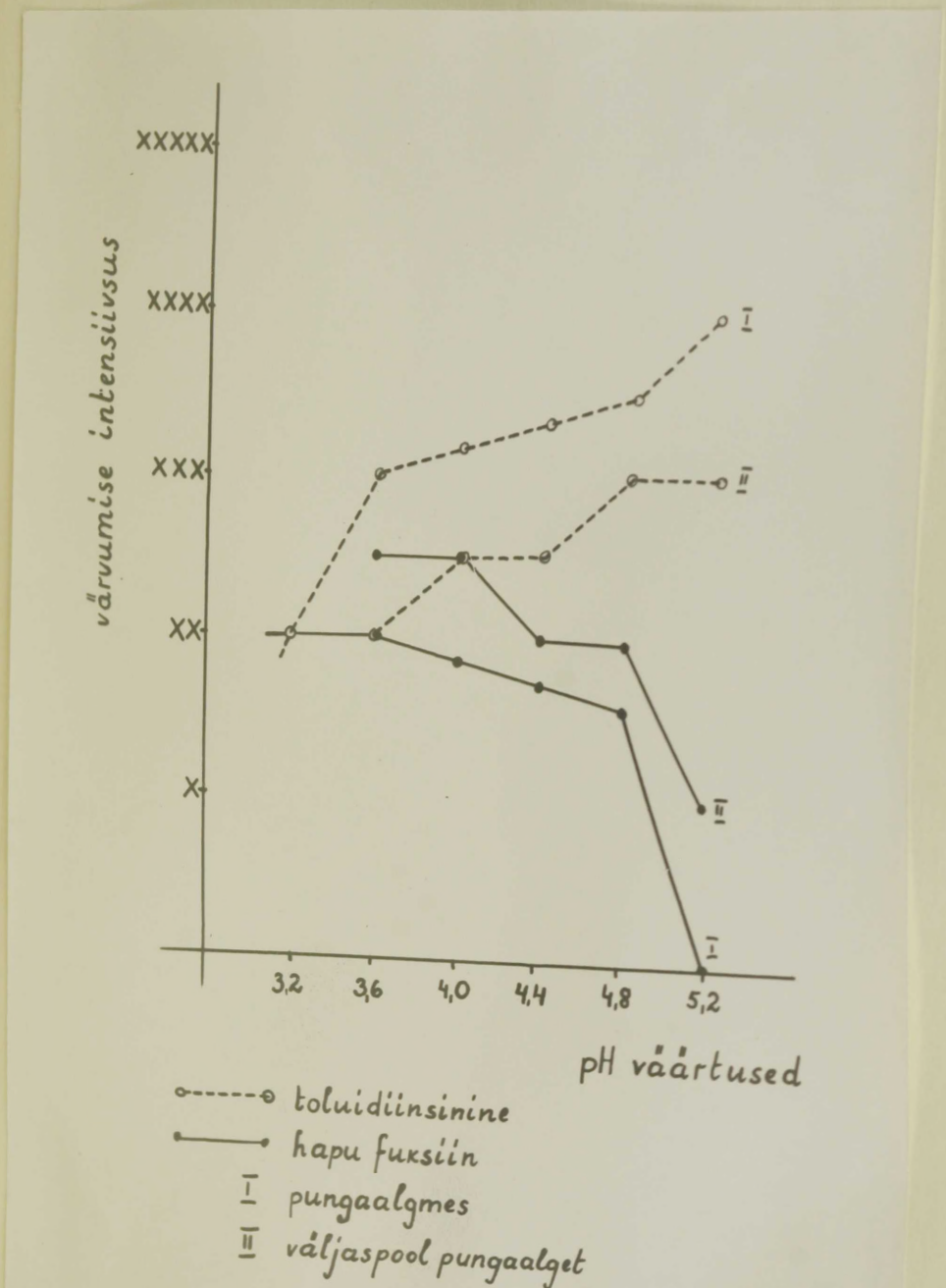
Kahjuks puuduvad andmed esimestest päevadest pärast dekapiteerimist. Nende olemasolu võimaldaks saada täielikumat pilti IET kõvera iseloomust regeneratsiooniprotsessi käigus, samuti lähtekudede IET erinevustest erinevatel arengufaasidel.

Lina epidermise tuumade IET suhteliselt vähest kõikumist vigastusele järgnevatel päevadel võib osaliselt seletada asjaoluga, et kõik preparaadid ei läbi hüpokotüüli pungaalgmete kohalt. Määramisele satuvad rakkude kihid, millised otseselt regeneratsioonist osa ei võta. Määratud IET peegeldab epidermise kui koe üldist seisukorda vigastatud hüpokotüülis ega näita ainuüksi regeneraadi lähterakkudes toimuvaid

muutusi. Mõnel juhul sattus lõiku ka meristeemkolle või pungaalge ning sel juhul ilmnes märgatav muutus vastava piirkonna tuumade IET-s. Joon. 140 näitab erinevust 13. päeva materjalis määratud pungaalgme ja selle naabruses asuva, regeneratsiooniprotsessist otseselt mitte haaratud epidermise tuumade IET vahel. Pungaalgme tuumade IET osutub märksa happelisemaks. Niisiis kehtib ka lina hüpokotüüli regeneratsioonis võililile lehtpistikute juures kindlaks tehtud seaduspärasus: regeneraatide lähtekoe tuumade IET liigub regeneratsiooni käigus happelisema pH suunas.

Töö maht ei võimaldanud määrata eraldi epidermise rakkude tsütoplasma IET, kuid üksikud vaatlused näitasid, et see asub tunduvalt aluselisema pH juures kui tuumade IET.

Lina varspistikud. Võrreldi kambiaalse tsooni rakkude IET varre ülemisest ja alumisest osast lõigatud pistikutel 4 - 5 pärislehe ja õitsemise faasis. Rakkude väikeste mõõtmete ja kudede osalise purunemise tõttu preparaatide valmistamisel (lina varreosad osutuvad pärast Carnoy' lahusega fikseerimist üsna raskesti lõigatavaiks) ei olnud võimalik eraldi analüüsida tuumade ja tsütoplasma IET, vaid tuli piirduda rakusisu üldise IET-ga. Raskuste tõttu materjali töötlemisel, eriti õitsemise faasis lõigatud pistikute osas, ei osutunud ka võimalikuks anda täielikku ülevaadet IET muutustest



Joon. 140. Lina idulehtede faasis dekapiteeritud hüpokotüüli epidermise tuumade IET 13. päeval.

regeneratsiooni käigus, nagu eespool märgitud objektidel. Määramisi teostati ainult neljandal päeval fikseeritud materjalis, et saada mõningat ülevaadet regeneratsiooni algfaasidele iseloomulikust IET-st. Teiste sõnadega, püüti kindlaks teha, kui suurel määral peegeldub eri arengufaasides ja erinevalt kõrguselt eraldatud varspistikute erinev regeneratsioonivõime nende regeneraatide lähtekoe IET-s.

Määramiste tulemustest annab ülevaate tabel 9.

Tabel 9.

Lina varspistikute kambiaalse tsooni rakkude IET 4. päeval

Asend varrel	4 - 5 pärislehe faasis			Õitsemise faasis		
	I kordus	II kordus	III kordus	I kordus	II kordus	III kordus
Pistikud varre ülemisest osast	2,8	3,0	2,8-3,0	3,4	3,2-3,4	2,8
Pistikud varre alumisest osast	2,8	2,6-2,8	2,8	3,6	3,2-3,6	3,2

Nagu näha, esineb väikesi erinevusi erinevatest variantidest varspistikute kambiaalse tsooni rakkude IET-s 4 - 5 pärislehe faasis lõigatud varspistikuid iseloomustab happelisem IET kui õitsemise faasis lõigatud varspistikuid. Mõlema faasi ülemiste ja alumiste

pistikute keskmiste IET väärtuste võrdlemine t-kriteeriumi abil näitab, et t = 3,4 ja p = 1%. Kui erinevates faasides lõigatud ülemisi ja alumisi pistikuid eraldi omavahel võrrelda, selgub, et faaside erinevus tuleneb peamiselt alumiste varspistikute erinemisest. Varre alumisest osast lõigatud pistikute IET erinevus erinevates faasides osutub statistiliselt oluliseks (t = 5,01, p_2 = 0,5%). Erinevates arengufaasides eraldatud ülemiste pistikute IET erinevus jääb allapoole usaldustaset (t = 2,16, p_2 = 11%).

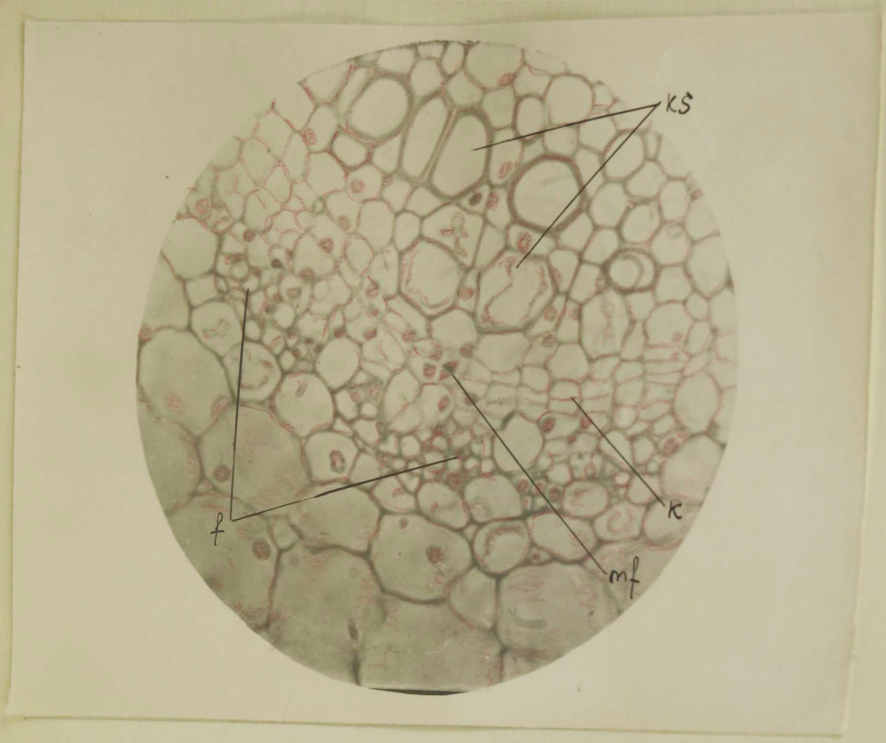
Et [redacted] 4 -5 pärislehe faasis lõigatud varspistikute keskmine IET erineb õitsemise faasis eraldatud varspistikute IET-st, ülemisest varreosast lõigatud pistikute IET erinevates faasides oluliselt ei erine, alumisest varreosast lõigatud pistikute IET erinevates faasides aga erineb, peaks esinema erinevus varre ülemiste ja alumiste osade IET-s. Statistiliselt jääb see aga antud materjali juures tõestamata. Varre ülemiste ja alumiste osade vastava IET erinevuse tõenäosus jääb mõlemas faasis alla usalduspiiri: 3 paari pärislehtede faasis vastav p_2 = 28%, õitsemise faasis p_2 = 45%.

Lina varre kambiaalset tsooni iseloomustab seega IET nihkumine aluselisema pH suunas ontogeneesi jooksul, kusjuures nimetatud dünaamika aluseks on põhiliselt muutused varre alumiste osade IET-s.

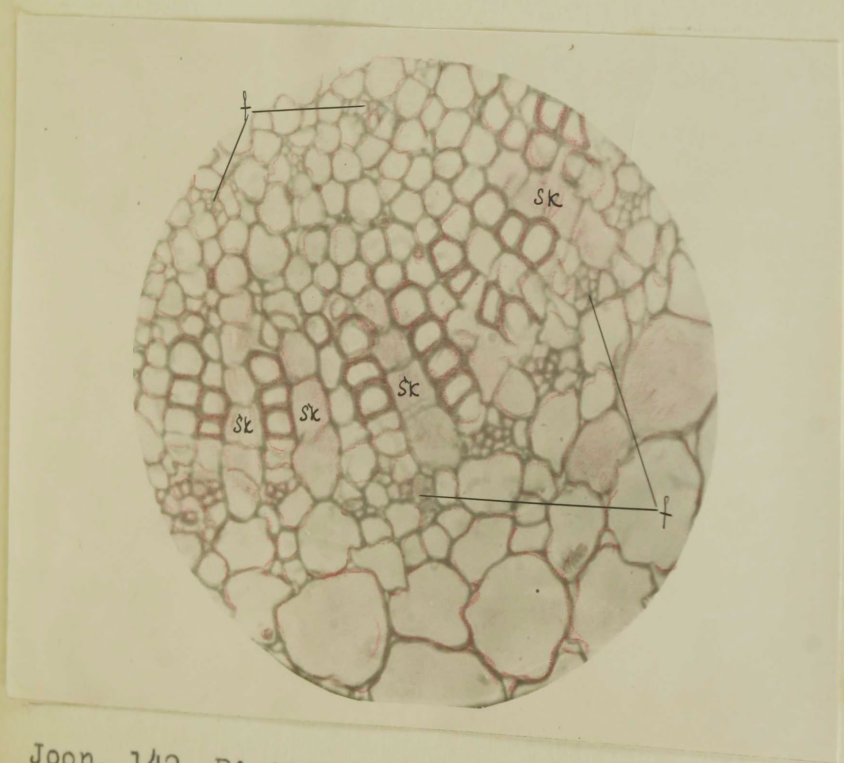
Muutused nukleiinhapetes. Nukleiinhapetele, nagu teada, kuulub keskne koht elusa raku süsteemis. Ilma nukleiinhapete osavõtuta ei ole mõeldav ühegi raku kasv, areng ega paljunemine. Võib arvata, et mitte väiksemat osa ei etenda nad regeneratsiooniprotsessis. Antud töös püüti selgusele jõuda küsimuses, kuivõrd peegeldub katseobjektide regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus nende nukleiinhapete sisalduses ja millisel määral muutub viimane regeneratsiooni käigus.

Nukleiinhapete dünaamika jälgimisel kasutati preparaatide värvimiseks metüülrohelise ja püroniin G segu atsetaatpuhvris pH-ga 4,8. RNH, olles püroninofiilne, värvub punaseks. DNH annab reaktsiooni metüülrohelisega, värvudes roheliseks.

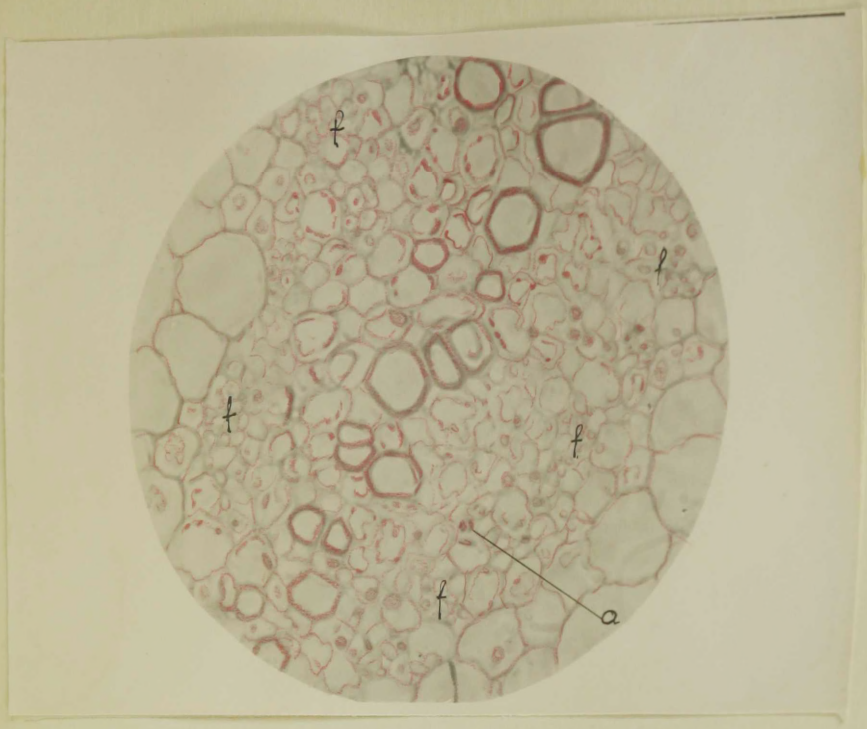
Koralltomati lehtpistikud. Kõige suuremat huvi pakub küsimus, kas regeneraatide lähtekoed erinevad nukleiinhapete sisalduse poolest. Ristlõikepreparaadid vegetatiivsete ja generatiivsete taimede ülemisest ja alumisest varreosast lõigatud lehtede rootsude juhtkimbupiirkonnast (joon. 141 - 144) näitavad kõik suhteliselt nõrka püroninofiilsust, reaktsioon DNH-le peaaegu ei avaldu. Rohelist värvust tuumades märkame alles tugevamate suurenduste puhul. Teiselt poolt võib arvata, et DNH hulk regeneratsiooni käigus vaevalt muutubki. Seda arvestades pöörati peamine tähelepanu RNH dünaamikale, s.t. kudede püroninofiilsuse



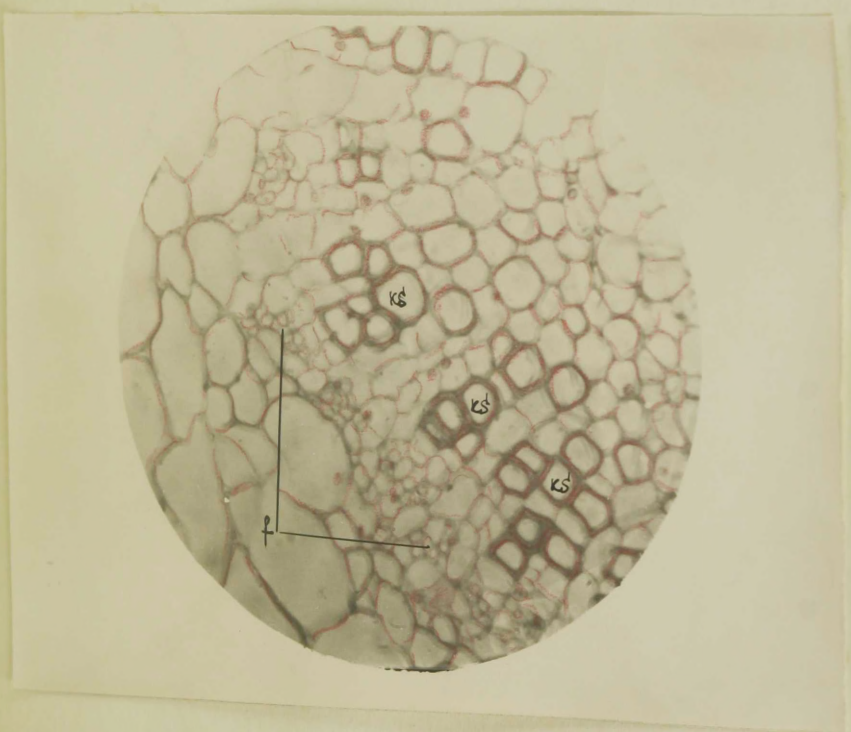
Joon. 141. Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime ülemise lehe rootsust. Juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x). f - floeem, k - kambium, ks - ksüleem, mf - metafaas.



Joon. 142. Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime alumise lehe rootsust. Juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x). sk - säsikiir, f - floeem.



Joon. 143. Ristlõik koralltomati generatiivse taime ülemise lehe rootsust. Juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).
a - anafaas kambiaaltsoonis,
f - floeem.



Joon. 144. Ristlõik koralltomati generatiivse taime alumise lehe rootsust. Juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).
f - floeem, ks. - ksüleem.

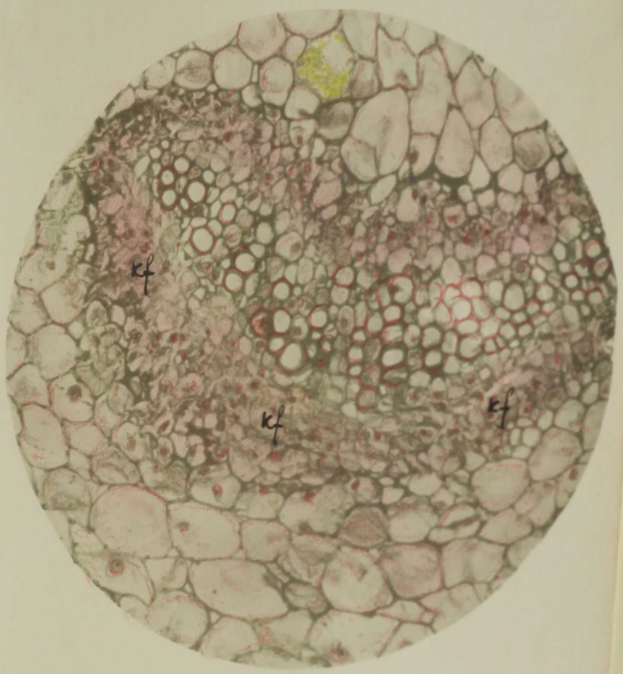
võrdlemisele, ja see kajastub ka vastavatel mikrofotodel.

Teistest püroninofiilsemateks osutuvad säsikiired vegetatiivse taime alumisest varreosast lõigatud leherootsu juhtkimbus (joon. 142). Nende rakkude plasma on ühtlaselt roosaks värvunud. Roosalt värvub rakusisu ka sama preparaadi floeemigruppides. Vegetatiivse taime ülemise lehe rootsu ristlõikepreparaadis me püroniiniga värvunud säsikiiri ei märka. Mõningat püroninofiilsust kohtame siin floeemirakkudes ning kambiaalse tsooni ja ksüleemiparenhüümi tuumades. Kambiaalse tsooni rakkude jagunemisest annab tunnistust mikrofotol tabatud metafaas (joon. 141). Mõnevõrra erineb teistest generatiivse taime ülemise lehe rootsu ristlõikepreparaat (joon. 143). Püroninofiilsete tuumade kõrval leiame siin punaselt värvunud plasma kihte floeemi, kambiaalse tsooni ja ksüleemi parenhüümi rakkudes. Preparaat on üldiselt teistest rohkem värvunud. Paistavad silma kambiaalse tsooni suhteliselt suured püroninofiilsed tuumad ja neis toimuvad mitoosid. Kõige vähem on värvimisele reageerinud generatiivse taime alumise lehe rootsust valmistatud preparaat (joon. 144). Vaevalt võib märgata üksikute rakkude värvumist floeemigruppides ja mõningaid püroninofiilseid tuumi ksüleemi parenhüümsetes rakkudes.

Seega katsematerjali, s.o. erinevas arengufaasis ja erinevalt kõrguselt lõigatud lehtede võrdlemine regeneraatide lähtekudede püroninofiilsuse seisukohalt tõstab mõnevõrra esile vegetatiivsete taimede alumisi ja generatiivsete taimede ülemisi lehti.

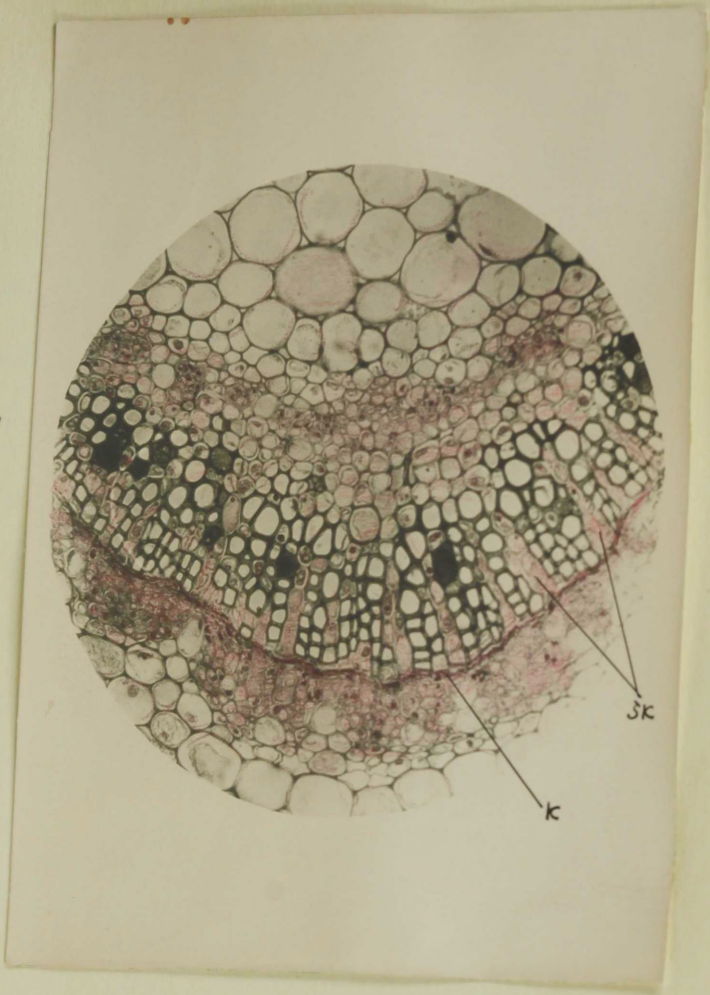
Et kindlaks teha RNH osa koralltomati erinevais arengufaasides ja erinevalt kõrguselt eraldatud lehtede edasise regeneratsiooni käigus, valmistati vastavad ristlõikepreparaadid ka 6., 11. ja 16. päeval fikseeritud materjalist. Näiteks on toodud ristlõiked 11. päeval fikseeritud materjalist (joon. 145 - 148). Nende preparaatide võrdlemisel normaalsete leherootsude ristlõigetega paistab otsekohe silma püroninofiilsuse suurenemine juhtkimbu vastavates osades. Regeneratsiooni käigus suureneb RNH hulk. Küsimus on nüüd selles, kas toimub RNH hulga suurenemine kõikidel juhtudel ühesuguselt või on siin erinevusi, sõltuvalt lehe asukohast ja vanusest. Mikrofotode võrdlemisel ilmneb, et vähe erinevad üksteisest vegetatiivse taime ülemisest ja alumisest lehest pistikute preparaadid. Kambiaalne tsoon ja floeemiosa sulavad ühtseks plasmarikaste püroninofiilsete rakkude kihiks, mis paistab silma oma suurte ja intensiivselt värvunud tuumade poolest. Ei saa märkimata jätta ka ksüleemi parenhüümsete rakkude küllaltki intensiivset värvumist, eriti alumisest

Joon. 145.
Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime ülemise lehe pistikust 11. päeval. Juhtkimp. (ok. 10x, ob. 20x).
kf - kambiumi-floeemi piirkond.



Joon. 146.
Ristlõik koralltomati vegetatiivse taime alumise lehe pistikust 11. päeval. Juhtkimp. (ok. 15x, ob. 20x).
kf - kambiumi-floeemi piirkond,
ksp - ksüleemi-parenhüüm.





Joon. 147.
Ristlõik koralltomati generatiivse taime ülemise lehe pistikust 11. päeval. Juhtkimp. (ok. 10x, ob. 20x). k - kambium, sk - säsikiir.



Joon. 148.
Ristlõik koralltomati generatiivse taime alumise lehe pistikust 11. päeval. Juhtkimp. (ok. 10x, ob.20x). f - floeem.

lehest pistiku preparaadis.

Teistsugune järeldus tuleb teha generatiivse taime ülemisest ja alumisest lehest pistikute ristlõikepreparaatide võrdlemisel (joon. 147, 148). Kui alumise lehe preparaati iseloomustab nõrk värvumine ja märgatava aktiveerumise puudumine, siis ülemise lehe preparaadis näeme tugevalt püroninofiilset kambiumi kihti, millest ei jää palju maha floeemiosa ja säsikiired. Paistavad silma intensiivselt värvunud tuumad floeemirakkudes. Kõik see räägib sünteesiprotsesside suurest ulatusest regeneraatide lähtekudedes.

Püroniiniga värvumine rõhutab veelkord säsikiirte ja eriti nende perifeersete, välisfloeemi ulatuvate rakkude osa regeneratsiooniprotsessis. Joonisel 149 näeme üht tüüpilist preparaati suurte jagunevate rakkudega säsikiirtes. Tugev püroninofiilsus räägib nendes toimuvate eluprotsesside aktiveerumise kasuks.

Regeneraatide lähtekudede kõrval (kambiaalne tsoon, floeem, säsikiired) osutuvad tugevalt püroninofiilseteks ka regeneraatide algmed. Joon. 150 näitab püroninofiilseid juurealgmeid koralltomati lehtpistiku 15. päeval fikseeritud materjalis.

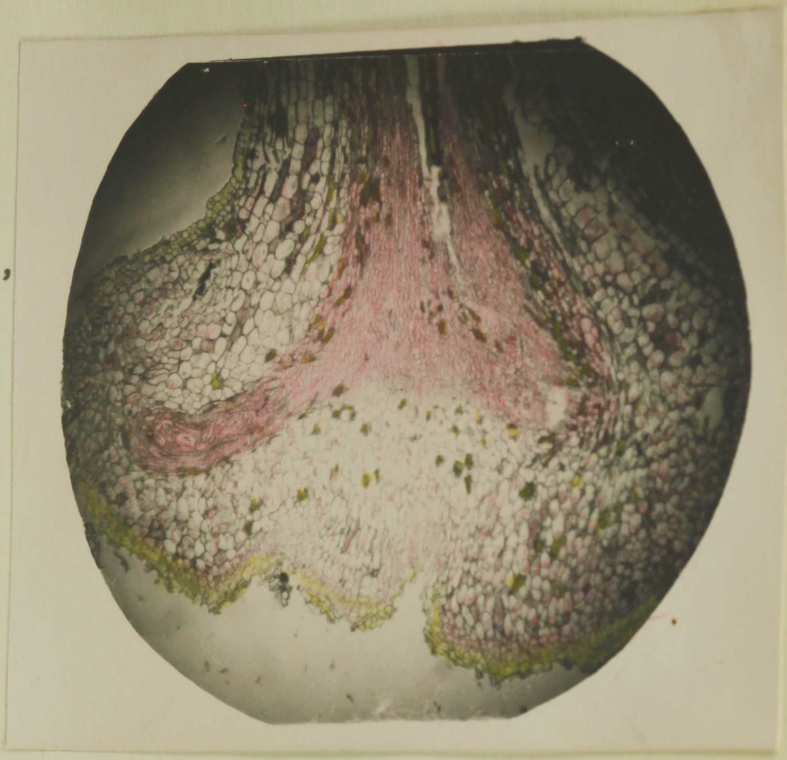
Koralltomati lehtpistikute lõikepinnal kujuneva kalluse heterogeenne iseloom avaldub selgelt ka püroniiniga värvimisel. Erinevused püroninofiilsuses kinnitavad struktuurset heterogeensust (joon. 151). Pee-

Joon. 149.
Ristlõik koralltomati lehtpistikust 15. päeval. Juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).
sk - säsikiired.

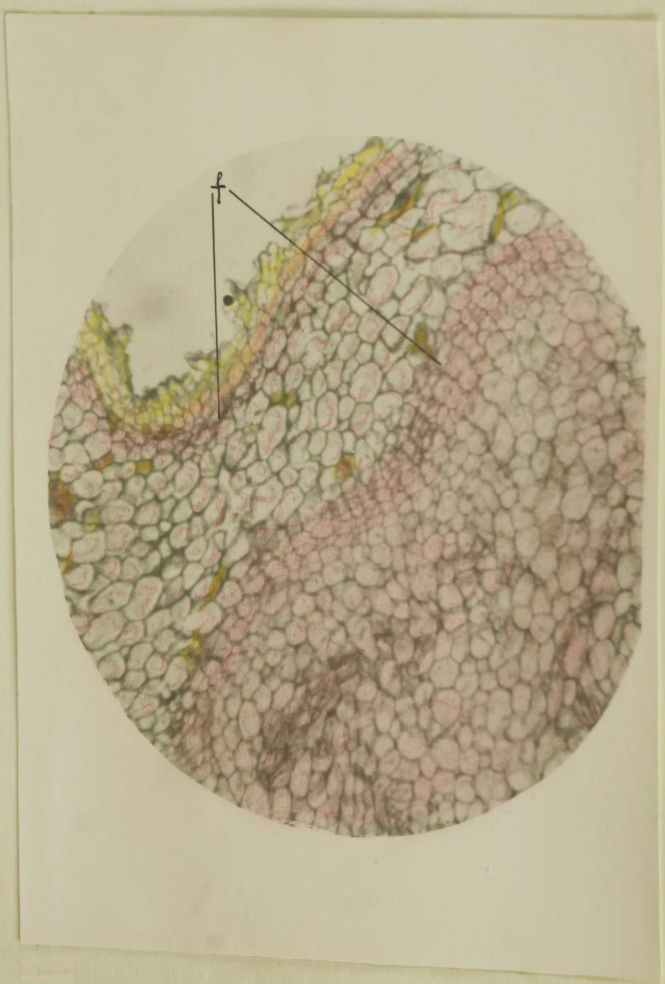


Joon. 150.
Ristlõik koralltomati lehtpistikust 15. päeval. (ok. 12,5x, ob. 9x).
j - juurealgmed.





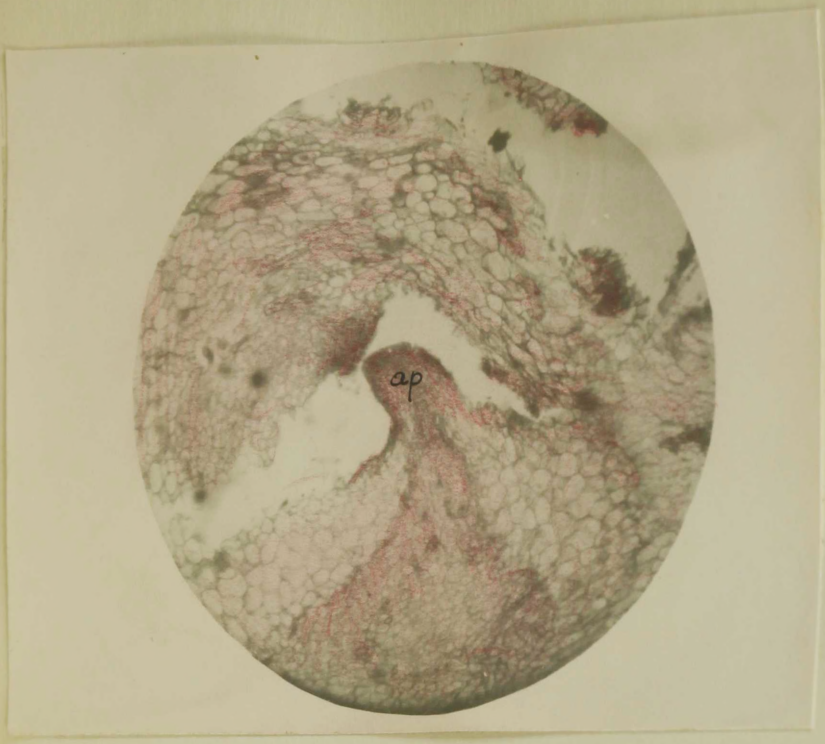
Joon. 151.
Pikilõik koralltomati lehtpistiku 75 päeva vanusest kallusemügarast (ok.12,5x, ob. 3,5x).



Joon. 152.
Pikilõik koralltomati lehtpistiku 10 kuu vanusest kallusemügarast (ok. 12,5x, ob. 9x).
f - fellogeen.

nerakuline meristeemse iseloomuga puiduelemente tekitav kude kallusemügara keskosas on tunduvalt püroninofiilsem, võrreldes suurerakulise parenhüümse kallusekoega. Viimase rakkudes võib kohati näha kitsast punaselt värvunud plasmakihti rakuseinte ääres ja punakalt helkivaid terakesi rakkude sees. Haavakork kalluse pinnal värvub kollakasroheliselt. Ümbritsevast parenhüümist püroninofiilsemaks osutub kalluse fellogeen. Mõnel juhul võib vananevas kalluses kohata koguni kahekordset fellogeeni kihti (joon. 152). Joonisel 153 näeme kalluses tekkivat võsupunga ja selle tugevat püroninofiilsust.

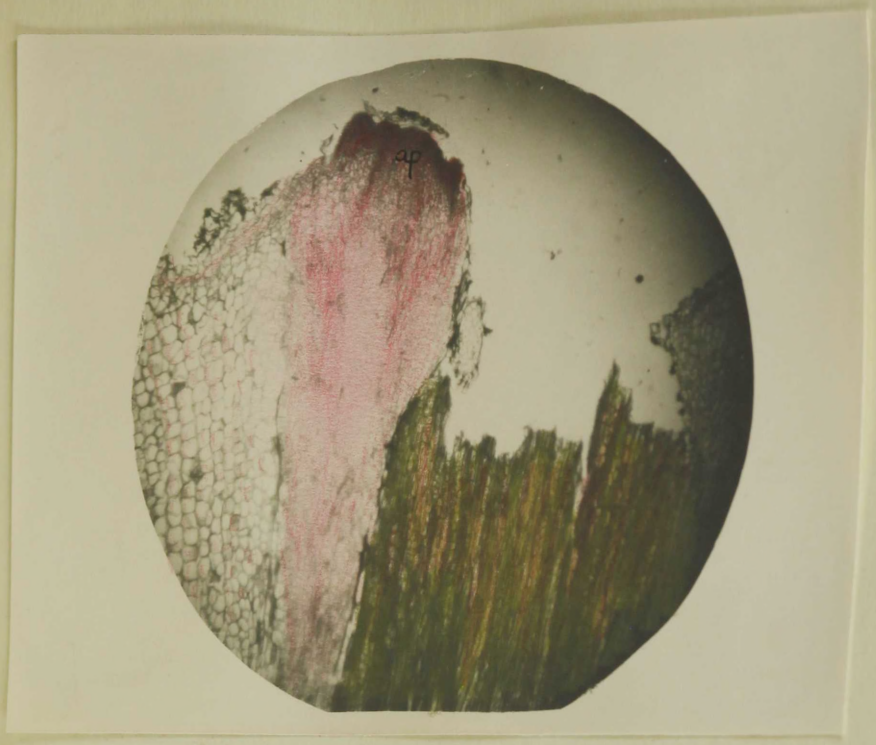
Koralltomati hüpokotüül. Püroniini ja metüülrohelise seguga värvitud hüpokotüüli preparaadid osutavad haavakoest "kiilu" püroninofiilsusele ja selle suurenemisele regeneratsiooni käigus. Esimeste päevade preparaatides paistavad kõige tugevama püroninofiilsusega silma kambium ja selle derivaadid. "Kiilu" suurenemisega suureneb ka selles RNH hulk. Juba viiendal päeval fikseeritud preparaadis võib haavakoest "kiilu" ülemises osas näha teistest püroninofiilsemat (meristeemsemat) rakkude kihti (joon. 154). Üheksanda päeva preparaadis on see kujunenud juba märgatavaks võsupunga algmeks (joon. 155). Kvalitatiivseid erinevusi erinevas vanuses opereeritud hüpokotüülide püroninofiilsuses ja selle dünaamikas regeneratsiooni kestel ei tähelda-



Joon. 153. Läbilõik koralltomati lehtpistiku 10 kuu vanusest kallusemügarast (ok. 20x, ob. 3,5x).
ap - adventiivpung.



Joon. 154. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 5. päeva pärast dekapiteerimist (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
hk - kiilukujuline haavakude
lp - lõikepind.



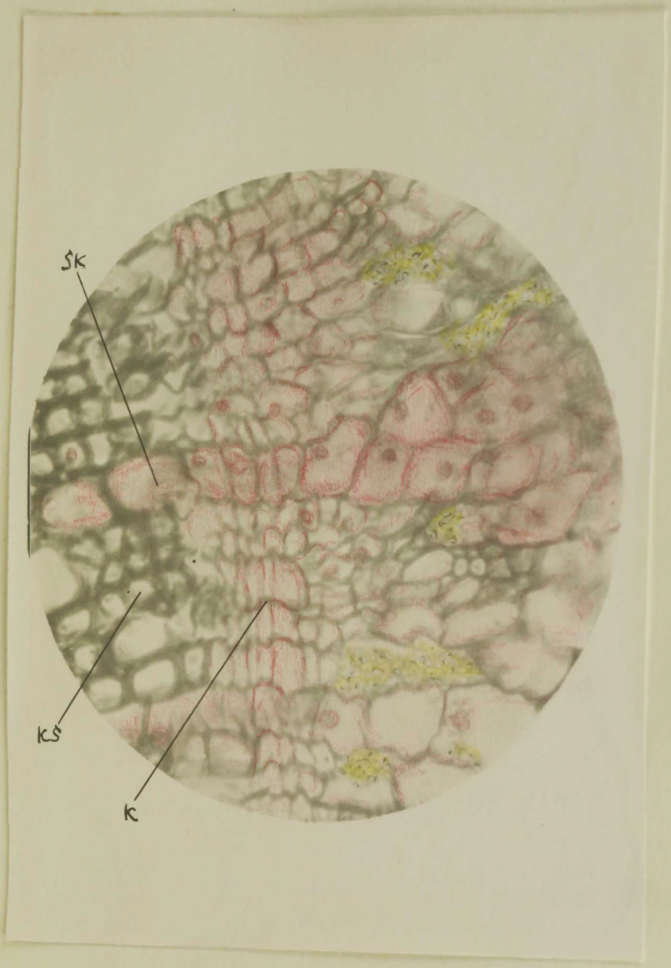
Joon. 155. Pikilõik koralltomati hüpokotüülist õienuppude faasis 9. päeval pärast dekapiteerimist (ok. 12,5x, ob.3,5x).
ap - adventiivpung.



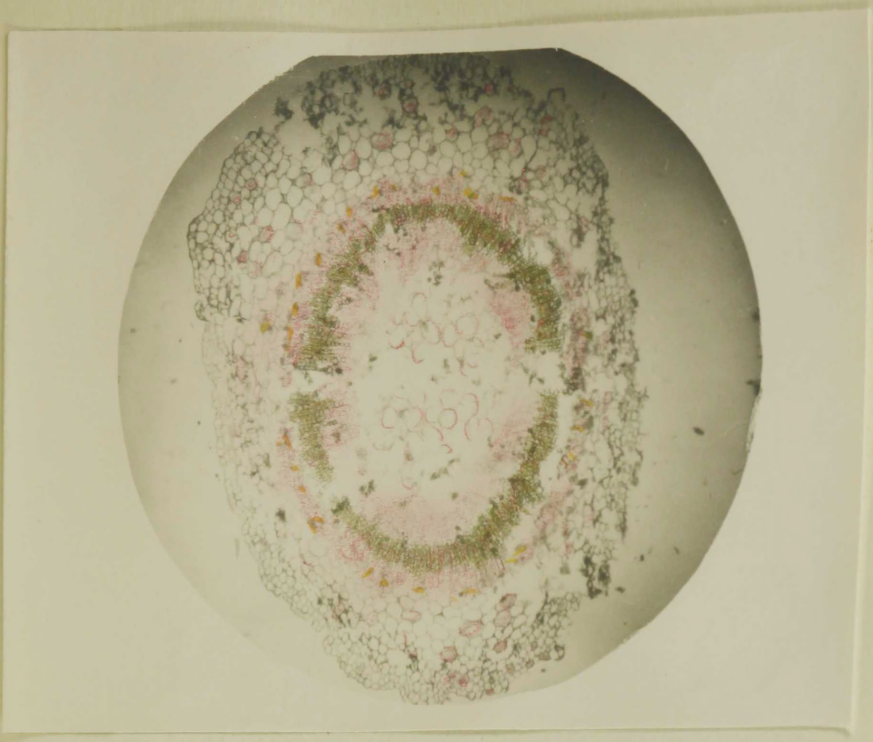
Joon. 156. Pikilõik koralltomati õienuppude faasis varre alumisest osast lõigatud pistikust 5. päeval (ok. 20x, ob. 3,5x).
k - kallus, lp - lõikepind.

tud. Kvantitatiivset laadi erinevuste (erinevused värvumise intensiivsuses) tabamine oleks nõudnud täpsemaid uurimismeetodeid (näit. mikrofotomeetri kasutamist).

Koralltomati varspistikud. Hüpokotüüliga võrreldes iseloomustab varspistikuid tunduvalt nõrgem püroninofiilsus. Joon. 156 näitab joonisel 154 kujutatud hüpokotüüliga samas arengufaasis varre alumisest osast eraldatud pistiku basaalset lõikepinda samal, s.o. viiendal päeval. Näeme peaaegu värvumata jäänud, vähe diferentseerunud kallust. Tabatud erinevust ei saa juhuseks lugeda, see kinnitab struktuursete muutuste jälgimisel kindlaks tehtud seaduspärasusi. Nimelt teeb hüpokotüüli kallus lühikese aja jooksul läbi kiire diferentseerumise protsessi, moodustades oma perifeersetes kihtides võsupungad. Varspistiku basaalse otsa kallus muutub märksa aegalsemalt, jõudes ainult puidukollete diferentseerumiseni. Regeneraatide, s.o. juurealgmete tekkekoht piirdub varspistikutel kambiaalse tsooniga: kambiumi, välisfloeemi ja säsikiirte äärmiste rakkudega. Vastavas piirkonnas kohtame ka tugevamat püroninofiilsust. Joon. 157 on tabanud sellise piirkonna, kus tõenäoliselt hakkab kujunema meristeemkolle. Selgelt tuleb esile säsikiir ja selle rakkude jagunemine floeemiosas.



Joon. 157. Ristlõik koralltomati varspistikust 5. päeval pärast pistiku lõikamist (ok. 20x, ob. 20x).
k - kambium, ks - ksüleem, sk - säsikiir.



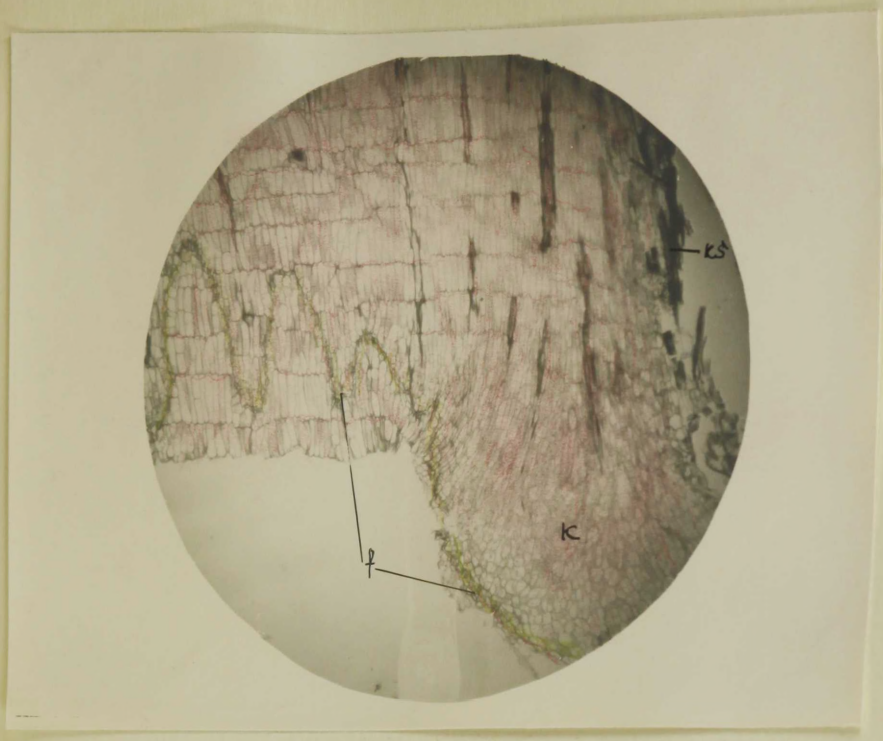
Joon. 158. Ristlõik koralltomati vegetatiivse perioodi lõpul varre ülemisest osast lõigatud pistikust 8. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).



Joon. 159. Ristlõik koralltomati vegetatiivse perioodi lõpul varre alumisest osast lõigatud pistikust 8. päeval (ok. 12,5x, ob. 3,5x).
j - juurealgmed.

Erinevused eri vanusega taimedelt ja erinevalt kõrguselt eraldatud varspistikute püroninofiilsuses ei ole antud kvalitatiivse lähenemisviisiga tabatavad. Kõigil juhtudel värvub üsna kitsas ala kambiumi ja selle derivaatide piirkonnas, mõningal määral ka sisefloeemis. Teatud erinevusi võib ainult märgata püroninofiilsuse avaldumise kiiruses, mis on täiesti mõistetav erinevatest variantidest varspistikute erineva juurdumiskiiruse seisukohalt. Nendel varspistikutel, millised kiiremini kujundavad juurealgmeid (eriti varre alumisest osast) ilmneb kiiremini ka tõus lähtekudede püroninofiilsuses. Joonistel 158 ja 159 on toodud ristlõiked vegetatiivse perioodi lõpul eraldatud varspistikutest kaheksandal päeval pärast emataimelt eraldamist. Näeme, et varre alumisest osast lõigatud pistikul on juba kujunenud püroninofiilsed juurealgmed, varre ülemisest osast eraldatud pistikutel need veel puuduvad.

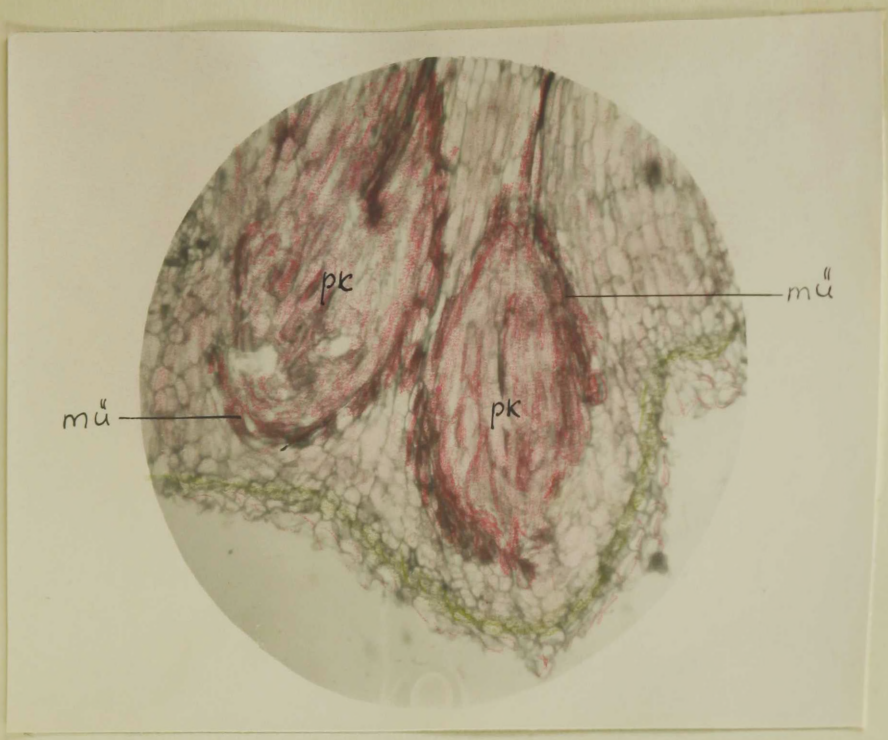
Võilille juurpistikud. Siingi märkame juba eelmistel objektidel kindlaks tehtud seaduspärasust - püroninofiilsuse suurenemist regeneraatide lähtekudedes. Joonised 160 - 163 esitavad mõningaid näiteid selle seisukoha kinnituseks. Kõik nimetatud mikrofotod on tehtud võilille vanadest juurtest pistikute basaalse otsa preparaatidest. Joonistel 160 ja 161



Joon. 160. Pikilõik võilille vana juure pistikust 19. päeval (ok. 12,5x,ob.3,5x). blp - basaalne lõikepind, f - fellogeen, k - kallus, ks - ksüleem.



Joon. 161. Pikilõik võilille vana juure pistikust 19. päeval (ok. 20x, ob.20x). Fellogeen.



Joon. 162. Pikilõik võilille vana juure pistiku basaalse lõikepinna kallusest 22. päeval (ok. 20x, ob. 3,5x).
mü - meristeemne ümbris,
pk - puidukolle.

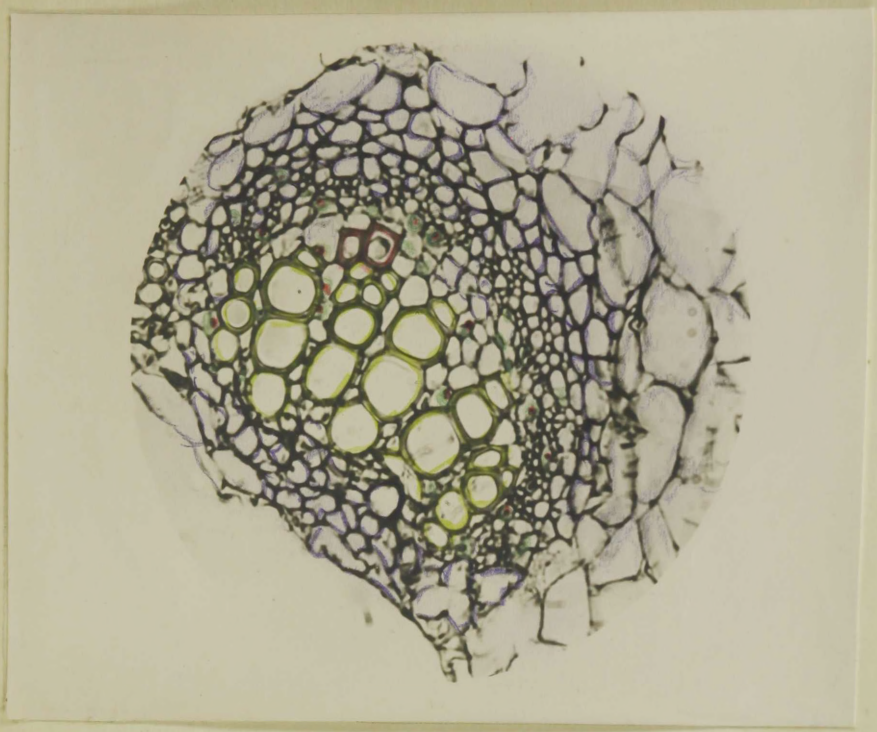


Joon. 163. Pikilõik võilille vana juure pistikust. Kallusemügar basaalsel lõikepinnal (ok. 20x, ob. 3,5x).

võib näha fellogeeni kihti basaalse lõikepinna läheduses. Tugeval suurendusel (joon. 161) tuleb ilmsiks fellogeeni tuumade intensiivne värvumine metüülrohelisega, mida teistel seni käsitlemist leidnud objektidel tugeva püroninofiilsuse tõttu peaaegu näha ei olnud. Seejuures ei saa öelda, et tsütoplasma püroninofiilsus võililie juurtel väiksem oleks kui koralltomati varsja lehtpistikutel. Vastupidi, peaaegu kogu floeemiparenhüümi ulatuses kohtame püroniiniga värvunud tsütoplasmat, eriti aga haavapuidu kollete piirkonnas. Tugevalt värvuvad puidukollete meristeemsed ümbrised (joon. 162, 163).

Võililie lehtpistikud. Heidenhaini raudhematoksüliini ja Giemsa lahusega värvitud võililie lehtpistikute preparaatide vaatlemisel selgus, et peamised muutused regeneratsiooni käigus piirduvad juhtkimpudega ja neid vahetult ümbritseva parenhüümkoega. Seetõttu pöörati ka metüülrohelise ja püroniiniga värvitud preparaatide analüüsimisel peamine tähelepanu nimetatud piirkondadele.

Joon. 164 näitab aktiveerumata juhtkimpu noores võililie lehes 13. päeval pärast emataimelt eemaldamist. Preparaat on püroniini suhtes "tühi". Punaseks on värvunud ainult tuumakesed floeemis ja ksüleemi parenhüümsetes rakkudes. Hästi võib seevastu näha tuu-



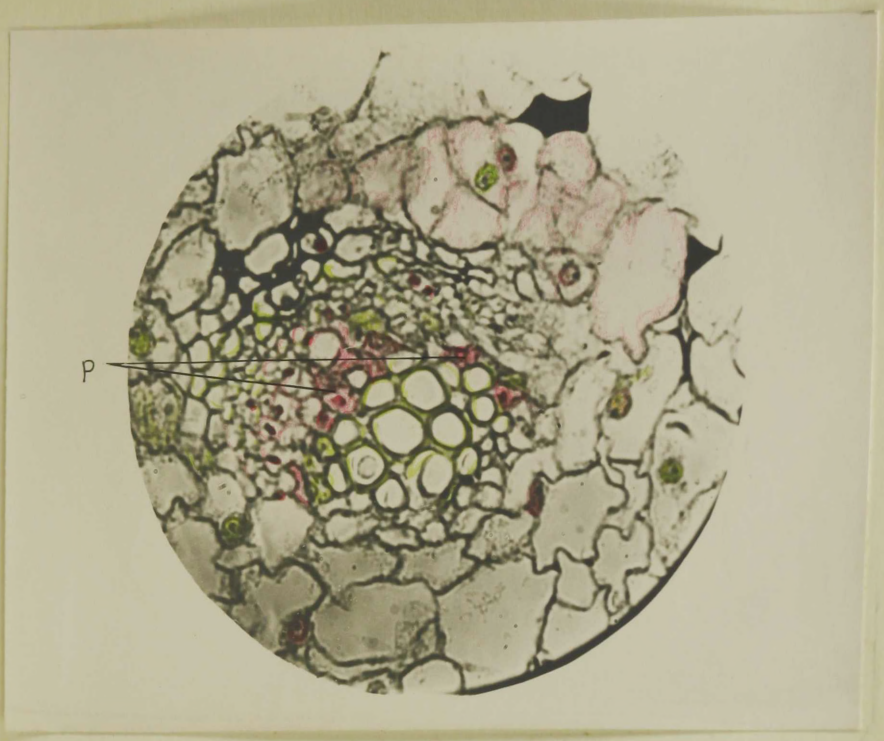
Joon. 164. Ristlõik võililla noore lehe pistikust 13. päeval. Aktiviseerumata juhtkimp. (ok. 20x, ob. 2^{0}x).



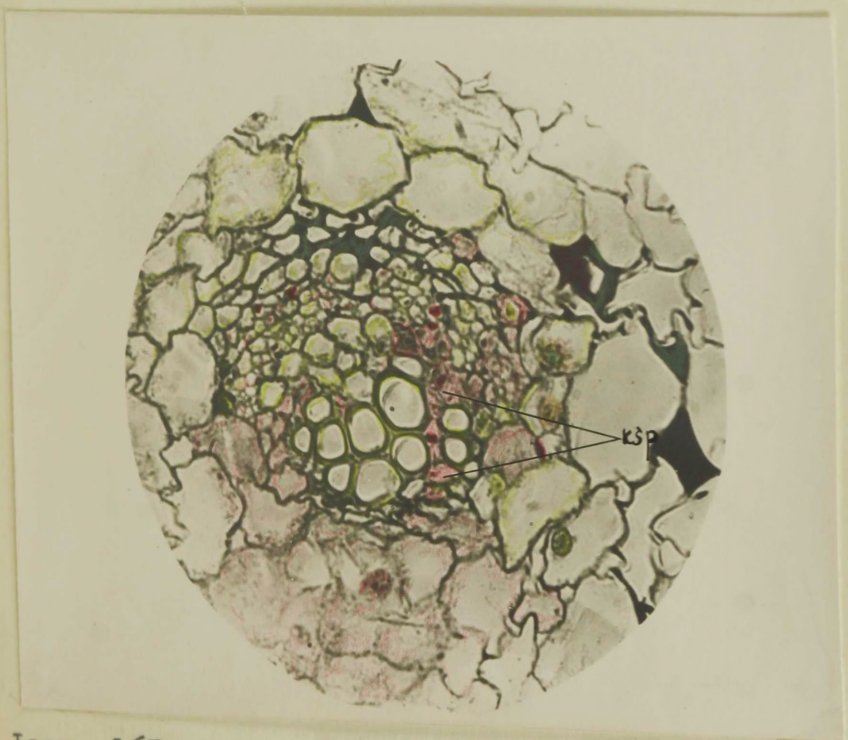
Joon. 165. Ristlõik võililla noore lehe pistikust 25. päeval pärast emataimelt eraldamist. Juhtkimbu piirkond (ok. 20x, ob. 2^{0}x).
kt - kimbutupe rakud.

made rohelist värvust. Rohelise värvuse ülekaalust aktiveerumata juhtkimbus annab tunnistust ka joon. 165. Isegi kimbutupe parenhüümrakkude tuumakestes puudub punane värvus, isegi need on värvunud metüülrohelisega. Hoopis teistsugust pilti pakuvad mikrofotod 166 - 169, mis näitavad aktiveerunud juhtkimpu võililles noorest lehest pistikus. Tegemist on väikeste, veel lõplikult väljakujunemata juhtkimpudega, millised esimeses järjekorras aktiveeruvad ja juurealgmete tekkekohaks saavad. Metüülrohelise ja püroniiniga värvitud preparaadid aitavad täpsemalt kindlaks teha regeneratsiooni lähtekudesid. Seni vaadeldud objektid lubavad püroninofiiliat pidada üsna veenvaks kriteeriumiks selles suhtes. Joonisel 166 näeme püroniiniga värvunud parenhüümirakke ksüleemi ja floeemi piiril. Kuju järgi neid kambiumiks lugeda ei saa, kuid on ilmne, et just nende rakkude arvel toimub noore juhtkimbu kasvamine.

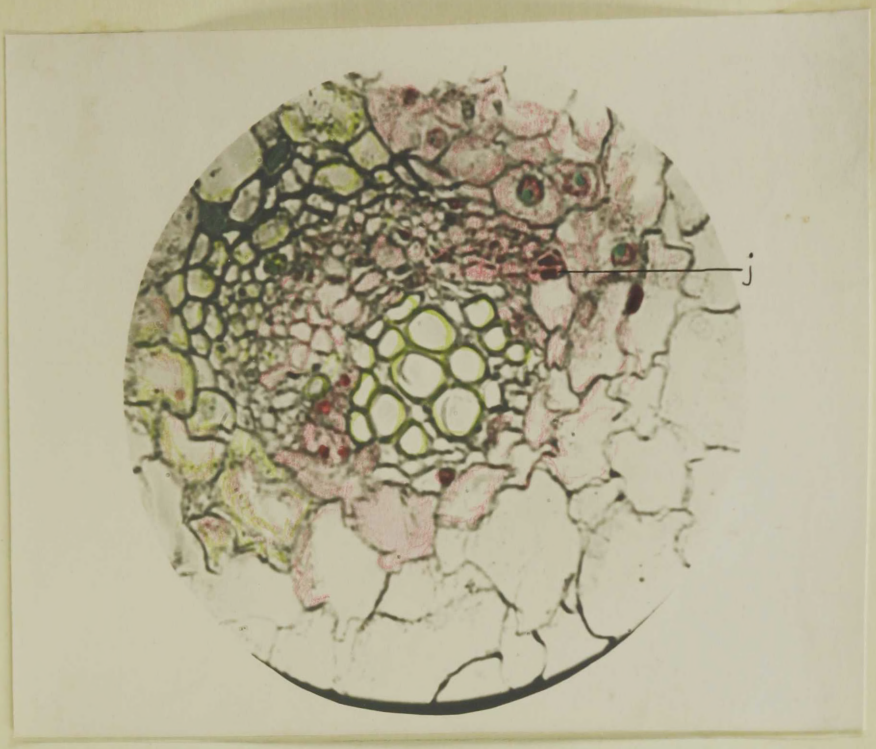
Väikserakulises floeemiosas märgatavat aktiveerumist ei kohta, kuigi üksikute rakkude tuumad on küllaltki püroninofiilsed. Joon. 167 näitab ksüleemi parenhüümsete rakkude aktiveerumist, s.t. nende püroninofiilsust. Nagu eelmisest osast teada, kuulub võililles lehtede regeneratsioonis suur osa kimbutupe parenhüümrakkudele. See kajastub ka püroniiniga värvitud preparaatides. Kohtades, kus hakkab kujunema meristeemkolle, värvub kimbutupe rakkude sisu punaseks. Kõrvuti tsüto-



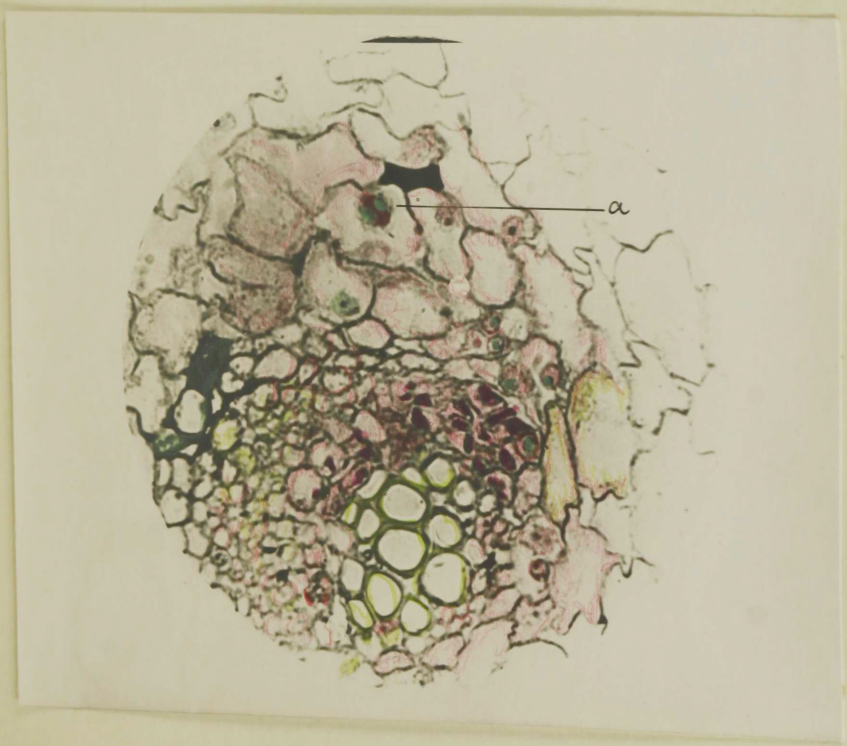
Joon. 166. Ristlõik võililles noore lehe pistikust 25. päeval. Aktiviseerunud juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).
p - parenhüümrakud.



Joon. 167. Ristlõik võililles noore lehe pistikust 25. päeval. Aktiviseerunud juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).
ksp - ksüleemiparenhüüm.



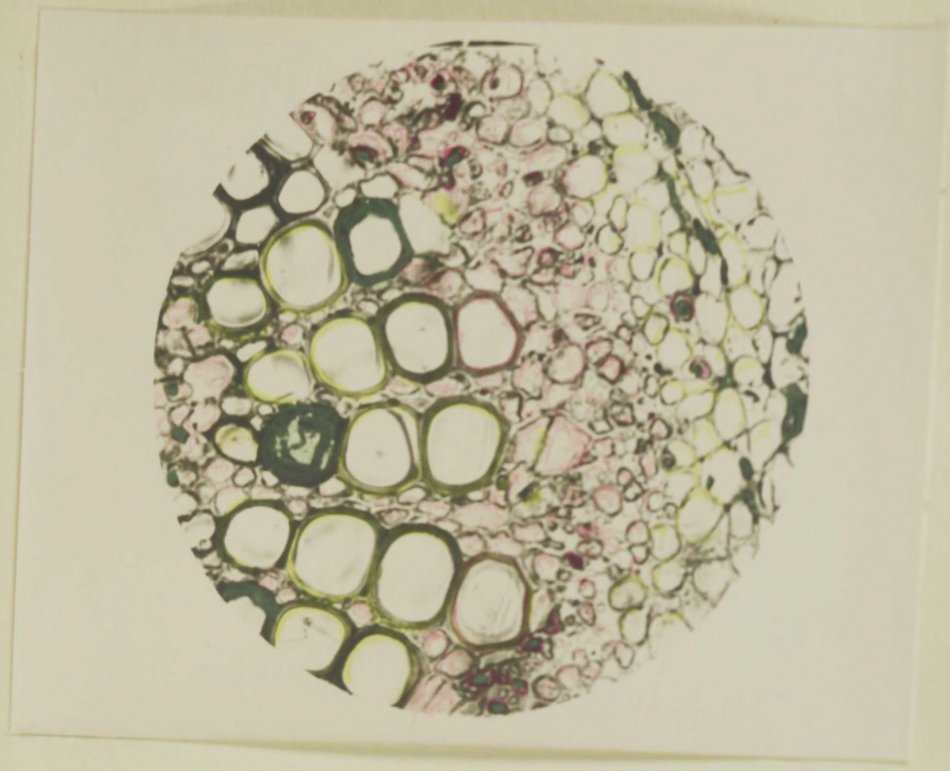
Joon. 168. Ristlõik võililLe noore lehe pistikust 25. päeval. Aktiviseerunud juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).
j - jagunemine kimbutupe rakus.



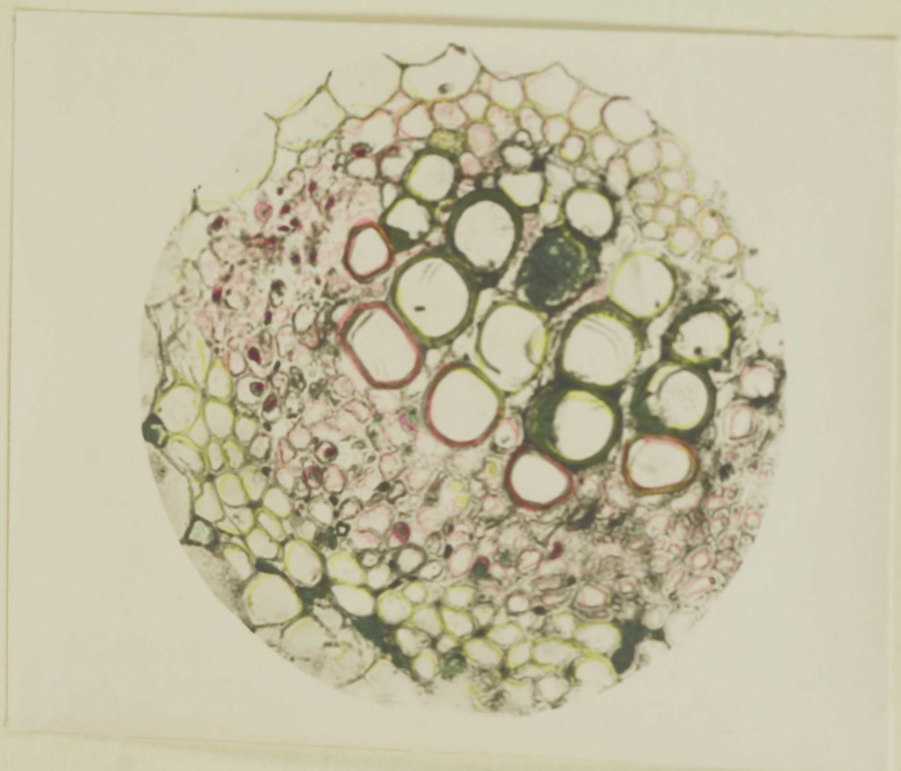
Joon. 169. Ristlõik võililLe noore lehe pistikust 25. päeval. Aktiviseerunud juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).
a - anafaas.

plasmaga värvuvad punaseks sageli ka tuumad. Huvitaval kombel säilub roheline värvus tuumakestes (joon. 167, 168). Suured parenhüümirakud lõigustuvad väiksemaiks ja moodustuvad koos juhtkimbu vastavate kudedega juurealgme (joon. 169). Püroninofiilsuse abil võib kindlaks teha, et aktiveeruvad mitte ainult vahetult juhtkimbuga piirnevad, vaid ka kaugemal asuvad parenhüümirakud. Huvitav on jälgida tuumade ja tuumakeste värvumise gammat juhtkimbu lähedastes parenhüümirakkudes. Nii võib juhtkimpu ümbritsevate parenhüümirakkude seas näha punaste tuumakestega punaseid tuumi, roheliste tuumakestega punaseid tuumi, roheliste tuumakestega rohelisi tuumi ja punaste tuumakestega rohelisi tuumi. Joonisel 169 näha olevas telofaasis värvub käär intensiivselt punaseks, kromosoomide kogumikud - roheliseks.

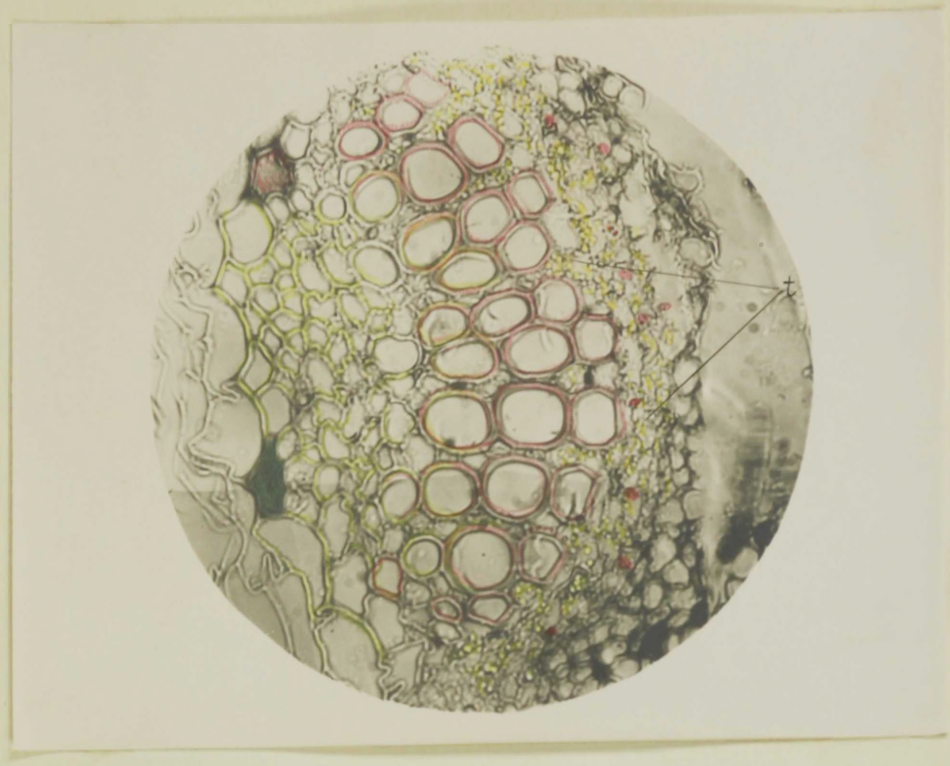
Võililles vanadest lehtedest valmistatud preparaatides näeme enamasti aktiveerumata juhtkimpe (joon. 173). Võib märgata rohelisi tuumi floeemiosas, püroninofiilia peaaegu puudub. Rakud on plasmavaesed. Eluprotsessid kulgevad ilmselt langevas joones, sellest siis ka püroninofiilia puudumine. Ainult ühes preparaadis täheldati püroniinile iseloomulikku reaktsiooni. Joon. 170 näitab keskmist, väljakujunenud juhtkimpu selles pistikus, joon. 171 üht väiksemat kõrvaljuhtkimpu. Mõlemas näeme punaseks värvunud rakusisu ja tuumi floeemiosas ning säsikiirtes. Puudub aga igasugu-



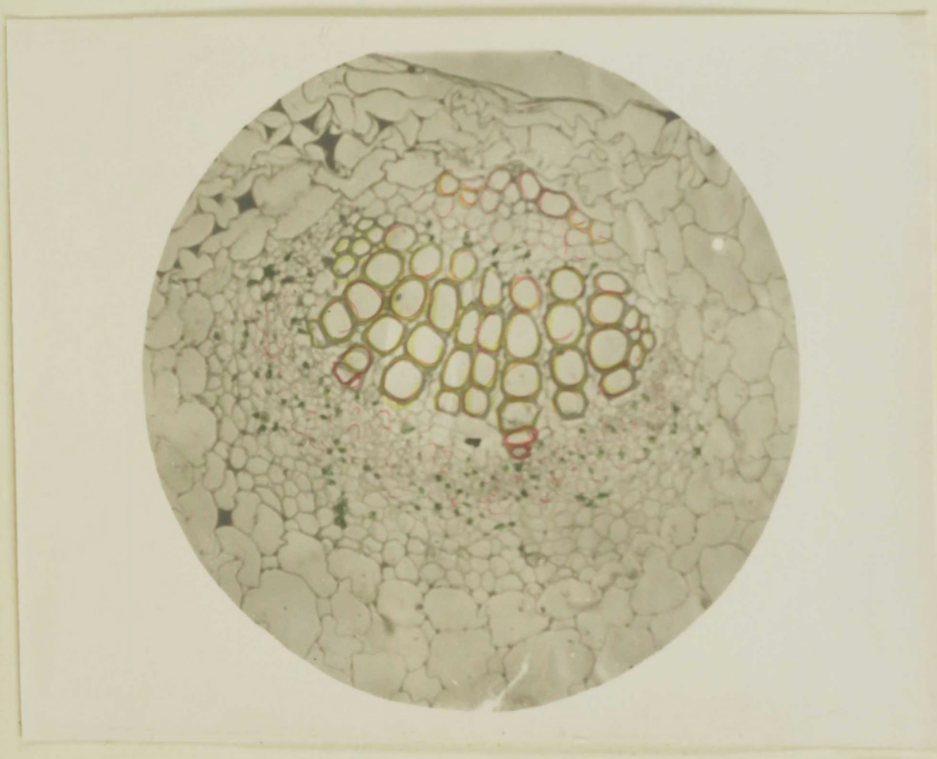
Joon. 170. Ristlõik võililie vana lehe pistikust 3. päeval. Suurim juhtkimp rootsus. (ok. 20x, ob. 20x).



Joon. 171. Ristlõik võililie vana lehe pistikust 3. päeval. Keskmise suurusega juhtkimp. (ok. 20x, ob. 20x).



Joon. 172. Ristlõik võililles vana lehe pistikust 6. päeval. Suurim juhtkimp rootsus. (ok. 20x, ob. 20x).
t - terakesed.



Joon. 173. Ristlõik võililles vana lehe pistikust 10. päeval. Aktiviseerumata juhtkimp. (ok. 20x, ob. 9x).

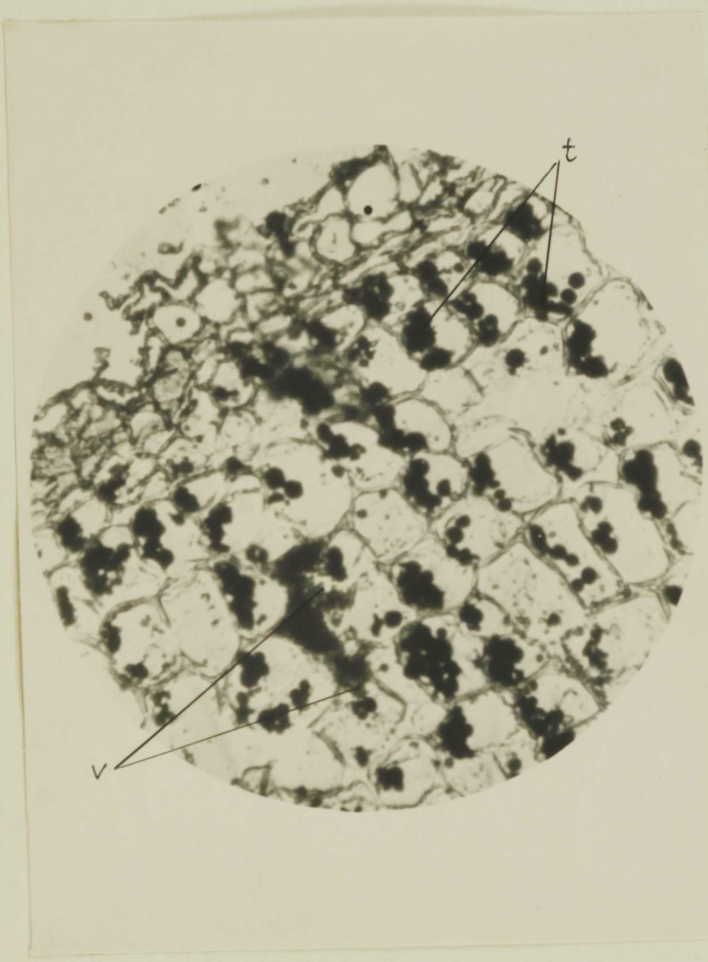
ne värvumine juhtkimpu ümbritsevais parenhüümirakkudes. Joonisel 172 võib näha paljudele vanadele lehtedele iseloomulikku terakeste esinemist puiduga piirnevais parenhüümirakkudes, mis noorte lehtede regeneratsiooni-protsessis kujutavad endast üht peamist aktiveerumise kollet. Ilmselt on tegemist toitainete kogunemisega.

Reaktsioon valgule ja tärklisele. Valgu ja tärklise kindlakstegemiseks kasutati Lugoli lahust. Värviti võililile lehtpistikutest, võililile juurpistikutest ja koralltomati lehtpistikute vanast kallusest valmistatud preparaate.

Nii noorte kui vanade võililillelehtede rootsud andsid negatiivse tulemuse. Neis ei ilmnenud tärklise ega valgu olemasolu. Tärkliseks ei osutunud ka terakesed võililile vanade lehtede ksüleemi ja floeemi piiril asuvais parenhüümirakkudes. Võib siiski arvata, et noorte lehtede juhtkimpude tuped sisaldavad esialgu mõningal määral tärklist, mis hiljem regeneratsiooni käigus ära tarvitatakse. Sellele viitab asjaolu, et ühel juhul märgati üksikuid tärkliseterakesi võililile noore lehe kimbutupe piirkonnas kolmandal päeval fikseeritud materjalis.

Võililile juurtes ei leitud ei tärklist ega varuvalku.

Tärkliserikkaks osutuvad seevastu koralltomati



Joon. 174. Ristlõik koralltomati lehtpistiku aastavanusest kallusemügarast. (ok. 20x, ob. 9x).
t - tärklisterad,
v - valguosakesed.

lehtpistikute vananeva kalluse rakud (joon. 174). Tärklise kõrval leidub siin ka kollaselt värvunud valgutera-kesi. Märgatava valgureaktsiooni annab veel kallusefellogeeni rakkude tsütoplasma. Seda kinnitab Lügoli lahuse kõrval ka Giemsa lahus - värvib kallusefellogeeni kihi roosaks.

3. Kokkuvõte

1. Koralltomati, võililles, väristubaka ja lina regenereeruvate organite ja osade histoloogiline ja histokeemiline analüüs aitab kindlaks teha regeneraatide lähtekudesid, heidab teatud valgust regeneratsiooni käigus toimuvatele de- ja rediferentseerumise protsessidele, selgitab mõningaid seoseid regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse ning kudede struktuuri ja kudedes toimuvate biokeemilis-füsioloogiliste protsesside vahel.
2. Regeneraatide lähtekudedeks võivad olla nii meristeemsed kui ka diferentseerunud koed. Esikoht kuulub selles kudede reas kambiumile, eriti adventiivjuurte lähtekudede osas. Varreosade kõrval näeme kambiumi tegevuse aktiveerumist ka lehtedel (koralltomat) . Peale kambiumi tulevad regeneraatide lähtekudedena veel arvesse floeem, juhtkimbuga piirnev parenhüüm (kimbutupp), säsikiired, ksüleemiosa parenhüümsed rakud, epidermis ja kalluse meristeemsed osad.

Histokeemilisest seisukohast iseloomustab regeneraatide lähtekudesid (meristeemseid või vähediferentseerunud parenhüümikudesid) mõnevõrra suurem RNH sisaldus ja happelisema pH-ga isoelektriline täpp (võililie ja koralltomati lehed, lina varreosad). Üldiselt siiski vastavad koed vigastamata taimeorganismis teistest kudedest oluliselt ei erine. Histokeemilised erinevused avalduvad selgesti alles siis, kui vastavad regeneraatide initsiaalrakud pärast vigastamist keeruliste, meile suures ulatuses tundmatute regulatsioonimehhanismide tegevuse tulemusena regeneraatide tekkekohaks saavad.

3. Regeneratsiooni käigus toimuvad regeneraatide lähtekudedes keerulised de- ja rediferentseerumisprotsessid. Moodustub suurte potentsiaalsete võimetega haavakude, mille vahendusel võivad tekkida haavapuidu elemendid või adventiivvõsud. Adventiivvõsud tekivadki enamasti haavakoe vahendusel (koralltomati hüpokotüülil ja lehtpistikuil, võililie lehtpistikuil), harva otseselt lähtekoest (lina hüpokotüülil). Adventiivvõsud moodustuvad enamasti pindmistes kudedes - eksogeenselt. Adventiivjuured tekivad alati sisemistest kudedest - endogeenselt ja seejuures vahetult lähtekoest (kambiumist või juhtkimbu mõnest teisest diferentseerumisvõimelisest koest - floeemiparenhüümist, säsikiirtest, kimbu-

tupest). Kalluse ja adventiivjuurte tekkes valitseb omapärane vastuolu - mida kiiremini moodustub lõikepinnal nähtav kallus, seda aeglasemalt kujunevad lisajuured, ja vastupidi.

Histokeemilisest seisukohast tähendab lähtekudede de- ja rediferentseerumine hapendumis-taandumisprotsesside vahekorra muutumist (hapendumisprotsesside ülekaalu suunas), IET liikumist happelisema pH suunas ja RNH sisalduse märgatavat tõusu.

4. Regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus kajastub nii katseobjektide anatoomilises struktuuris kui ka biokeemilis-füsioloogilistes protsessides.

a) Katseobjektide histoloogiline analüüs näitab, et mida suuremal määral muutub vanusega regeneratsiooni väline käik (regeneraatide tekkimise kiirus, hulk ja iseloom), seda selgemini avalduvad ka vastavad muutused pistikute anatoomilises ehituses ja regeneratsiooni histoloogilises küljes. Kvalitatiivsete erinevuste puudumisega regeneratsiooni välises küljes kaasneb vastavate erinevuste puudumine regeneratsiooni histoloogilises küljes. Nii puuduvad kvalitatiivsed erinevused erineva vanusega ja erinevalt kõrguselt lõigatud koralltomati leht- ja varspistikute regeneratsioonis: haavapuit ja kallus, adventiivjuured ja -võsud tekivad kõikides variantides ühtedest ja samadest lähtekudedest, ühel ja samal viisil. Vanusega süvenevad diferentseerumis-

protsessid, mis selgelt avalduvad puidu- ja parenhüümikoe vahekorra muutustes. Koralltomatil ei vii need protsessid aga vastavate kudede ja rakkude de- ja rediferentseerumisvõime pöördumatule kadumisele. Vanusega seotud variseerumine regeneratsioonivõimes avaldub vaid regeneratiivsete struktuuride väljakujunemise kiiruses ja ulatuses. Regeneratsioonivõimelisemad objektid sisaldavad enam plasmarikkaid, tuumadega de- ja rediferentseerumisvõimelisi rakke (alumised lehed koralltomati vegetatiivsetelt taimedelt ja ülemised lehed generatiivsetelt taimedelt).

Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kontrastsemalt avalduva vormi puhul ilmnevad ka sügavamad erinevused erineva vanusega katseobjektide anatoomilises ehituses ja regeneratsiooni histoloogilises küljes. Võililile vananevates lehtedes sulgub juhtkimpude ümber peritsükli mehhaaniline rõngas, isoleerides juhtkimbusisesed parenhüümsed koed kimbutupest ja ilmselt pidurdades vanade lehtede regeneratsioonivõimet. Võililile noorte lehtede väljakujunemata juhtkimpudes esineb rikkalikumalt diferentseerumisvõimelisi parenhüümrakke. Võililile noorte juurte regeneratsioonis etendab peamist osa kambium, vanade juurte regeneratsioonis (eeskätt adventiivpungade tekkes) - floeem. Viimane tähendab aga ulatuslikumat dediferentseerumist, "keerulisemat" regeneratsiooniprotsessi. Väiksemat juurdumist võililile

vanadel juurtel seletab osaliselt külgjuurte vähesus, võrreldes noorte juurtega, ja seoses sellega piiratud võimalus preventiivjuurte tekkeks. Lina hüpokotüülis langeb vananemisel ära regeneraatide lähtekude - elusate, arenemisvõimeliste rakkudega epidermis, ja koos sellega regeneraatide tekkimise võimalus.

Vaatamata kõigile nimetatud erinevustele peab ütlema, et regeneraatide tekke määra ja iseloomu reguleerivad tegurid ei piirdu kudede struktuursete iseärasustega.

b) Katseobjektide histokeemiline analüüs annab teatud ülevaate regeneraatide lähtekudedes toimuvatest biokeemilis-füsioloogilistest muutustest ontogeneesi jooksul ja aitab sellega selgitada regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse olemust. Võililleheted ja lina hüpokotüüli regeneraatide lähtekudedes langeb tuumade IET ontogeneesi jooksul aluselisema pH suunas. Paralleelselt sellega väheneb võililleheted vastavate kudede RNH sisaldus. Antud uurimustes ei õnnestunud aga kindlaks teha olulisi erinevusi koralltomati erineva vanusega ja erinevalt kõrguselt lõigatud pistikute, eriti varspistikute regeneraatide lähtekudede RNH sisalduses.

Seega kinnitab histokeemiline analüüs histoloogiliste uurimuste tulemusi: mida kontrastsemalt muutub vanusega regeneratsiooni väline käik, seda teravamalt

ilmnevad ka muutused vastavate kudede sisemises ehituses ja elutegevuses.

Lähtekudede red-oksprotsesside vahekorras ei õnnestunud antud katseobjektide ulatuses vanusega seotud erinevusi kindlaks teha.

Regeneratsiooni käigus koguneb regeneraatide teket ettevalmistavates kudedes (kalluses) mõnel juhul varuaineid tärklise ja valgu kujul. Regeneraatide lähtekoed tavaliselt varuainete sisalduse poolest silma ei paista ja see tegur ei oma erilist kaalu erineva vanusega taimede lähtekudede iseloomustamisel.

A R U T L U S

A. Regeneratsiooni olemusest ja põhjustest

Seljatah, on jäänud see periood regeneratsiooni uurimisel, mil peatähk asetati toimuva kirjeldamisele ja nähtut käsitleti looduse seletamatu kapriisina, omapärase kõrvalekaldumisena normaalsest arengust. Kaasaegset olukorda iseloomustavad kõige paremini E. Sinnott'i (1960) sõnad: regeneratiivset arengut ei ole raskem ega kergem seletada kui normaalset arengut. Tõeline probleem ei ole mitte regeneratsioon, vaid isereguleeriv, normatiivne areng. E. Bünning'i (1955) seisukoht täiendab suurepäraselt eespooltoodut: normaalne taime diferentseerumine ei ole midagi muud kui lõputu rida üksteisele järgnevaid regeneratsioone. Seega, regeneratsiooni mõistmine selle sõna laiemas mõttes, regeneratsiooninähtuste seostamine normaalse arenguga, püüe leida ühiseid põhjusi regeneratiivsele ja normaalsele arenguprotsessile - need seisukohad iseloomustavad kaasaegset olukorda regeneratsiooni uurimises.

Nagu teada, on regeneratsiooniprotsessid igal konkreetsel juhul determineeritud väga paljude tingimuste poolt. Need tingimused võivad regeneratsiooni kulgu suuremal või vähemal määral soodustada või pidurdada, regeneraatide iseloomu ühes või teises suunas varieerida. Kogu seda, igal konkreetsel juhul erinevat tingimuste kompleksi ei saa aga lugeda regeneratsiooni kui niisuguse põhjuseks. Iseĝi mitte juhul, kui põhjust mitme teguri kompleksina käsitleda. Ei saa nimetada temperatuuri või niiskust regeneratsiooni põhjuseks, kuigi need tegurid võivad väga suurel määral regeneratsiooni käiku mõjustada. Kui meil on kaks paralleelset katseseeriat enam-vähem võrdsete keskkonna parameetritega, kusjuures erineb ainult temperatuur, võib ühel juhul regeneratsioon toimuda, teisel juhul mitte. R. T. Butenko ja Z. M. Jakovleva (Бутенко, Яковлева, 1962) katsed kalluses toimuva organogeneesi suunamisest nukleiinhapete ja auksiini ainevahetuse vahekorra muutmisega näitavad sisemiste tingimuste suurt osa regeneratsioonis, kuid neidki ei saa nimetada veel regeneratsiooni põhjusteks.

Põhjust tuleb otsida nende tegurite hulgast, mis määravad regeneratsiooniprotsessi olemuse, sõltumatult selle konkreetsest avaldumisvormist, s.t. sõltumatult konkreetsetest sise- ja välistingimustest (geneetilistest ja füsioloogilis-morfoloogilistest iseärasustest,

niiskusest, valgusest, temperatuurist jne.). Konkreetsed tingimused determineerivad vaid regeneratsiooni kui niisuguse avaldumise, tema nähtumuse. Regeneratsiooni põhjust ei saa samastada ühegi tingimusega ega ka kogu tingimuste kompleksiga, nii nagu olemust ei saa samastada nähtumusega. Kuid regeneratsiooni põhjus ei seisa ka eraldi tingimustest, nende kõrval, vaid moodustab nende tuuma.

Regeneratsiooniõpetuse ajalugu näitab kujukalt seost regeneratsiooni olemuse ja põhjuse mõistmise vahel. Vastavalt sellele, kuidas on ühe või teise teadlase poolt käsitletud regeneratsiooni olemust, on otsitud ka põhjust. Regeneratsiooni mõistmine normaalse eluprotsessina või kitsalt-patoloogilise nähtusena on viinud teadlasi erinevatele teedele regeneratsiooni põhjuste otsimisel.

Need, kes näevad regeneratsioonis eelkõige ebanormaalset kasvu ja kudede vohamist, pööravad kausaalsete seoste otsimisel peamise tähelepanu rakkude jagunemist pidurdavatele või soodustavatele, lokaalse iseloomuga faktoritele. Määravaks peetakse jagunevate rakkude endi morfoloogilis-füsioloogilisi omadusi. Nimetatakse naaberkudede toimet, haava- ja kasvuhormoonide mõju.

Mitmed autorid toovad esile juhtkoe erilise osa rakkude jagunemise esilekutsumisel ja regeneratsiooni

koha määramisel (Dore, Williams, 1956; Hengst, 1959; Jablonski, Skoog, 1954). F. E. Lehmann (1961) rõhutab basofiilsete, tsütoplasmarikaste rakkude osa mitoosis ja regeneratsioonis üldse. Ta väidab, et valkude ja morfogeneesi vahel valitseb suurem seos, kui arvatakse. Püütakse eraldada aineid, mis stimuleerivad või pidurdavad rakkude jagunemist ja sellega ka regeneratsiooni (Heilbrunn, Wilson, Harding, 1951; Libbert, 1957; Туманишвили, 1958). Sagedasti täidavad stimuleerivat ülesannet mitmesugused kudede ekstraktid, eriti traumaatiliste kudede omad. Traumaatilise stimulatsiooni kohta on avaldatud palju arvamusi ja kirjutatud hulgaliselt töid (Bloch, 1941; Keller, 1957; Кренке, 1950; Молотковский, Поруцкий, 1951 jt.). Ei ole kahtlust, et haavaärritus võib esile kutsuda rakkude jagunemise. Ei ole kahtlust, et regeneratsiooni eelduseks on häired, mis tekivad organismis või organis teatud osade kaotamisel või isoleerimisel, morfoloogilise või füsioloogilise vigastuse tagajärjel. See ei anna aga veel õigust lugeda vigastust regeneratsiooni põhjuseks, nagu seda mitmed autorid otseselt või kaudselt teevad. Võiks meelde tuletada E. Küsteri (1903) sõnu: "Kuigi me sageli võime eksperimentaalselt mõnd nähtust esile kutsuda, ei ole meil veel ettekujutust selle tõelistest põhjustest. Näiteks on teada, et kallus tekib pärast vigastamist, kuid mõjuvatest faktoritest ei ole selle-

ga vähimatki öeldud. Vigastuse tagajärjel aurab rohkem vett paljastatud pinnalt, muutub osmootne rõhk rakkudes ja kudedes. Mõju avaldavad purustatud rakkudest vabanenud keemilised ained, samuti välistingimused. Me ei tea, milline neist faktoritest kõige tähtsam on ja kas kõige olulisem tingimus veel leidmata pole."
E. Küsteri sõnad iseloomustavad hästi olukorda, millesse satub iga uurija, kes regeneratsiooniga tegeleb. Eksperimentaatori ees avaneb keeruline nähtuste ja faktorite rida, kus on raske eraldada põhjust tagajärjest, veel raskem - põhjust üldisest tingimuste kompleksist. "Regeneratsiooni põhjuste kohta ei ole faktilisi andmeid, on ainult arvamusi", kirjutab N. P. Krenke (Крэнке, 1950).

Üsna sageli, eriti varasemas kirjanduses kohtame arvamusi toitainete määravast osast regeneratsioonis. Mitmed autorid peavad toitainete kuhjumist primaarseks regeneratsiooniärrituseks. Nii märgib M. C. Carlson (1929), et pistikute juurdumine sõltub varutärklise sisaldusest. A. McMartin (1933) kirjutab: võsupungad tekivad leherootsu ja lisajuure kokkupuute kohal, s.o. kohal, kus lehest allapoole liikuvad ained kohtavad juurest ülespoole liikuvaid aineid. Toimub toitainete kogunemine, suureneb surve ümbritsevatele kudedele ja tekib vajadus ulatuslikuma juhtsüsteemi järele. Toitainete hulga tähtsusele viitavad oma töödes veel K. Goe-

bel (1905), J. Janse (1925), J. Loeb (1917), S. Simon (1904) jt. J. Janse lisab siiski selgitavalt, et toitainete vool ei määra ära, mis peab tekkima ja kas üldse midagi peab tekkima, aga kui midagi tekib, siis seal, kus vajalik toitainete vool esineb. Mitmed autorid viitavad C/N suhte tähtsusele regeneratsioonis (Reid, 1926; Smith, 1927^{a} jt.).

Selle teooria vastased (Behre, Nemec, Plett, Winkler) rõhutavad, et toitained suunduvad sinna, kus toimub uute organite moodustumine, ja mitte vastupidi.

Rida autoreid pooldab regeneratsiooni hormonaalset teooriat, s.t. seletab regeneratsiooni mitmesuguste kasvuhormoonide seisukohalt (Czaja, 1931; Dore, 1956; Fischnich, 1939; Warmke, Warmke, 1950 jt.). Warmke tuleb näiteks järeldusele, et regeneraatide diferentseerumine on auksiinisisalduse funktsioon.

Võiks veel nimetada seisukohta, mille järgi vigastus kõrvaldab kudede pinge, vaba lõikepinna poolt kaob rõhk sisemistele rakkudele ja see kutsub esile rakkude jagunemise lõikepinna suunas. Selliste mehhaaniliste laadi põhjustega seletab haavakoe teket näit. P. Schürhoff (1906). Vastupidise, teleoloogilist laadi väljendusega esineb N. A . Ljubinski (Любинский, 1957), kes kirjutab, et juurte tekke kutsub pistikutel esile eluline vajadus - veepuudus.

Mitmed autorid rõhutavad polaarsuse osatähtsust

regeneratsiooniprotsesside esilekutsumisel (Bünning, 1955b; Sinnott, 1960; Vöchting, 1904). E. Bünning'i arvates avaldub polaarsuse mõju kasvuhormoonide vastava jaotuse kaudu. Esimeseks sammuks regeneratsiooni esilekutsumisel on seni stabiilse polaarsuse kõrvaldamine. Polaarsus seisneb polaarses plasmastruktuuris, s.t. valguahelate polaarses paigutuses protoplasti ülemistes kihtides. Alles siis, kui haavakoes uuesti kujuneb polaarne plasmastruktuur, algab regeneraatide diferentseerumine.

Seniöeldust võiks teha järgmise kokkuvõtte. Haava- ja kasvuhormoonide toime, toitainete kuhjumine, lokaalsed muutused kudede pinges ja plasma polarisatsioonis - need kõik kujutavad endist tegureid, mis rakkude jagunemise reguleerimise kaudu suuremal või vähemal määral regeneratsiooniprotsessi determineerivad. Nende tegurite uurimine oli ja on praegugi veel vajalik. Kuid on ilmne, et nende põhiliselt lokaalset laadi teguritega regeneratsiooni olemust ei seleta. Nende taga peavad asuma üldisemad, sügavamad põhjused. Üldise iseloomuga põhjusi on otsitud regeneratsioonile need, kes käsitlevad regeneratsiooni olemust laiemas tähenduses - kui üht osa üldisest morfogeneesist. Erlinghageni (1957) sõnade järgi on siin tegemist ühe bioloogia põhiküsimusega - diferentseerumisnähtuste algpõhjustega. Nii embrüonaalse arengu algul kui ka

regeneratsioonis seisab organism sama ülesande ees - tekitada geneetiliselt ühesugustest rakkudest eri liiki rakud ja koed. Regeneratsiooni käsitlemine üldise morfogeneesi seisukohalt võib meid ainuüksi lähendada selle nähtuse põhjustele ja sellega ka olemusele.

Kõige rohkem on regeneratsiooni olemuse ja põhjuste mõistmisele kaasa aidanud need autorid, kes ei ole piirdunud oma järeldustes üksikute struktuurset ja funktsionaalset laadi faktorite märkimisega, vaid on püüdnud nende taga näha organismi kui tervikut, kui süsteemi. Elusorganism on keeruline süsteem, mille üksikud osad nii terviku kui üksteise suhtes keerulistes funktsionaalsetes ja struktuursetes seostes asuvad. Need seosed kujutavad endist I. I. Schmalhauseni (Шмальгаузен , 1938) sõnade järgi individuaalse arengu põhilisi faktoreid, tänu millele sügoodist tekib plaanipäraselt ehitatud organism, mitte kudede ja organite juhuslik kaos. Bioloogilises süsteemis väljenduvad kausaalsed suhted eelkõige korrelatsiooni vormis. Enamikul korrelatsioonidel on see juures regulatoorne iseloom. Organisatsiooni taseme tõusuga evolutsiooni jooksul süsteemdeterminatsioon pidevalt kasvab.

Korrelatsiooni probleemile on paljud autorid üsna lähedale jõudnud või vähemalt aimanud korrelatsiooni olulist osa regeneratsiooni esilekutsuvate jõudude seas (Behre, 1929; Burns, Hedden, 1906; McCallum, 1905;

Erlinghagen, 1957; Goebel, 1905; Дубровицкая, 1953; Кренке, 1950; Токин, 1959 jt.). Enamik neist arutleb järgmiselt: vigastuse ja isoleerimise puhul vabanevad rakud normaalsest korrelatsioonist ja selle tulemusena ilmneb neile sisemiselt omane totipotentsus - de- ja rediferentseerumise võime. Rõhutatakse korrelatsiooni pidurdavat iseloomu. Nii märgib McCallum (1905), et taimede arengus toimub ainult vähesel määral kasvamist, rohkem esineb olemasolevate potentsiaalide pidurdamist. Ka regeneratsiooni aluseks ei ole McCallumi arvates mingisuguste uute faktorite või ainete moodustumine, vaid teatud olemasolevate faktorite vabanemine pidurdusest. Seetõttu ei olegi regeneratsiooninähtustes oluline toimuva kasvu uurimine (põhjused on samad, mis normaalse kasvu puhul), vaid sellise kasvu mittetoimumise põhjuste uurimine normaalselt kasvavas taimes.

Korrelatiivse pidurduse allikaks loetakse taime kasvavaid osi, eelkõige kasvukuhikuid.

Erlinghageni (1957) järgi seisneb kasvukuhikuist kulgev korrelatiivne mõjustamine embrüonaalsete rakkude arenemispotentsiaalide allasurumises ja kindla funktsiooniga püsirakkude moodustumises. Korrelatiivse mõjustuse mehhanismi kohta avaldatud arvamused kannavad erinevat iseloomu. Paljud autorid mõistavad seda kui toitainete, vee või hormoonide suunatud liikumist (Burns, Hedden, 1906; Bünning, 1955[b]; Goebel, 1905;

Wetmore, Wardlaw, 1951). Erineva seisukohaga esineb McCallum (1905), kes väidab, et korrelatiivne seos ei seisne toitainete või vee jaotuses ega kasvuainete liikumises, vaid mingisuguses mõjustuses, mis toimib protoplasmaatilise pidevuse kaudu.

Seega võib eespooltoodu põhjal öelda, et regeneratsiooni esilekutsumisel omavad määravat tähtsust kaks momenti: normaalsest korrelatsioonist vabanemine ja rakkude totipotentsuse avaldumine. Kui lähemalt järele mõelda, ei erine see esialgu nii vastuvõetavana tunduv põhjuslik seos kuigi palju eespool kirjeldatud mehhaanilist ja lokaalset laadi põhjustest. Regeneratsiooni aluseks ei loeta mitte süsteemi koos vastavate korrelatiivsete seostega, vaid korrelatsioonist vabanemist, mitte terviku reaktsiooni, vaid üksikute rakkude individuaalseid omadusi (totipotensust). Arusaadavalt ei toimu regeneratsiooni, taastumist enne, kui tekib võimalus millegi taastumiseks, s.t. kui vigastuse tulemusena katkevad normaalsed korrelatiivsed seosed. Et korrelatsioonidest vabanemine teeb võimalikuks regeneratsiooni (annab võimaluse selle toimumiseks), see ei tähenda veel, et korrelatiivsete seoste katkemine oleks regeneratsiooni vahetu põhjus.

Vaatame veelkord lähemalt <u>rakkude totipotentsuse</u> küsimust, millele regeneratsiooniprobleemides nii palju tähelepanu osutatakse. "Iga üksik rakk taimekehas

on totipotentne, aga mitmesugused korrelatiivsed suhted ja kaugeleulatuv diferentseerumine võivad selle reproduktsioonivõime realiseerimist raskendada või hoopis võimatuks teha." (Hagemann, 1931). "Iga elus rakk on potentsiaalselt meristemaatiline" (Eames, MacDaniels, 1947). "Enamik taimerakke, võib-olla kõik, on võimelised teatud tingimustel embrüonaalseks muutuma, neid piiravad korrelatiivsed faktorid" (Sinnott, 1960). "Elus rakk ei ole pöördumatult determineeritud" (Sterling, 1951). "Enamikus diferentseerunud rakkudes võib vigastamise teel esile kutsuda dediferentsiooni" (Bloch, 1941). "Potentsiaalselt on iga rakk võimeline meristemaatiliseks kasvuks ja sellele liigile iseloomulike rakuorganisatsioonide tekitamiseks" (Priestley, Swingle, 1929). "Teoreetiliselt on iga somaatiline rakk võimeline uut taime tekitama" (Goebel, 1902), jne. jne. Sarnaseid väljendusi leidub peaaegu igas regeneratsiooniprobleemi käsitlevas töös ja ei ole mingit vajadust neid ümber lükata, rakkude potentsiaalseid võimeid eitada. Küsimus vajab kaalumist teisest aspektist: kas kujutab rakkude totipotentsus endast regeneratsiooni määravat põhjust.

Enamik varasematel aastatel ilmunud töid piirdub rakkude totipotentsuse nimetamisega ega püüagi analüüsida selle olemust. Selles mõttes pakub huvi K. Linsbaueri (1925) artikkel, milles autor väidab, et rak-

kude "potents" ei ole midagi muud kui "idioplasmaatiline alge", mis organismi kõikides elementides ühesugune on. Kui tollele ajale iseloomulik, kohmakas väljendus "idioplasmaatiline alge" tõlkida kaasaegsesse keelde, tähendaks see pärilikku alust, genotüüpi. Rakkude totipotentsuse aluseks on nendes sisalduv geneetiline informatsioon ja see on kõikides keharakkudes põhiliselt ühesugune (kui mitte arvestada somaatilisi mutatsioone). Järelikult omandab eespool tõstetud küsimus järgmise kuju: kas võib rakkudes sisalduvat geneetilist informatsiooni regeneratsiooni põhjuseks lugeda?

Me teame, et organism kujutab endast teatud liikuvat tasakaalu pidevalt muutuvais keskkonnatingimustes. Mitmesugused regulatsioonimehhanismid tagavad organismide eksisteerimise piirides, mis reeglina ei ületa neile pärilikkusega kaasa antud reageerimise norme. Orgaaniline vorm kujuneb välja sisemiste geneetiliste potentsiaalide ja keskkonna konkreetsete tegurite koostoime tulemusena. Orgaanilist vormi võime nimetada spetsiifiliseks reaktsiooniks spetsiifilisele keskkonnale. Vigastuse korral tekivad selles tasakaalus suuremad või väiksemad häired, sõltuvalt vigastuse ulatusest. Regeneratsiooni tulemusena tasakaal taastatakse. Regeneratsioon ei ole midagi muud kui selle liikuva tasakaalu taastamine, mille nähtavat avaldust kujutab endast orgaaniline vorm. Regeneratsioon on üks

orgaanilise vormi tekkimise viise, üks morfogeneesiprotsesse. Regeneratsiooni põhjusi tuleb otsida sealt, kus peituvad orgaanilise vormi tekke põhjused üldse.

Vormikujundavaist faktoreist teame veel üsna vähe, nagu seda õieti märgib E. Bünning (1955[b]). Võime öelda, et arvukad faktorid üksteist vastastikku mõjustavad ja selle vastastikuse mõjustamise tulemuseks on spetsiifiline vorm. Seejuures peame aga nõustuma E. Sinnott'iga (1960), kes väidab, et korrelatsioonidega on vähe ära öeldud, see on ainult faktide kirjeldus.

Oluliseks momendiks morfogeneesiprotsessides on kasvu jaotus, kasvuprotsesside suhteline suund. Viimane seostub rakkude jagunemise suunaga. Rakkude jagunemise suund ei olene aga ainuüksi jagunevast rakust, vaid tõenäoliselt kogu organist. Regeneraadid saavad küll alguse vähestest "initsiaalrakkudest" , kuid regeneratsioon ei kujuta endast ainuüksi nende rakkude reaktsiooni. Morfogeneesi tegurid ei piirdu raku tasemega. Morfogenees haarab organismi tervikuna. Nii kasvu kui ka diferentseerumist reguleerivad tegurid, mis tulenevad organismi kui terviku süsteemist. Morfogeneesi põhiliseks probleemiks ongi nende regulaatorite ja asümmeetriliste stiimulite kindlakstegemine, mis determineerivad kasvu ja diferentseerumist.

Organismi kõikidel arenguastmetel etendavad olulist osa geneetiliselt kontrollitavad biokeemilised

ja füsioloogilised protsessid. On selge, et ka morfogeneesi protsesside taga seisavad pidevalt geneetilised faktorid, mis määravad ära, mis peab tekkima, ja annavad vastava informatsiooni realiseerivatele süsteemidele. Et aga morfogeneesi protsesse ei määra ainult geneetilised tegurid, sellega nõustuvad kaasaegsed väljapaistvamad morfogeneesi uurijad (Goss, 1961; Sinnott, 1960; Steward, Mohan Ram, 1961). Geneetiliste faktorite kõrval toimivad veel nn. mittegeneetilised mehhanismid, millele antakse mitmesuguseid nimetusi: keemilised regulaatorid (Steward, 1961), abimehhanismid (Goss, 1961), epigeneetiline süsteem (Waddington, 1957), morfogeneetiline korrelatsioon (Шмальгаузен, 1938) jne. Võrdselt mõttetu oleks geneetilist või mittegeneetilist tegurit esiplaanile tõsta või arvestusest välja jätta. Kõik rakud sisaldavad potentsiaalselt kõiki morfogeneesi realiseerumiseks vajalikke geneetilisi faktoreid, kuid nende faktorite tegevusse lülitumine sõltub millestki muust. "Lülitustahvel" asub rakutasemest kõrgemal. Jaguneva rakutuuma DNH-s kodeeritud informatsioon võib suunata kasvu ja diferentseerumise protsessi, kuid ta ei pane seda liikuma, nagu ütlevad F. Steward ja H. Mohan Ram (1961). See tähendab, et geneetiliste mehhanismide kõrval toimivad veel teatud regulaatorid, mis suunavad rakkude kasvu ja arengut ning milliseid omakorda kontrollitakse organismi kui terviku poolt.

Kaasaegset bioloogiat iseloomustab püüe taandada kõik molekulaarsele tasemele. Tuleb nõustuda Steward'i ja Mohan Ram'i sõnadega, et morfogeneesi võib mõista ainult siis, kui seda tehakse kõrgemal tasemel - organismi tasemel.

Mittegeneetilised regulaatorid, mille abil geneetiline instruktsioon spetsiifiliseks efektiks muudetakse, ei kujuta endast mingit autonoomset süsteemi, vaid alluvad omakorda geneetilisele kontrollile. Geneetiline informatsioon piirab nende reageerimise määra. Teiste sõnadega, meil on tegemist põhjusliku seosega tagasisideme vormis. Autori arvates võiks morfogeneesi põhjustavaid tegureid nimetada ühe mõistega - morfogeneetiline informatsioon. Morfogeneetiline informatsioon haaraks nii geneetilistest kui mittegeneetilistest süsteemidest tulenevat informatsiooni.

Ei rakk ega organism kujuta endast suletud süsteemi. Vormi kujundamise protsessi lülitub aktiivselt keskkond. Keskkond mõjustab morfogeneesi eelkõige mittegeneetiliste faktorite vahendusel.

Kui nüüd regeneratsiooni juurde tagasi pöörduda, siis tuleb rõhutada, et regeneratsioon ei ole lihtsalt orgaanilise vormi kujunemine, vaid orgaanilise vormi taastumine, elusale omase liikuva tasakaalu taastumine antud süsteemile ebaharilikes tingimustes. Regeneratsioon ei ole patoloogiline kasv, ebanormaalne kudede

vohamine, ei ole ka mingi "tahe elada" või salapärane tung terviklikkuse suunas, vaid antud organismile omase morfogeneetilise informatsiooni realiseerumine ebaharilikes tingimustes, mis siiski ei ületa geneetiliselt piiratud reageerimise norme. Regeneratsioon ei ole korrelatsioonist vabanenud totipotentsete rakkude autonoomse tegevuse tulemus, vaid elusa süsteemi spetsiifiline reaktsioon konkreetsete tingimuste kompleksile. Regenereeruvate kudede ja organite kujunemiseks vajalik geneetiline informatsioon sisaldub igas üksikus rakus, kuid seda võib võrrelda raamatukoguga, milles peituvad teadmised realiseeruvad alles vastavate raamatute väljavalimisel ja kasutamisel,kusjuures kasutajate oskus valida on eelnevalt kujundatud nendes samades raamatutes peituvate teadmiste alusel. Regeneratsiooni käigus saavad "valijateks" mitmesugused mittegeneetilised regulaatormehhanismid, millised toimivad nii raku, organi kui organismi tasemel. Regeneratsiooniks vajaliku morfogeneetilise informatsiooni ja selle realiseerumise vahel asub pikk ja keeruline lülitavate, teostavate ja mõjustavate süsteemide rida, mis määrab ära regeneratsiooniprotsesside iseloomu igal konkreetsel juhul. Nad määravad regeneraatide hulga ja kvaliteedi, regeneratsiooni alguse ja lõpu. Selle vahendajate ahela kaudu mõjustavad regeneratsiooniprotsessi mitmekesise sise- ja välistingimused (mitmesugused ainevahetusprotsessid, naaberkudede

toime, vigastumise tulemusena vabanenud produktid, eaga seotud muutused, temperatuur, niiskus, valgus, toitekeskkond jne.). Sõltuvalt tingimustest toimub terviku, s.t. antud tingimustega tasakaalus oleva orgaanilise vormi taastumine täielikult, osaliselt või ei toimu üldse. Siit tuleneb ka regeneratsiooniprotsesside suunamise võimalus vastavate tingimuste reguleerimise abil. Me suudame seda esialgu teha ainult vahendavate mehhanismide rea ärmiste, välimiste lülide kaudu ja seetõttu piiratud määral. Mida lähemale suudame aga tungida informatsiooni allikale, seda suuremaks muutuvad meie võimalused orgaanilise vormi kujundamise osas.

Kokkuvõtteks tuleb öelda, et regeneratsiooni kui niisuguse põhjuste tunnetamine on sama sügav ja keeruline protsess kui regeneratsiooni olemuse mõistmine. Mida rohkem koguneb meil teadmisi, seda sügavamale olemusse suudame me tungida. Seetõttu ei olegi õigust rääkida regeneratsiooni põhjustest ja olemusest üldse, vaid kaasaegsele teadusliku tunnetamise tasemele vastavast olemusest ja põhjustest.

Autori arvates tuleks regeneratsiooni käsitleda elusale omase üldise autoreproduktsioonivõime spetsiifilise avaldusena vigastuse tingimustes. Terve, normaalse organismi ontogeneesiprotsess eeldab geneetiliste ja mittegeneetiliste tegurite vastavust, mis on välja kujunenud pikaajalise evolutsiooni jooksul ning mis

viib antud tingimustega kõige paremini kohastunud orgaanilise vormi väljakujunemisele. Vigastuse puhul tekivad häired antud organismile omaste geneetiliste ja mittegeneetiliste süsteemide korrelatiivsetes seostes, tekib vastuolu olemasoleva geneetilise informatsiooni ja selle sisemiste realiseerimistingimuste (mittegeneetilise süsteemi) vahel. Vigastuse tulemusena tekivad häired eeskätt mittegeneetilises süsteemis.

Kui vigastused on liiga suured, omandab vastuolu antagonistliku iseloomu ja regeneratsiooni ei toimu.

Täielik vabanemine senistest korrelatiivsetest seostest ei vii iseendast uue vormi tekkeni. Paremal juhul võib moodustuda ainult vormitu orgaaniline mass - diferentseerumisvõimetu haavakude. Kui aga mittegeneetilise süsteemi terveksjäänud seosed suudavad geneetilisele informatsioonile pakkuda vajalikku lisainformatsiooni terviku moodustamiseks (luua vajalikku fooni), toimubki orgaanilise vormi taastumine, regeneratsioon. Mittegeneetilise süsteemi seoste küllaltki suure labiilsuse tõttu võivad sellises vormitekke protsessis esineda märgatavad kõrvalekaldumised ja kompensatsioonid (lähtekudede asendumine, asukoha muutus jne.).

Mida kujutab endast konkreetselt vigastumise tulemusena tekkiv vastuolu geneetilises ja mittegeneetilises süsteemis, sellele küsimusele saavad vastuse anda vaid konkreetsed tsütoloogilis-histoloogilised, biokeemilised,

tsütokeemilised, biofüüsikalised jt. uurimused tunduvalt sügavamal tasemel, kui seda seni on tehtud.

B. Regeneraatide lähtekoed. Kalluse osa regeneratsioonis

Et lähemale jõuda sellele üldisele informatsioonifaktorile, mis tekitab sisalikule uue saba, taastab dekapiteeritud lina hüpokotüülist uue taime või moodustab paarist somaatilisest rakust terve organismi, selleks peab täpsemalt tundma informatsiooni ülekandmise esimesi lülisid, selle realiseerumise esimesi etappe ning seda ei saa teha ilma lähtekudede täpse eraldamise ja tundmiseta.

Taimeorgani või terve organismi taastumine saab tavaliselt alguse mõningatest vähestest rakkudest. On tavaks saanud rääkida regeneraatide "lähtekoest". Regeneratsiooniprotsessi "hällini", s.t. regeneraatide lähtekoeni püüab tungida iga teadlane, kes regeneratsiooniprobleemidega tegeleb. Kuivõrd see õnnestub, oleneb kasutatud uurimismeetodite täpsusest ja vaatleja kogemustest. Regeneraatide lähtekudede kohta avaldatud kirjanduses leidub sama palju erinevaid arvamusi kui arvamuste avaldajaid. Lahkuminekud ja vasturääkivused erinevate autorite töödes ei räägi selle probleemi tundmise kasuks.

Siinjuures tuleb veel tähelepanu juhtida ühele asjaolule. Lähtekudesid ei tohi samastada lähtematerjali mõistega. Lähtekude on piirkond, kus esimesena täheldatakse rakkude aktiveerumist regeneraadi tekkeks (nn. "initsiaalrakud"). Regeneraadi väljakujunemisest võtavad aga osa mitmed koed ka "initsiaalrakkude" naabrusest. See teeb arusaadavaks asjaolu, et paljudel juhtudel nimetatakse lähtematerjalina korraga mitut kude (näit. kambium koos floeemi- ja kimbutupe rakkudega, epidermis koos subepidermaalse parenhüümiga jne.).

Rida autoreid ei püüagi täpsemalt piiritleda regeneraatide lähtekudesid. Piirdutakse üldiste viidetega juhtkimbule ja seda ümbritsevale parenhüümile (Behre, 1929; Hagemann, 1931). Vaidlused sellest, kas adventiivjuured tekivad juhtkimbu enda rakkudest või juhtkimbuga piirnevaist tuperakkudest, tulevad A. Hagemanni arvates sellest, et puudub terav piirjoon juhtkimbu ja teda ümbritseva parenhüümi vahel.

Suurem osa autoreid püüab siiski regeneraatide lähteala täpsemalt piiritleda, nimetades kord ühtesi , kord teisi konkreetseid kudesid. Selles lähtekudede loetelus võime leida peaaegu kõikide taimekudede nimetusi. Nii peetakse adventiivjuurte lähtekudedeks <u>peritsüklit</u> (Carlson, 1929; McMartin, 1933; Priestley, 1926; Taylor, 1927; Wilcox, 1955; Дубровицкая и Баранова, 1949), <u>kambiumi</u> (Erlinghagen, 1957; Priest-

ley and Swingle, 1929; A. I. Smith, 1936; E. P. Smith, 1927[a]; Sterling, 1950; Баранова, 1947; Правдин, 1938), floeemi (Beals, 1923; Carlson, 1929), kooreparenhüümi (Wolfe, 1934; Правдин, 1938), säsikiiri (Crooks, 1933; Gregory and Samantaray, 1950), epidermist (Beals, 1923; Swingle, 1940; McVeigh, 1938) ja kallust (Figdor, 1918; Graham, 1933; Isbell, 1931; Janse, 1925). Adventiivpungade lähtekudede suhtes valitseb samasugune arvamuste mitmekesidus. Lähtekudedena nimetatakse epidermist (Bain, 1940; Crooks, 1933; McVeigh, 1938), kambiumi (Graham and Stewart, 1927; Sterling, 1951; Баранова, 1947), floeemi (Sinnott, 1960; Василевская, 1937), fellogeeni (Priestley, 1926). Kõige sagedamini peetakse adventiivvõsude tekkekohaks kallust (Adams, 1924; Esau, 1960; Figdor, 1918; Sterling, 1950; Taylor, 1927; Гулканян, 1937; Дубровицкая, Баранова, 1949). Sageli osutuvad adventiivvõsude tekkekohaks pistikuil eelnevalt tekkinud adventiivjuurte koed (Gorham, Landes, 1945, McMartin, 1933). A. Hagemann (1931), andes ülevaate lehtpistikute regeneratsiooni käsitlevast kirjandusest, märgib ära kolm võsupungade tekkekohta: epidermis ja subepidermis, 2) põhiparenhüüm, 3) kallus. Ei saa märkimata jätta, et erinevaiks osutuvad mitte ainult arvamused erinevate objektide lähtekudede suhtes, vaid ka arusaamised regeneraatide lähtekudedest ühel ja samal objektil.

Sellisest lähtekudede pikast loetelust võib järeldada nii seda, et regeneratsiooni lähtekoed võivad erinevatel taimedel erineda, kui ka seda, et lähtekudede kindlakstegemisel ei ole alati kasutatud küllalt usaldusväärseid meetodeid.

B. P. Tokin (Токин, 1959) avaldab arvamust, et tuleb loobuda mingi ühtse skeemi otsimisest rakulise materjali päritolu kohta erinevate organismide regeneratsioonis. Loomade regeneratsiooniprotsessides tekib uute kudede moodustumiseks vajalik materjal ühel juhul nn. "tagavararakkude" (embrüonaalsete, indiferentsete) arvel, teisel juhul - mitmesuguste kudede dediferentseerumise tulemusena. Autor lisab, et nende kahe viisi vahel puudub terav piir - dediferentseeruvad eelkõige vähespetsialiseerunud rakud.

Ülaltoodud arutlus loomariigi kohta leiab suuremal või vähemal määral rakendamist ka taimeriigi suhtes. Ka siin ei ole vaja otsida mingit ühtset regeneratsiooniskeemi ega üleüldist, kõikidele taimedele omast regeneraatide lähtekude. Tuleb nõustuda sellega, et elusa looduse mitmekesidus on vajutanud oma pitseri ka regeneratsiooniprotsesside iseloomule ja lähtekudede liigile erinevates organismides. Regeneraatide teke võib saada alguse nii diferentseerunud kui diferentseerumata koest. See ei tähenda aga veel, et puuduvad igasugused üldised seaduspärasused regeneratsioonis ja

eriti selle lähtemomentides, lähtekudedes. Seetõttu pühendati antud töös küllaltki suurel määral tähelepanu regeneraatide lähtekudede kindlakstegemisele.

Regeneratsioonist osavõtvate kudede mitmekesidus näitab, et selle nähtuse olemust ei määra üksikute kudede spetsiifika, vaid see peitub milleski üldisemas, milleski sügavamas. Regeneratsiooni olemus ületab koe ja organi taseme, ulatub organismi tasemele. Kuivõrd väikest osa etendab regeneraatide moodustumisel lähtekudede spetsiifika, seda loeme välja kas või faktist, et sama kude võib olla lähtealaks nii adventiivvõsude kui -juurte tekkimisel (Beals, 1923; Esau, 1960; Кастырова, 1953). Lähtekude iseendast ei taga regeneratsiooniprotsessi vallandumist ega määra selle kulgemist. Sellest hoolimata saavad teatud taimedel teatud tingimustes ainult teatud rakud ja koed regeneratsiooni lähtealaks. Võib tekkida küsimus: miks? Sagedased tähelepanekud viitavad näiteks sellele, et võsupungad tekivad enamasti eksogeenselt (välimistest kudedest ja koekihtidest), juurealgmed - endogeenselt. Tähendab, regeneraadi iseloomu ja vastava koe spetsiifika vahel on mingisugune seos. Mingisugune seos esineb ka regeneraatide lähtekoe ja regenereeruva organi tüübi vahel. Nii kirjutab näit. G. Taylor (1927), et vars- ja juurpistikutel tekivad võsupungad kambiumist või peritsüklist, lehtpistikutel - kallusest. Juur- ja lehtpisti-

kutel tekivad adventiivjuured peritsüklist, varspistikutel - kambiumist. Lähtekoed varieeruvad ka seoses regenereeruva organi vanusega (Esau, 1960; Wilcox, 1955 jt.). Näit. K. Esau kirjutab, et noortes vartes tekivad adventiivsed juured harilikult interfastsikulaarses parenhüümis, vanemates vartes - kambiumilähedastes säsikiirtes.

Kirjanduse andmete ja katsetulemuste võrdlemise tulemusena pooldab autor nn. "ökonoomsuse" printsiibi rakendamist regeneraatide lähtekudede suhtes. Regeneratsiooniprotsessides taastatakse kaotatud osad eelkõige diferentseerumata (kambium, fellogeen) või vähediferentseerunud (peritsükkel, esimesed floeemiderivaadid) kudede arvel. Põhiline ei ole seetõttu üksikute rakkude ja kudede totipotentsus (ümberdiferentseerumis- ja reproduktsioonivõime), vaid nende koht organismi üldises vastastikuste seoste ja suhete süsteemis. Kui regenereeruv organ sisaldab kambiumi, ei suuda ükski diferentseerunud kude temaga võistelda regeneraatide tekitamisel (välja arvatud juhud, kus mingi diferentseerunud kude juba evolutsiooni jooksul on omandanud organogeneesi võime ja ka normaalseis tingimustes, ilma vigastuseta vastavaid organeid tekitab, nagu näiteks epidermis lina hüpokotüülil ja begoonia lehtedel. Koralltomati lehtedel tekivad adventiivjuured vahetus seoses kambiumiga, võililleiehtedel (millistes kambium

puudub) - juhtkimbu vähediferentseerunud parenhüümsete rakkude arvel. Võililles noortest juurtest pistikutel etendab mõlema lõikepinna (apikaalse ja basaalse) regeneratsioonis peamist osa kambium, vananevates juurtes võtab selle funktsiooni osaliselt üle floeemiparenhüüm. Ökonoomsuse printsiibi taga ei ole vaja otsida mingit "tahet" ega eesmärgipärast tegevust. Ökonoomsuse suunas töötab pidevalt looduslik valik. Üha täiuslikum diferentseerumine ja spetsialiseerumine kõikides funktsioonides, üha suurenev efektiivsus kõikides eluprotsessides - need näitajad tähistavad orgaanilist progressi. Sama põhimõte kehtib ka regeneratsioonis: mida väiksemate ümberkorraldustega suudab organism vajaduse korral taastada terviku, seda kindlamini tagab ta oma eksistentsi. Kui võib kahelda üldise regeneratsioonivõime kohastumuslikus iseloomus, siis vaevalt võib seda teha regeneratsiooni konkreetsete viiside suhtes.

Sageli kohtame regeneratsiooniprotsesside kirjeldamisel mõisteid "<u>dediferentseerumine</u>" ja"<u>rediferentseerumine</u>". R. Bloch (1941) iseloomustab dediferentsiooni kui protsessi, mille läbi väljakujunenud, spetsialiseerunud rakud kaotavad oma diferentseeritud iseloomu ja "noorenevad" . Rediferentseerumine kujutab endast dediferentseerunud rakkude struktuurset ja füsioloogilist diferentseerumist. De- ja rediferentseerumine tähendavad teiste sõnadega rakkude totipotent-

suse avaldumist. Ei saa eitada, et regeneratsiooni käigus ümberdiferentseerumine toimub. Raske on anda teistsugust nimetust nähtusele, mille tulemusena parenhüümrakud meristeemseteks muutuvad või floeemiparenhüümist haavapuit tekib.

Enamikul juhtudel ei toimu need "ümbermoondumised" otseselt, vaid nn. haavakoe vahendusel. Regeneratsiooni käigus tekib sageli suurte potentsiaalsete võimetega haavakude, mida nimetatakse kalluseks. Kalluse mõistet kasutatakse regeneratsioonialases kirjanduses väga laialdaselt, kuid selle mõiste sisust on sama palju erinevaid arusaamisi kui regeneratsiooni enda mõistest. Terve rida autoreid on püüdnud anda kalluse iseloomustust (Collette, Gillette, 1955; Erlinghagen, 1957; Korschelt, 1927; Küster, 1903; Wilcox, 1955; Александров, 1943; Дубровицкая, 1953; Кренке, 1950; Хао Шуй, 1959 jt.). Osa autoreid peab kallust suure diferentseerumisvõimega totipotentseks kooks (Isbell, 1930; Küster, 1903; Первухина, 1949), teine osa piirab kalluse funktsioone ainult teatavate kudede ja organite moodustamise võimega (Erlinghagen, 1957; Hagemann, 1931; Дубровицкая, 1953). Erinevused kalluse iseloomustamisel tulenevad suurel määral erinevast lähenemisviisist. Kes rõhutab kalluse lähtekudesid, kes tekkeviise, kes ehitust, kes funktsioone. Nii N. P. Krenke (1950), omistades peamise tähelepanu kalluse tekkimise

viisile ja põhjustele, nimetab kallust haavaärrituste poolt stimuleeritud "organiväliseks" (внеоргановое) moodustiseks, mis tekib rakkude kasvu ja jagunemise teel. I. E. Gluštšenko (Глущенко, 1961) nimetab kallust vigastuse tulemusena mitterakulisest ainest moodustunud uudikmoodustiseks, E. Küster (1903) - vigastuse tulemusena tekkinud homogeenseks parenhüümmassiks. H. Wilcox (1955) mõistab kalluse all kõiki vigastuse poolt esile kutsutud hüperplastilise kasvu teel tekkinud diferentseerumata parenhüümseid kudesid nii haavapinnal kui organi sees. P. Schürhof (1906) rõhutab kalluse iseloomustamisel selle funktsioone. N. V. Pervuhhina (Первухина, 1945) nimetab kallust totipotentseks koeks, mis on võimeline igasuguseks metamorfoosiks, N . I. Dubrovitskaja (1953) - vigastuse tulemusena tekkinud koeks, mis on võimeline teatud tingimustes uusi organeid moodustama. Mõningad autorid, nagu Collette ja Gillette (1955), Erlinghagen (1957), Hao Šui (Хао Шуй, 1959), Janse (1925) jt. ei püüagi anda kalluse määratlust ja asendavad selle pikema kirjeldusega kalluse tekkimisest, ehitusest ja ülesannetest. Kalluse lähtekudedena nimetatakse seejuures peaaegu kõiki kudesid.

Märkimist väärib kalluskoe võrdlemine kasvajatega, gallidega. Mitmed autorid rõhutavad nende moodustiste suurt sarnasust (Magnus, 1918; Riker, 1927; Sylwes-

ter, Countryman, 1933).

Lähtudes kirjanduse andmeist ja teostatud vaatlustest arvab autor, et kallus on teatud tingimustes tekkiv haavakude. Kalluse hulka laiemas mõttes tuleks lugeda kõik vigastuse tagajärjel tekkinud diferentseerumata koed nii lõikepinnal kui ka vigastatud organi sees (nn. "kiil"). Et kalluse moodustamisest võtavad osa erineva diferentseerumisastmega ja erinevate funktsioonidega koed, ei saa kalluses otsida ühtset rakulist ehitust ega ühtseid funktsioone. Erinevad taimeliigid ja -koed tekitavad erinevates tingimustes erineva iseloomuga haavakude. Selle asjaolu unustamine on nii mõnigi kord põhjustanud vastandlikke arvamusi kalluse iseloomustamisel.

Kalluserakud saavad oma tekkel lähtekudedest vastava informatsiooni ja annavad selle edasi neis tekkivatele uudikmoodustistele. Kallus on vahendavaks koeks informatsiooni realiseerumisel, diferentseerunud koe ümberkujunemisel vastavaks võsupunga või haavapuidu algmeks. Antud töö histoloogilistest uurimustest selgub, et suurte parenhüümrakkude poolt tekitatud kallus säilitab suurerakulise ehituse ja on põhiliselt varuainete säilituskohaks. Kambiumi ja floeemi rakkude jagunemise tulemusena moodustub peenerakuline meristeemse iseloomuga haavakude, mis võib olla lähtealaks nii uutele juhtsüsteemielementidele kui ka adventiiv-

setele võsupungadele. Vana kallusemügara pinnalähedastes kihtides võib kujuneda fellogeen, mis on võimeline mõnel juhul võsupungi tekitama.

Juhul, kui sisemised või välised tingimused takistavad kalluse edasist diferentseerumist, piirdub kalluse funktsioon haavapinna katmise ja kaitsmisega. Seda ei tuleks aga lugeda kalluse põhiliseks funktsiooniks.

Kui isoleeritud kallust eraldi kasvatada, on ta edasine areng juba suurel määral predetermineeritud ja sel juhul ei ole tegemist lihtsalt organite tekkega de novo. Mida vanem kallus, seda suuremal määral on ta morfogeneetiliselt determineeritud. See ei tähenda, et ei oleks võimalik vahele segada organogeneesi protsessi isoleeritud kalluses. R. T. Butenko ja Z. M. Jakovleva (Бутенко, Яковлева , 1962) näitavad nukleiinhapete ja auksiini ainevahetuse vahekorra muutmisega suunatud organogeneesi võimalust kalluses. Toitekeskkonna suunavale mõjule viitavad ka Torrey ja Shigemura (1957). Kalluses, nagu teisteski elavates rakkudes sisaldub tunduvalt rohkem morfogeneetilist informatsiooni, kui see konkreetsetes tingimustes realiseerub. Tingimuste reguleerimisega saamegi vahele astuda organogeneesi suunamise protsessi.

C. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse olemusest

Mingi nähtuse olemuse tunnetamisel püütakse kõigepealt kindlaks teha neid tegureid ja seoseid, mis antud nähtust determineerivad, teda ühes või teises suhtes mõjustavad. Mida rohkem me selliseid tegureid teame, mida sügavamalt me nende seost antud nähtusega mõistame, seda suurem võimalus avaneb meil selle nähtuse olemuse mõistmiseks kogu tema mitmekülgsuses. Regeneratsiooni olemuse seisukohalt kerkib ühe sellise determineeriva tegurina esile ontogeneetiline vanus. Koos teiste sise- ja välisteguritega määrab vanus selle, mida me regeneratsioonivõimeks nimetame.

1. Vanuse mõistest ja olemusest

Regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust käsitlevad tööd kannatavad ühe põhilise puuduse all: nendes antud vanuse kriteerium osutub suuremal või vähemal määral ühekülgseks. Niisugune olukord on tingitud meie teadmiste puudulikkusest ontogeneesis toimuvate vanuseliste muutuste sügavama olemuse kohta. Geneetika seisukohalt kujutab ontogenees endast viljastatud munarakku kätketud päriliku informatsiooni realiseerumist vastavais keskkonnatingimustes.

Morfoloogi seisukohalt tähendab ontogenees üksteisele järgnevate struktuuride diferentseerumist. Arengufüsioloogia seisukohalt on ontogenees üksteisele järgnevate biokeemiliste ja füsioloogiliste protsesside ahel, mille võib vastavateks staadiumideks või faasideks jagada. Nii eraldatakse tärkamist, õitsemist, viljumist jne. Et aga siiani puuduvad selgemad ettekujutused ontogeneesi geneetilise, morfoloogilise, arengulisfüsioloogilise või veel mõne teise aspekti omavahelisest seosest, esineb raskusi indiviidide eluea perioodideks jaotamisel. Kõik jaotused kannatavad suuremal või vähemal määral ühekülgsuse all ja sellest puudusest ei ole vabad ka antud töös kasutamist leidnud kriteeriumid.

Antud töös mõistetakse vanuse all neid morfofüsioloogilisi seoseid ja korrelatsioone, mis iseloomustavad organismi igal konkreetsel ontogeneesi etapil. Iga järgnev etapp ontogeneesis (s.t. iga järgnev vanuse aste) kujutab endast geneetilise informatsiooni ja selle seniste realiseerumisproduktide (eelnevatel etappidel kujunenud morfofüsioloogiliste seoste ja korrelatsioonide) vastastikuse mõju tulemust. Selles mõttes on vanus midagi abstraktset. Indiviidi elutsükkel, tema organogenees ei realiseeru ju suletud süsteemina. Organism teatud ontogeneesi etapil (teatud vanuses) ei kujuta endast lihtsalt geneetilise informatsiooni rea-

liseerumise puhast avaldust, ei ole ainult varem tekkinud morfofüsioloogiliste seoste mõju all, vaid allub pidevatele mõjustustele väliskeskkonnast. Teiste sõnadega, ontogeneesi kulgu ei determineeri ainult geneetiline informatsioon ja selle realiseerumise tulemusena tekkinud struktuursed ja funktsionaalsed seosed, vaid veel paljud teised seosed, mis kujunevad organismi ja keskkonna vastastikuse mõjustamise protsessides. Arusaadavalt ei sõltu ka regeneratsioon kui geneetilise informatsiooni realiseerumisel põhinev morfogeneesi protsess ainuüksi vanuse mõistega haaratud korrelatiivsetest seostest, vaid allub paljudele regulatoorset laadi mõjustustele, mis võivad vanuse mõju tugevdada või nõrgendada. Regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust tuleb käsitleda vaid ühena paljudest korrelatiivsetest seostest geneetiliste faktorite poolt otseselt või kaudselt determineeritud morfogeneetiliste korrelatsioonide seas. Et vanus iseendast on abstraktsioon, teatud seoste eraldamine üleüldisest vastastikuste seoste kompleksist, kujutab ka regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse uurimine teatud määral abstraktsiooni, mistõttu ei tohi unustada tulemuste suhtelisust. Ei tohi samastada regeneratsioonivõime vanuselist sõltuvust selle konkreetse realiseerumisega ühel või teisel juhul. Eksimine viimatimainitud tõe suhtes on nii mõnegi uurija pannud kahtlema regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse olemasolus.

2. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse avaldumisest

Antud töö tulemused kinnitavad üldjoontes regeneratsiooniprotsesside vanuselise sõltuvuse olemasolu.

Seoses emataime vanuse muutumisega toimuvad ka muutused taimeosade regeneratsioonivõimes. Varieerub nii regeneratsioonivõime ulatus kui ka iseloom. Me eraldame lehed noorelt, 2 - 3 nädala vanuselt võililleseemikult, paigutame niiskesse liiva ning mõne aja pärast tekivad neil adventiivsed juured ja lehed. Taastub terve organism. Tarvitseb meil eraldada lehti aga 1 - 2 kuu vanustelt taimedelt ja me näeme, et isoleeritud lehed küll juurduvad, kuid adventiivseid võsusid tekitavad vaid erandjuhtudel. Veel vanematel lehtedel kaob ka juurdumisvõime. Idulehtede faasis dekapiteeritud lina hüpokotüülid tekitavad kergesti adventiivvõsusid. Mida vanemaks aga taimed muutuvad, seda väiksemaks muutub hüpokotüüli regeneratsioonivõime, kadudes hoopis generatiivse perioodi saabumisega. Neid nähtusi ei saa teisiti nimetada kui regeneratsioonivõime sõltuvuseks ontogeneetilisest vanusest, east. Kui aga jälgida koralltomati varreosade või võililleljureosade regeneratsiooni, võib regeneratsioonivõime vanuselises sõltuvuses tõsiselt kahtlema hakata. Vanusest tingitud varieerumised regeneraatide tekkimise

kiiruses ja hulgas osutuvad neil juhtudel minimaalseiks ning võivad pealiskaudsel vaatlusel täiesti märkamatuks jääda. Sellega seoses meenub A. Hagemanni (1931) väide, et vanuselisest sõltuvusest olulisemaks tuleb regeneratsioonivõime olemasolu pidada. Kui taim kuulub tugeva regeneratsioonivõimega objektide hulka, regenereerub ta kõikidel ontogeneesi etappidel, ealised iseärasused seda võimet ära ei kaota. See teeb mõnevõrra mõistetavaks nende autorite seisukoha, kes kahtlevad regeneratsioonivõime vanuselises sõltuvuses. Lihtne "ei" või "ja" küsimust ei lahenda, poolt ja vastu toodud faktid veel nähtuse olemust ei seleta.

Töö seisukohalt pakub huvi katseobjektide kohta avaldatud kirjandus andmete võrdlus katsetulemustega. Koralltomati ja võililles osas selles suhtes midagi erilist märkida ei ole, sest nende taimede regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kohta puuduvad kirjanduses andmed. Katsed linaga kinnitavad neid väheseid viiteid, mis selle taime regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse kohta on avaldatud: vanusega langeb lina organite regeneratsioonivõime. Vääristubaka vars- ja lehtpistikute kohta ei saa aga samasugust järeldust teha. Katseandmed erinevad nii Gulkanjani (Гулканян, 1937), Dubrovitskaja (Дубровицкая, 1947, 1953, 1961) kui ka Jevtušenko (Евтушенко, 1947)

tulemustest. Kui Gulkanjan väidab, et dekapiteeritud täiskasvanud, tugevad tubakataimed regenereeruvad paremini kui noored taimed, siis antud töö katseandmed räägivad noorte tubakataimede varreosade tugevamast regeneratsioonivõimest. Siin võib tugineda siiski asjaolule, et dekapiteeritud taimedel regenereeruvad võsud, varspistikutel - juured. Erinev regeneraadi liik võib põhjustada erineva vanuselise sõltuvuse dünaamika. Ilma mõõndusteta tuleb aga nõustuda vasturääkivusega vääristubaka lehpistikute kohta avaldatud kirjandusandmete ja antud töö katsetulemuste vahel. Nii Dubrovitskaja kui ka Jevtušenko väidavad, et kõige paremini regenereeruvad noored, 5 - 10 päeva vanused (või tõusmete faasis lõigatud) lehed. Antud töö tulemused räägivad kõige suuremast juurdumisprotsendist täiskasvanud, vegetatiivsete taimede ülemistel lehtedel. Huvitav on seejuures märkida, et Jevtušenko võrdleb tõusmete faasis eraldatud lehtede regeneratsioonivõimet just lehtede regeneratsioonivõimega täiskasvanud taimedelt enne õienuppude väljakujunemist. Võib arvata, et nimetatud autorid ei osutanud küllalt tähelepanu erinevalt kõrguselt lõigatud lehtede erinevale regeneratsioonivõimele, kuigi nad seda probleemi üldiselt puudutasid. Nii märgib Jevtušenko, et taime ulatuses juurduvad kõige paremini keskmised lehed. Ka viimane seisukoht ei lange ühte antud töö andmetega. Kõige intensiivsemalt regenereeruvad

kõikidel arengufaasidel värvistubaka varre ülemisest osast lõigatud lehed.

Kui eksisteerib regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus, peavad ontogeneesis esinema vastavad regeneratsioonivõime optimumid ja miinimumid. Peab olema võimalik eraldada neid etappe, millal regeneratsiooniprotsessid kõige edukamalt kulgevad, etappidest, millal regeneratsiooniprotsessid kõige väiksema tõenäosusega toimuvad. Taimekasvatuse praktika seisukohalt kujutab nende perioodide kindlakstegemine endast esmajärgulise tähtsusega probleemi. Vegetatiivse paljundamise efektiivsus sõltub suurel määral pistikute eraldamiseks sobiva perioodi leidmisest, optimaalse vanuse kindlakstegemisest. Teoreetiliselt tähendab optimaalse regeneratsiooniperioodi tundmaõppimine nende sisemiste struktuursete ja funktsionaalsete iseärasuste kindlakstegemist, mis on aluseks regeneratsiooniprotsessi vallandumisele ja realiseerumisele ning mille kohta me veel nii vähe teame.

Enamik kirjanduses esitatud andmeist kinnitab seisukohta, mille järgi regeneratsioonivõime tõus ja langus ühtivad tõusu ja langusega kasvuprotsesside intensiivsuses. Kriitiliseks loetakse generatiivse perioodi saabumist. See tähistab regeneratsioonivõime üldist langust, eriti üheaastastel taimedel. Vastupidiseid seisukohti (näit. Евтушенко, 1947) võib peaaegu erand-

likeks nimetada.

Kui nimetatud seisukohalt antud töö tulemusi analüüsida, ei saa mööda minna mõningaist selgitamist vajavaist asjaoludest.

Et teatud taimedel regeneratsioonivõime dünaamika üldiselt kordab kasvuprotsesside dünaamikat ontogeneesis, seda kinnitavad ka antud töö raamides teostatud katsed väristubaka ja linaga. Väristubaka taimede intensiivse kasvuga 3 -4 lehe faasis kaasneb varreosade tugev regeneratsioonivõime vastaval perioodil. Hilisemat ontogeneesi iseloomustab varspistikute juurdumisvõime pidev langus. Samasugust seost kasvu- ja regeneratsiooniprotsesside vahel näeme üldjoontes ka linataimedel.

Hoopis teistsugusele järeldusele viivad katsed koralltomatiga. Regeneraatide tekke maksimum langeb nii hüpokotüüli kui ka lehtpistikute regeneratsiooni puhul generatiivsesse perioodi, mida kaugeltki ei iseloomusta intensiivne kasv. Järeldus: kasv on vajalik nähtus regeneratsioonis, kuid kasvu- ja regeneratsiooniprotsessi vahele ei saa tõmmata võrdusmärki, regeneratsioon ei ole lihtsalt kasvu funktsioon. Samaaegselt võib teha ka teise järelduse: ühe- ja mitmeaastased taimed erinevad oma regeneratsioonivõime ja kasvuprotsesside dünaamika seose poolest. Kujukalt kinnitab seda seisukohta võililll. Võilille lehed kui üheaastase

eaga organid käituvad regeneratsiooniprotsessis nii nagu üheaastased taimed: nende regeneratsioonivõime piirdub lühikese ajaga vegetatiivse kasvuperioodi alguses ja langeb järsult lehtede edasise diferentseerumise käigus. Võililile juur kui mitmeaastane püsiorgan nii tundlikult regeneratsiooni käigus vanusele enam ei reageeri. Esineb mõningane langus regeneratsioonivõimes, eriti adventiivjuurte tekkimise osas, kuid regeneratsioonivõime kadumiseni see ei vii.

Ühe- ja mitmeaastaste taimede regeneratsioonivõime erinevat seost kasvuprotsessidega seletavad erinevused nende üldises morfogeneesis. Üheaastastel taimedel langeb morfogeneesi raskuspunkt ontogeneesi algfaasidele. Morfogeneesifaktorid toimivad ka hilisematel etappidel, kuid tunduvalt väiksemal määral. Regeneratsioon kui morfogeneesi erijuhtum vigastuse tingimustes sõltub nendest samadest faktoritest, mis suunavad normaalset morfogeneesi. Järelikult toimuvad ka regeneratsiooniprotsessid kergemini ontogeneesi algfaasidel.

Üheaastaste taimede elutsükkel läbitakse ühe aasta jooksul. Generatiivne periood valmistab ette taime hukkumist seoses ebasoodsa aastaaja saabumisega. Kogu üheaastaste taimede fülogenees on toimunud selle suunas, et koondada morfogeneetiline aktiivsus elutsükli esimestele etappidele. Vegetatiivne kasv generatiivsel perioodil oleks ebaökonoomne ja kahjulik. Sama tuleb

öelda regeneratsiooni kohta. Mitmeaastastel taimedel kujutab ontogeneesi endast teatud arengutsüklite kordumist. Iga viljumise järel toimub nagu "uuestisündimine", uus tõus morfogeneetilises aktiivsuses. Morfogeneesifaktorite toime ei piirdu ontogeneesi algfaasidega. Kõik see tingib regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse keerulisema vormi mitmeaastastel taimedel. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse dünaamika ei ühtu siin vahetult kasvuintensiivsuse dünaamikaga, selle määramisel etendavad olulisemat osa mingid teist laadi tegurid. See ei tähenda muidugi, et mitmeaastaste taimede regeneratsioonil puudub üldse seos kasvuprotsessidega. Nagu igasugune teine morfogeneesiprotsess ei ole ka mitmeaastaste taimede regeneratsioon mõeldav ilma kasvuta. Kuid kasvu intensiivistumine kujutab ainult üht aspekti üldises morfogeneetilises aktiivsuses ja nii tuleb seda käsitleda ka regeneratsioonis.

Et optimaalne regeneratsiooniperiood ei tarvitse ühtuda intensiivse kasvu perioodiga, seda tõendavad ka katsed vääristubaka lehtpistikutega, milliste regeneratsioonivõime 3 -4 lehe faasis jääb märgatavalt maha ülemiste lehtede regeneratsioonivõimest vegetatiivse kasvu perioodi lõpul, enne õienuppude väljakujunemist. Linataimedel langeb regeneratsioonivõime tunduvalt varem kui lõpeb intensiivse kasvu periood, samuti või-

lillelehtedel. See kõik näitab, et nähtus ei piirdu ainult mitmeaastaste taimedega. Ka üheaastastel taimedel ei saa regeneratsiooni lihtsalt kasvu funktsiooniks lugeda, kuigi nende nähtuste vahel esineb siin tugevam seos kui mitmeaastastel taimedel.

Regeneratsioonivõime optimumi ajaline kindlakstegemine on komplitseeritud küsimus, millele ei saa läheneda mingi standardse skeemi alusel. Teiselt poolt võib aga arvata, et eksisteerivad mingid üldised seaduspärasused ja kriteeriumid optimaalse regeneratsiooniperioodi määramiseks. Meil lihtsalt puuduvad küllaldased andmed niisuguste seaduspärasuste näitamiseks. Mida kujutavad endast vanuselised seosed ja korrelatsioonid ontogeneesi igal konkreetsel etapil ja kuidas lülituvad nad regeneratsiooni realiseerumise protsessi - need on küsimused, milliste lahendamine nõuab veel ulatuslikku uurimist, morfoloogide, füsioloogide ja biokeemikute tihedat koostööd. Põhimõtteliselt peaks aga olema reaalne niisuguse mudeli kujundamine, mis aitaks kindlaks teha regeneratsiooniks kõige sobivamaid perioode taimede ontogeneesis.

Regeneratsioonivõime sõltuvuse kõrval emataime üldisest vanusest väärib senisest suuremat tähelepanu üksikute organite regeneratsioonivõime dünaamika ontogeneesi jooksul. Katsed kinnitavad töö algul avaldatud arvamust: taime üksikute organite regeneratsioonis

ilmneb vanuseline sõltuvus erineval määral ja erineval viisil. Sama taime ühe organi regeneratsioon võib tugevalt vanusest sõltuda, sellal kui teise organi regeneratsioonivõime vanuselistele muutustele peaaegu ei reageeri. Kõige kujukamaks näiteks on siin võililil. Võililile lehtede regeneratsioonile avaldab vanus määravat mõju, juurte regeneratsioon sõltub vanusest väga vähesel määral. Eriti vähe sõltub vanusest juurpistikute ülemise lõikepinna regeneratsioon, s.t. adventiivvõsude teke. Millised oleksid ka nii kontrastselt erineva regeneratsioonivõime ja selle vanuselise sõltuvuse histoloogilised ja biokeemilis-füsioloogilised alused, üldine põhjus peitub võililile kui umbrohu fülogeneesis. Pidevalt on hävitatud võililile maapealseid osi ja koos nendega - juurte ülemisi osi. Taastumine on toimunud adventiivvõsude tekkimise arvel vigastatud juurte lõikepinnal. Vegetatiivne paljunemine maaluste osade abil on saanud üheks põhiliseks võililile eksisteerimise eelduseks. Üheaastase eaga võililellehtedel on regeneratsioonivõime seevastu peaaegu kadunud, piirdudes vaid väga lühikese eaga oma eluperioodi alguses.

Üksikasjalikumat uurimist nõuab veel lehtede ja varreosade regeneratsioonivõime muutumine taime ulatuses. Üheaastaste taimede vastavate osade regeneratsioonivõime basipetaalne langus seletub asjaoluga, et

nende taimede väljasuremine ontogeneesi lõpul algab varre alumistest osadest. Alumised lehed hakkavad kõige varem kolletuma ja langevad ära, ülemised lehed ja varreosad säilitavad kõige kauem oma rohelise värvuse ja eluvõime. Regeneratsioonivõime varieeruvus mitmeaastaste taimede varre ulatuses on keerulisem nähtus ning nõuab üldistuste tegemiseks semisest ulatuslikumaid uurimusi. Raske on näiteks anda rahuldavat seletust koralltomati vegetatiivsete taimede lehtede juurdumisvõime basipetaalsele tõusule varre ulatuses. Veel arusaamatum tundub adventiivvõsude tekkeprotsendi suurenemine koralltomati generatiivsete taimede alumistel lehtedel, keskmistega võrreldes.

3. Regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus ja histoloogilised muutused ontogeneesis

Taime nagu iga elusa organismi ontogeneesi kulgu iseloomustab struktuuride ja funktsioonide üha süvenev diferentseerumine ja spetsialiseerumine. Ühesugustest kambiumirakkudest diferentseeruvad sõeltorud ja saaterakud, niinekiud ja trahheiidid, sooned jne. Tekivad rakud ja koed, mille kohta on raske öelda, et nad pärinevad ühesugustest lähterakkudest.

Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse seisukohalt pakub kõige suuremat huvi küsimus, milline seos

valitseb ontogeneesis toimuvate struktuursete muutuste ja regeneratsioonivõime välise avaldumise vahel, mille poolest erinevad erineva vanusega objektid regeneratsiooni lähtemomendil.

Autori teada on seni kirjanduses viidatud põhiliselt ühele momendile - regenereeruvate osade puitumise astmele. Tõepoolest, puidu- ja parenhüümkoe vahekorra muutused kaheiduleheliste taimede ontogeneesis torkavad silma ka pealiskaudsemal vaatlusel. Eeskätt suureneb puiduelementide hulk varres, kuid sama nähtust kohtame ka lehtedes. Kõige suuremat regeneratsioonivõimet omistatakse tavaliselt keskmise puitumisastmega taimeosadele. Võib arvata, et puitumine kui niisugune regeneratsioonivõimet ei tõsta ega vähenda. Puitumine saab olla ainult väliseks näitajaks mingisugusele tegurile või tegurite kompleksile, mis tegelikult regeneratsioonivõimet muudavad. Kõige üldisemal kujul väljendab puitumine vanusega süvenevat kudede spetsialiseerumist, mis vähendab teisi võimalikke arengupotentse ja sellega ka regeneratsiooniks vajalikku de- ja rediferentseerumisvõimet. Sellisel juhul peaks aga kõige tugevam regeneratsioonivõime kaasnema kõige nõrgema puitumisastmega, mida paraku sageli öelda ei saa. Ühe mõeldava seletusena võib esile tuua kalluse osa varspistikute regeneratsioonis. Nimelt oleneb kalluse tekke kiirus ja esialgne hulk pistiku parenhüümkoe

suhtelisest hulgast. Vähepuitunud varspistikud tekitavad kiiresti kohevat, suurerakulist haavakude, tugevamini puitunud varreosad jäävad kalluse tekitamise kiiruselt esimestest tunduvalt maha. Et kalluse ja lisajuurte tekkimises valitseb omapärane vastuolu, siis muutub arusaadavaks, miks vähepuitunud pistikud aeglasemalt ja väiksemas ulatuses juurduvad kui keskmise puitumisastmega pistikud.

Tõenäolisemana tundub siiski järgmine põhjendus: keskmine puitumisaste väljendab kõige aktiivsemat seisundit kambiumi tegevuses. Kambium on üks peamistest struktuursetest teguritest, mis määrab regeneratsiooniprotsessi intensiivsuse ühel või teisel ontogeneesi etapil. Eeskätt kehtib see mitmeaastaste taimede suhtes, kuid tuleb arvesse ka üheaastaste taimede regeneratsioonis. Kambiumi tegevuse aktiivsusest sõltub paljude regeneratiivsete kudede ja organite moodustumine. Küsimus seisab selles, kuivõrd ja kuidas muutub kambiumi tegevus ontogeneesi jooksul ning millised tegurid neid muutusi reguleerivad.

O. C. Wilton (1938), jälginud kambiumi tegevust mõningates rohttaimedes (Cannabis sativa, Amaranthus retroflexus, Dianthus chinensis, Delphinium cultorum, Chrysanthemum moriflorum, Cosmos sulphureus), tuleb järeldusele, et generatiivse staadiumi saabumisega diferentseeruvad varre meristeemsed koed peaaegu

täielikult ksüleemi- ja floeemielementideks. Kambiaalne aktiivsus katkeb esmalt varre ülemises osas, õite piirkonnas ja kahaneb sealt taime aluse suunas. Seejuures lisab Wilton, et tugeva vegetatiivse kasvuga taimedel võib kambium ka õitsemise perioodil kogu varre ulatuses aktiivseks jääda.

Kambiumi tegevuse basipetaalse katkemise puhul peaksid generatiivsel perioodil varre alumisest osast lõigatud pistikud ülemistest paremini regenereeruma. Koralltomatil see nii ongi, kuigi koralltomat ei kuulu rohttaimede hulka. Katsed väristubakaga räägivad vastupidisest - varre ülemisest osast eraldatud pistikute suuremast juurdumisvõimest. Histoloogilised preparaadid näitavad, et väristubakal säilub kambium õitsemise ajal ka varre ülemistes osades ja võtab osa adventiivjuurte moodustamisest.

Võib arvata, et kambiumi tegevusel on teatud osa ka võililile juurpistikute regeneratsioonivõime vanuselises muutumises. Noortes juurtes tekivad nii adventiivsed võsud kui ka juured vahetus seoses kambiumiga, vanades juurtes lülitub adventiivsete võsude tekkesse suurel määral floeem. Floeem nagu võtab üle vaibunud tegevusega kambiumi funktsioonid, ei suuda aga neid täiel määral asendada. Sellest siis ka vanade juurte väiksem võsumisvõime.

Senini pole päris selge kambiumi tegevuse regulat-

sioonimehhanism. Enamik autoreid nõustub nn. "distantse juhtimise" põhimõttega. E. A. Bõtšenkova (Бычен-кова, 1963) järgi juhib kambiumi tegevust vähemalt kaks faktorite kompleksi: 1) proliferatsiooni faktorid (stimuleerivad ja pidurdavad rakkude jagunemist); 2) diferentseerumisfaktorid. Kambiumi spetsiifilisus avaldub Bõtšenkova arvates ainult terviklikus organismis. Väljaspool korrelatsioonisüsteeme prolifereeruvad ka teised koed (näit. parenhüüm) kambiumi taoliselt.

Milline oleks ka kambiumi aktiivsust reguleeriv mehhanism, on ilmne, et ontogeneesi teatud etappidel kujunevad välja faktorid, mis mõjustavad kambiumi aktiivsust ja koos sellega regeneratsioonivõimet.

Kambiumi järel tuleb regeneratsioonivõime seisukohalt arvesse veel diferentseerumisvõimelise parenhüümkoe olemasolu regenereeruvas objektis. Sellele viitavad ka histoloogilised uurimused töös kasutamist leidnud taimeosadel. Suurema regeneratsioonivõimega objektides leiame alati protoplasmarikaste, tuumi sisaldavate rakkudega floeemiparenhüümi, hästi väljakujunenud säsikiiri või mõnd teist parenhüümset, rediferentseerumisvõimelist kude. Lehtede regeneratsioonis kuulub keskne koht kimbutupe rakkudele, eriti seal, kus kambium puudub (näit. võililllel). Vanuse suurenemisega väheneb jagunemisvõimeliste parenhüümkudede osa taimeorganites.

Diferentseerumine läheb üha sügavamale, omandab üha stabiilsema iseloomu ja paneb sellega piiri de- ja rediferentseerumisele. Sellistest kudedest valmistatud preparaadid osutuvad värvimisel sageli "tühjaks" - parenhüümsete kudede rakusisu puudumise tõttu.

Võililleiehtede vananemisega ja sisemise histoloogilise struktuuri väljakujunemisega sulgub peritsükli mehhaaniline rõngas juhtkimpude ümber. Võib arvata, et see nagu isoleerib juhtkimbu ümbritsevast koemassist ja pidurdab mingil viisil juhtkimpu ümbritsevate parenhüümsete rakkude de- ja rediferentseerumist.

Kõige ilmekamalt avaldub regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse seos morfoloogiliste muutustega juhul, kui regeneraatide lähtekude ontogeneesi jooksul mingil põhjusel kaob. Näiteks langeb linataimede varre alumistes osades ontogeneesi hilisematel perioodidel epidermis ära ning subepidermaalsete parenhüümsete rakkude kiht väheneb tunduvalt. Paksude puitunud seintega kiudude kiht isoleerib välimised elusad rakukihid juhtkoest ja saab arvatavasti põhjuseks nende degenereerumisele. On arusaadav, et sellistes tingimustes dekapiteeritud hüpokotüülid ei regenereeru - ei moodusta adventiivseid võsusid.

Eespool kirjeldatud seosed regeneratsioonivõime ja ontogeneesis toimuvate struktuursete muutuste va-

hel kujutavad kahtlemata ainult väikest osa kõigist võimalikest seostest. Võib arvata, et mida rohkem taimeliike sellest seisukohast läbi uurida ja mida üksikasjalikumalt uurimist teostada, seda rohkem niisuguseid seoseid ilmneb. Ühed neist on üldisema iseloomuga ja seletavad regeneratsioonivõime vanuselisi muutusi suurematel taimerühmadel, teised kannavad endas liigispetsiifilisuse pitserit.

4. Regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus ja füsioloogilis-biokeemilised muutused ontogeneesis

Kõrvuti morfoloogiliste muutustega toimuvad taimede ontogeneesis sügavad füsioloogilised ja biokeemilised muutused. Vanuse suurenemisega väheneb rakkudes veesisaldus, langeb hingamise ja fotosünteesi intensiivsus, väheneb fermentide aktiivsus, kogunevad lahustumatud ühendid. Kõik see ei jäta mõju avaldamata regeneratsioonivõime realiseerumisele ühel või teisel ontogeneesi etapil. Valitseb seisukoht, et tõusuperioodid regeneratsioonivõimes langevad ühte tõusuperioodidega üldiste ainevahetusprotsesside intensiivsuses. Selle üldise seisukoha konkretiseerimine tähendaks kõigi võimalike ainevahetusprotsesside dünaamika jälgimist regeneratsioonivõime seisukohalt. Antud töö raamidesse taoline ülesanne ei mahuks. Tuli piirduda üksikute

näitajatega (hapendus-taandamisprotsesside vahekord, IET ja nukleiinhapete sisaldus), et mõneski suhtes regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse füsioloogilise aluse probleemile läheneda.

Kõigi uuritud objektide vaatlusest selgub, et regeneratsiooni käigus muutub red-oksprotsesside iseloom. Normaalsete, diferentseerunud kudede protoplasmat iseloomustab üldiselt aluselise iseloomuga protsesside ülekaal. Regeneratsioon eeldab vastavate kudede dediferentseerumist. Red-oks protsesside seisukohalt tähendab viimane nihet neutraalse või kergelt happelise reaktsiooni suunas. Kindla ülekaalu saavutavad happelised protsessid regenereeruvate kudede tuumades. Regeneraatide edasise diferentseerumise käigus muutub uuesti red-oks protsesside iseloom - taastub diferentseerunud kudedele iseloomulik taandusprotsesside ülekaal. Kirjeldatud muutused iseloomustavad aga kõigi uuritud objektide regeneratsiooni, sõltumata nende ontogeneetilisest vanusest. Ka ei võimaldanud kasutatud meetod avastada olulisi ontogeneetilisi erinevusi regeneraatide lähtekudedes. Kas siin peaks erinevusi esinema ja millised need võiksid olla, selle kohta ei ole mõtet hüpoteetilisi oletusi teha.

Isoelektriline täpp on üheks põhiliseks näitajaks rakukomponentide kolloidkeemiliste omaduste iseloomusta-

misel. Iga organism kujutab endast nagu IET-de mosaiiki, kirjutab G. I. Roskin (Роскин, 1946), kusjuures erinevatel organitel ja kudedel on neile iseloomulikud, suhteliselt stabiilsed IET-d. Mitmed autorid avaldavad arvamust, et raku elutegevuse langemisega nihkub IET aluselisema pH suunas, elutegevuse intensiivistumisega kaasneb aga IET nihkumine happelisema pH suunas (Прокофьева-Бельговская, Капитонова, 1960; Роскин, 1946; Сергеев, Мельников, Сахнов, Кандаров, 1962). Seoses sellega esinevad ontogeneesi jooksul kõikumised IET väärtustes. On täheldatud IET üldist tõusu vanuse suurenemisel, s.t. IET väärtuste nihkumist aluselisema pH suunas (Конарев, 1947, 1948; Макаров, 1953; Роскин, 1946; Рудаева, 1957). A. A. Prokofjeva-Belgovskaja ja S. H. Kapitonova andmeil muutub Actinomyces streptomycini Kras. intensiivsel kasvu- ja arenguperioodil happelisemaks ainult tuumade IET, tsütoplasma IET samal ajal tõuseb. Vananemisega need näitajad lähenevad, liikudes neutraalsesse tsooni. Seejuures on tuumaelementide IET kogu arengutsükli jooksul stabiilsem kui tsütoplasma oma. Leidub andmeid, et kasvajarakkudes nihkub IET happelisema pH suunas (Кедровский, 1951; Макаров, 1953).

Käesoleva töö andmed näitavad, et happelisema pH suunas nihkub IET ka regeneratsiooni käigus. Kõige huvitavamat võrdlusmaterjali pakuvad kahtlemata või-

lille lehtede floeemi ja kimbutupe tuumades määratud IET väärtused. Töös teostatud määramiste järgi langeb kõige madalam (happelisem) IET väärtus viieteistkümnendale päevale, s.t. juurealgmete moodustumise perioodi. See asjaolu kinnitab veelkord eespool nimetatud autorite seisukohta, mille järgi intensiivse elutegevusega kaasneb happelisem IET. Ei ole kahtlust, et uute organite algmete väljakujunemine kujutab endast keerulist nähtust, mis eeldab kõigi eluprotsesside intensiivsuse tõusu. N. G. Konarev (КОНАРЕВ, 1947) märgib, et taimede dekapiteerimine, tuues harilikult kaasa vastavate rakkude intensiivse jagunemise, toob kaasa ka nende rakkude IET languse, s.t. happelisemaks muutumise.

Antud töös püstitatud ülesande seisukohalt väärib kõige suuremat tähelepanu asjaolu, et IET määramised võililles noortes ja vanades lehtedes andsid erinevaid tulemusi. Noorte lehtede floeemi ja kimbutupe tuumade IET on kõikidel määramisi läbiviidud päevadel happelisema väärtusega kui vanade lehtede vastavate kudede tuumade IET. Suuremal määral erinevad seejuures kimbutupe tuumade IET vastavad väärtused. Antud nähtust võib seletada kimbutupe ja floeemi erineva osaga regeneratsiooniprotsessis. Juhtkimpu ümbritsevad parenhüümrakud kujutavad endist põhilist juurealgmete

lähtekude võililles noorte lehtede regeneratsioonis. Aktiviseerunud floeemi osa regeneratsioonis piirdub peamiselt haavapuiduelementide moodustamisega. Sellised haavapuiduelemendid tekivad mõnikord ka võililles vanade lehtede aktiviseerunud floeemis pärast lehtede eraldamist emataimelt. Kimbutupe rakkude aktiveerumist vanades lehtedes ei märgatud. Seetõttu on arusaadav, miks erinevus noorte ja vanade lehtede kimbutupe tuumade IET dünaamikas ületab vastava erinevuse floeemituumades. Samast põhimõttest lähtudes muutub ka arusaadavaks, miks noortel võililllelehtedel osutub happelisemaks kimbutupe tuumade IET, vanadel lehtedel aga floeemituumade IET. Õigemini: muutub arusaadavamaks, miks võililles noored lehed regenereeruvad, vanad lehed aga ei regenereeru. Regeneraatide lähtekudede tuumade happelisem IET noortes lehtedes viitab nendes toimuvate eluprotsesside suuremale aktiivsusele ja aitab eespool kindlakstehtud morfoloogiliste iseärasuste kõrval seletada regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse olemust võililllelehtedel. Võib arvata, et happelisema IET-ga regeneraatide lähtekoed ei iseloomusta ainult võililllelehti nende intensiivse regeneratsioonivõime perioodil, vaid kujutab endast üldist seaduspärasust, mis kehtib ka teiste taimeliikide suhtes.

Seda kinnitab IET määramine lina regeneraatide

lähtekudedes. Lina hüpokotüüli epidermise tuumade IET dünaamika mõistmist regeneratsiooni käigus raskendab mõnevõrra andmete puudumine esimeste päevade kohta. Ent 6. ja 13. päeva andmete alusel osutub tõusmete faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET märgatavalt happelisemaks 4 - 5 pärislehe faasis dekapiteeritud hüpokotüülide epidermise tuumade IET-st. See on kooskõlas hüpokotüüli regeneratsiooni välise käiguga vastavatel arenguetappidel. Tugevama regeneratsioonivõimega kaasneb happelisema pH-ga IET.

Selgitamist nõuab erinevates faasides dekapiteeritud linataimede epidermise tuumade 20. päeval määratud IET väärtuste võrdlus. Happelisemaks osutub sel juhul 4 -5 pärislehe faasis dekapiteeritud hüpokotüülide tuumade IET. Vaatlusandmete järgi on 20. päevaks enamikul regeneratsioonivõimelistest hüpokotüülidest adventiivpungad juba tekkinud. Järelikult, määramiseks sattus onjekt, millel pungad olid juba kujunenud ja IET normi tagasi läinud, või objekt, millisel pungi ei tekigi. Mõlemal juhul ei tarvitse idulehtede faasis dekapiteeritud hüpokotüülide vastava IET väärtused 4 - 5 pärislehe faasis dekapiteeritud hüpokotüülide omast happelisemaks osutuda. Regeneratsiooni seisukohalt väärivad tähelepanu need päevad, mil tegelikult toimub või võib potentsiaalselt toimuda ad-

ventiivsete algmete moodustumine. Nende päevade (s.o. 6. ja 13.) määramisi arvestades võib öelda, et suurema regeneratsioonivõimega hüpokotüülide/keidulehtede faasis vastab ka happelisem IET regeneratsiooni lähtekoe tuumades.

Lina varspistikute kambiaalse tsooni IET määramised kinnitavad seniöeldut: suurema regeneratsioonivõimega objektide vastavaid kudesid iseloomustab happelisema väärtusega IET.

L. I. Sergejev jt. (Сергеев, Мельников, Сахнов, Кандарова , 1962) seletavad IET nihkumist happelisema pH väärtuse suunas nukleoproteiidide ja eriti nukleiinhapete kogunemisega. Samale järeldusele jõuab ka A. V. Rudajeva (Рудаева, 1957). Seega, IET ei iseloomusta ainult valkude elektrilisi kolloidseid omadusi, vaid ka vastavate rakukomponentide valgulis-nukleiinhappelist koostist.

Nukleiinhapped kujutavad endist üht tähtsamat komponenti elusas rakus. Tänapäeval ei ole enam kahtlust selles, et kogu elusstruktuuri süntees toimub tihedas seoses nukleiinhapetega.

Selle üldise funktsiooni abil on nukleiinhapped seotud kõigi tähtsamate eluprotsessidega organismis, nagu kasv, areng ja paljunemine. Kuid nukleiinhapetel on ka rida spetsiifilisi funktsioone. Nad kuulu-

vad mõningate fermentide ja hapendavate süsteemide koosseisu, võtavad osa fotosünteesist juba selle esimestel etappidel. Mõnede autorite arvates tuleb nukleiinhappeid võtta aluseks kudede biokeemiliste ja füsioloogiliste protsesside intensiivsuse hindamisel (Курамшин, Конарев, Нетупская, 1962).

Nukleiinhapetes sisaldub morfogeneesiprotsessideks vajalik geneetiline informatsioon. Järelikult nendes kudedes, kus toimuvad intensiivsed sünteesiprotsessid, on oodata ka kõrgemat nukleiinhapete, eeskätt RNH sisaldust. Regeneratsiooniprotsessid ei kujuta endast selles mõttes erandit. RNH sisalduse suurenemisele regenereeruvates kudedes viitavad oma töödes mitmed autorid (Гутенко, 1964; Кедровский, 1951; Роскин, 1946; Хао Шуй , 1959). Andmeid tuuakse peamiselt loomsete organismide kohta, kuid leidub juba ka üksikuid töid nukleiinhapete dünaamikast taimede regeneratsioonis. Nii puudutab Hao Šui nukleiinhapete dünaamikat päevalille idulehtede regeneratsioonis, R. G. Butenko aga käsitleb nukleiinhapete ainevahetuse küsimusi taimsetes koekultuurides. Käesoleva töö andmed laiendavad objektide ringi nukleiinhapete dünaamika uurimisel taimorganismide regeneratsioonis ja kinnitavad varasemates töödes avaldatud arvamust RNH sisalduse tõusu kohta regenereeruvates kudedes. RNH

sisaldus tõuseb nii vastavate rakkude tsütoplasmas kui ka tuumas. See räägib sünteesiprotsesside aktiviseerumisest regeneraatide lähtekudedes.

Selgitamist vajab veel küsimus regeneratsioonivõime, ontogeneetilise vanuse ja RNH sisalduse seosest vastavates kudedes. Mitmed autorid (Конарев, 1964; Туркова, 1964) avaldavad arvamust, et individuaalse arengu käigus toimuvad muutused taimekudede ja -rakkude nukleiinhapete sisalduses ja koostises. Nii märgib Konarev, et vegetatiivsete organite rakkude ontogeneesis esialgu (kuni diferentseerumisfaasini) RNH : DNH suhe suureneb, koe vananemise perioodil aga hakkab langema. Suhe muutub peamiselt RNH arvel. Taimede ontogeneesi seisukohalt pakub huvi nukleiinhapete osa üleminekul vegetatiivselt perioodilt generatiivsele perioodile. N. S. Turkova (Туркова, 1962) andmeil tõuseb õitsemisele eelneval perioodil nukleiinhapete, eeskätt RNH sisaldus taimevarre kudedes, eriti kasvukuhikute läheduses. Vananemisega nukleiinhapete sisaldus taimekudedes väheneb. Hessi (1961) andmeil erinevad vegetatiivsete ja generatiivsete taimede lehtedest saadud RNH preparaadid oma nukleotiidide koostise, eriti guaniini ja tsütosiini suhte poolest.

Käesoleva töö andmed lubavad väita, et vanusega seotud muutused regeneratsioonivõimes peegelduvad ka vastavate kudede RNH sisalduses. Koralltomat paistab

silma kõigi oma organite tugeva regeneratsioonivõime poolest. Eriti suuri muutusi ei toimu koralltomati regeneratsioonivõimes ka ontogeneesi jooksul, regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus on suhteliselt nõrk. Kõik see peegeldub hästi koralltomati regenereeruvate organite RNH sisalduse dünaamika väheses varieeruvuses, samuti RNH sisalduse märgatavate muutuste puudumises erinevatel ontogeneesi etappidel. Tunduvalt erineb koralltomati regenereeruvate organite RNH dünaamikast võililleiehtede vastavate kudede RNH dünaamika. Vanade lehtede basaalsest osast valmistatud preparaadid ei näita pärast isoleerimist mingeid muutusi juhtkimbu ja seda ümbritsevate parenhüümrakkude püroninofiilsuses. Vastavad piirkonnad jäävad "tühjaks" püroniiniga värvimisel. Hästi avaldub püroninofiilsuse tõus seevastu noorte võililleiehtede regenereeruvates kudedes. Kõige silmatorkavamalt värvuvad parenhüümsed rakud juhtkimbu külgmises osas, kus harilikult tekivad adventiivjuured.

Seega aitavad histokeemilised uurimused heita mõningat valgust regeneratsioonivõime vanuselisse sõltuvuse olemusse. Ontogeneesi jooksul toimuvad muutused vastavate kudede rakukomponentide IET-s. See tähendab eeskätt muutusi valkude elektrilis-kolloidsetes omadustes kuid ka vastavate rakukomponentide nukleiinhappelises koostises. Happelisema väärtusega IET vas-

tab suuremale nukleiinhapete sisaldusele. Suurem nukleiinhapete sisaldus tähendab aga kõrgendatud sünteesivõimet. Ilma sünteesiprotsesside aktiviseerumiseta pole regeneratsioon mõeldav. Kahtlemata pole see veel ammendav lahendus probleemile. Lahtiseks jääb näiteks küsimus nukleiinhapete hulga suurenemise põhjustest. Lähemat uurimist ootavad ka mitmesugused teised, antud töös mitte käsitlemist leidnud biokeemilis-füsioloogilised protsessid ja nende seos regeneratsioonivõime dünaamikaga ontogeneesi vältel.

Regeneratsioonivõime sõltuvus vanusest tähendab regeneratsiooniprotsesside sõltuvust nende morfofüsioloogiliste seoste kompleksist, mis organismi teatud ontogeneesi etapil iseloomustavad. Mitmesugused antud taimeliigile või tervele taimeliikide rühmale iseloomulikud struktuurset ja füsioloogilis-biokeemilist laadi tegurid reguleerivad regeneratsioonivõime realiseerumist ontogeneesi jooksul. Nende tegurite taga seisab vastavate taimede geneetiline konstitutsioon, mille alusel on välja kujunenud kogu see reguleerivate tegurite süsteem. Geneetilise konstitutsiooni on aga kujundanud evolutsioon. Et sügavamalt mõista ontogeneesis toimuvate tegurite olemust, tuleks kahtlemata lähemalt tutvuda vastavate taimeliikide fülogeneesiga. Tuleks välja selgitada need tingimused, mis on viinud ühed taimeliigid regeneratsioonivõime pea-

aegu täieliku kaotamiseni ja arendanud teistel taimeliikidel välja erakordselt tugeva regeneratsioonivõime, mis on piiranud ühtede taimeliikide regeneratsioonivõime lühikese perioodiga nende elus, teistel taimeliikidel aga säilitanud selle võime kogu ontogeneesiks. See nõuab aga suurt, iseseisvat uurimist, mis ei mahu enam antud töö raamidesse.

JÄRELDUSED

Katseandmete võrdlus kirjanduses levinud seisukohtadega ja tulemuste loogiline analüüs lubavad teha mõningaid üldisi järeldusi taimede regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse ja selle aluseks olevate morfofüsioloogiliste seoste kohta.

1) Regeneratsioon kui üks morfogeneesi nähtusi, kui orgaanilise vormi taastumine antud süsteemile ebaharilikes tingimustes tuleneb kõige üldisemast elu iseloomustavast kvaliteedist - autoreproduktsioonivõimest. Regeneratsioon on üks autoreproduktsioonivõime spetsiifilisi avaldusi, mis kannab endas igal konkreetsel juhul vastava süsteemi evolutsiooni pitserit. Teatud organismidel on evolutsioon regeneratsioonivõimet säilitanud ja tugevdanud, paljudel organismidel on aga evolutsioon töötanud regeneratsioonivõime realiseerumise kahjuks. Looduslik valik on eelistanud teisi, antud tingimustele enam kohastunud, ökonoomsemaid reproduktsioonivorme. Organismidel on välja kujunenud mitmesugused sisemised seoste süsteemid, mis regeneratsioonivõime realiseerumist mõjustavad, piiravad, suunavad.

Regeneratsiooniks vajaliku morfogeneetilise informatsiooni ja selle realiseerumise vahel asub pikk ja keeruline lülitavate, teostavate ja mõjustavate süsteemide rida, mis määrab ära regeneratsiooniprotsesside iseloomu igal konkreetsel juhul Selle vahendajate ahela kaudu mõjustavad regeneratsiooniprotsessi mitmesugused sise- ja välistingimused, nende seas ka ontogeneetiline vanus.

2) Taimorganismide regeneratsioonivõime realiseerumine sõltub teiste tegurite kõrval ontogeneetilisest vanusest - nendest morfofüsioloogilistest seostest, mis iseloomustavad organisme igal konkreetsel ontogeneesi etapil. Erinevatele ontogeneesifaasidele iseloomulikud korrelatiivsed seosed sisaldavad endis nii üldisemat laadi, teatud taimerühmadele omaseid seoseid ja suhteid kui ka kitsalt spetsiifilisi, antud taimeliigile või individiidile omaseid seoseid. See tingib regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse avaldumise omapära erinevatel taimeliikidel ja erinevates tingimustes ning seletab mõningal määral vastandlikke tulemusi erinevate autorite töödes.

a) Taimede üksikute organite ja osade regeneratsioonivõime sõltub nii emataime vanusest, organi enda vanusest kui ka asukohast taimel, kusjuures erinevatel taimeliikidel ja -organitel kord üks, kord teine nimetatud seostest määravamaks osutub.

b) Eri taimeliigid erinevad üksteisest nii regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse tugevuse, avaldumise iseloomu kui ka dünaamika poolest. Üldiselt nõrgema regeneratsioonivõimega taimede regeneratsiooni iseloomustab tugevam sõltuvus vanusest ja vastupidi. Nõrgema seose puhul avaldab vanus regeneratsioonivõime realiseerumisele vaid kvantitatiivset laadi mõju (muutes regeneraatide tekke kiirust ja hulka), tugevama sõltuvuse korral mõjustab vanus regeneratsiooni kvalitatiivset külge - regenereerumise viisi. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse erinev dünaamika avaldub regeneratsiooni intensiivsuse tõusude ja languste erinevas liikumises erinevate taimeliikide ontogeneesis. Üheaastastel taimedel langeb vanuse suurenemisega üldiselt kõikide organite ja osade regeneratsioonivõime (mõnel juhul ühtlaselt, sujuvalt, teisel juhul - hüppeliselt, järsku). Mitmeaastaste taimede regeneratsioonivõimet iseloomustab keerulisem vanuselise sõltuvuse dünaamika: mitmed tõusud ja langused regeneratsiooni intensiivsuses, regeneratsioonivõime enam-vähem muutumatu säilumine või isegi mõningane suurenemine seoses vanusega. Paljudel juhtudel ühtub regeneratiivse tegevuse maksimum intensiivse vegetatiivse kasvu perioodiga, neid perioode ei tohi aga kaugeltki võrdsustada. Sageli langeb regeneratsioonivõime tunduvalt enne intensiivse kasvu perioodi lõppu (linal) või ulatub ge-

neratiivsesse perioodi (koralltomatil).

c) Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse spetsiifika ulatub liigipiiridest sügavamalegi - üksikute organite ja osadeni. See tähendab, et sama taime erinevad organid ja osad võivad oma regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse poolest erineda. Erineda võib nii vanuselise sõltuvuse tugevus (võililles juured ja lehed) kui ka dünaamika (koralltomati hüpokotüül ja epikotüül). Sarnaselt liigilistele iseärasustele peegeldab organite regeneratsioonivõime spetsiifika vastavate osade fülogeneesi, nende ajaloolisi kasvu- ja arengutingimusi.

d) Ontogeneetilist vanust iseloomustavad suhted ja korrelatsioonid muutuvad mitte ainult ajas (ontogeneesi erinevatel etappidel), vaid ka ruumis (taime ulatuses tipust kuni aluseni). Taimekoed ei ole ühesuguse ontogeneetilise vanusega. See tingib ka regeneratsioonivõime dünaamika varre ulatuses: erinevast kõrgusest lõigatud lehed ja varreosad regenereeruvad erineva intensiivsusega. Seejuures muutub erinevate taimede regeneratsioonivõime varre ulatuses erisuunaliselt. Antud töös kasutamist leidnud objektid lubavad väita, et mitmeaastastel taimedel (koralltomat) suureneb varreosade juurdumisvõime kõikidel arengujärkudel taime ulatuses basipetaalselt, üheaastastel taimedel (vääristubakas, lina) - akropetaalselt.

e) Lisaks erinevustele eri taimeliikide ja -organite regeneratsioonivõime vanuselises sõltuvuses esineb erinevusi ka sama organi eri tüüpi regeneraatide tekke vanuselises sõltuvuses (adventiivlehtede ja -juurte teke võililie juurpistikuil ning koralltomati lehtpistikuil) . Võililie lisajuurte tekke suuremat vanuselist sõltuvust (adventiivlehtedega võrreldes) võib seletada võililie maa-aluste osade vähema hävitamisega (maapealsete osadega võrreldes). Üldiselt nõrgema regeneratsioonivõimega kaasneb tugevam vanuseline sõltuvus.

3) Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse aluseks on mitmesugused sisemised morfofüsioloogilised seosed, milliste iseloom muutub ontogeneesi jooksul ja toob sellega kaasa ka muutused regeneratsiooni realiseerumise võimalustes. Nii struktuursed kui ka füsioloogilis-biokeemilised muutused ontogeneesis toimuvad üldiselt üha kaugemale ulatuva diferentseerumise ja spetsialiseerumise suunas, vähendades kudede ja rakkude teisi võimalikke arengupotentse, järelikult ka regeneratsiooniks vajalikke de- ja rediferentseerumisvõimeid. Üksikute rakkude totipotentsed omadused ei kujuta endist küll regeneratsiooni põhjust ega vallandavat tegurit, kuid jagunemis- ja arenemisvõimeliste rakkude olemasolu ja säilumine ka ontogeneesi hilisematel faasidel on regeneratsioonivõime realiseerumise paratamatuks eeldu-

seks. Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse seisukohalt väärib tähelepanu nii regeneraatide lähtekudede struktuursete ja füsioloogilis-biokeemiliste omaduste muutumine ontogeneesis kui ka vastavate näitajate võrdlemine erineva vanusega objektide regeneratsiooni käigus.

a) Regeneraatide lähtekudede täpsem tundmine aitab meil läheneda morfogeneetilise informatsiooni allikale. Kõige üldisemal kujul iseloomustab lähtekudesid nn. "ökonoomsuse" printsiip - kaotatud osade taastamine eelkõige diferentseerumata või vähediferentseerunud kudede arvel. Mida väiksemate ümberkorraldustega suudab organism vajaduse korral taastada terviku, seda kindlamini tagab ta oma eksistentsi. Seetõttu kuulub võimalike lähtekudede reas (kambium, floeem, kimbutupp, säsikiired, puiduparenhüüm, epidermis) esikoht kambiumile. Kui regenereeruv organ sisaldab kambiumi, ei suuda ükski diferentseerunud kude temaga võistelda regeneraatide tekitamises.

b) Histokeemiliste määramistega võib esile tuua mõningaid erinevusi regeneraatide lähtekudedes (mõnevõrra happelisem IET ja suurem RNH sisaldus), ei saa aga eraldada regeneraatide lähterakke sama koe naaberrakkudest. Muutused nende rakkude vastavates omadustes (hapendusprotsessides ülekaal, happelisem IET ja

RNH sisalduse suurenemine) tulevad ilmsiks alles siis, kui nimetatud rakud meile tundmatute regulatsioonimehhanismide tegevuse tulemusena regeneraatide tekkekohaks saavad. See näitab veelkord, et määravaks teguriks regeneratsiooni vallandumisel ei ole üksikute rakkude ja kudede spetsiifika, vaid et "lülitustahvel" asub organi või organismi tasemel.

c) Regeneratsioonivõime vanuseline sõltuvus kajastub mõningal määral regenereeruvate objektide anatoomilises struktuuris. Kõige silmatorkavamaks morfoloogilist laadi muutuseks taimorganismide ontogeneesis osutub muutus puiduelementide ja parenhüümkoe vahekorras. Selle taga seisab kambiumi tegevus. Tundub tõenäolisena, et kambiumi seisund kujutab endast üht regeneratsiooni vanuselise sõltuvuse põhilist näitajat. Ontogeneesi erinevatel etappidel kujunevad välja tegurid, mis erinevalt mõjustavad kambiumi aktiivsust ja koos sellega ka regeneratsioonivõimet. Kambiumi tegevuse vaibumisega on seostatav langus võililile vanade juurte regeneratsioonivõimes (floeem ei suuda täiel määral kambiumi asendada). Kambiumi esinemine koralltomati leherootsudes seletab nende suuremat regeneratsioonivõimet võililillelehtedega võrreldes, kus kambium puudub.

Kambiumi järel iseloomustab suurema regeneratsioonivõimega ontogeneesi faase diferentseerumisvõimelise

parenhüümkoe olemasolu vastavates objektides. Kaugeleulatuv diferentseerumine paneb piiri de- ja rediferentseerumisele (näit. peritsükli mehhaanilise rõnga sulgumine võililleelehtede juhtkimpude ümber).

Kõige ilmekamalt avaladub regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse seos morfoloogiliste muutustega juhul, kui regeneraatide lähtekude ontogeneesi jooksul mingil põhjusel kaob (näit. epidermis linavarre alumistes osades).

d) Regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse aluseks olevatest võimalikest biokeemilis-füsioloogilistest muutustest uuriti red-oksprotsesside vahekorra, IET ja nukleiinhapete sisalduse dünaamikat lähtekudedes. Red-oksprotsesside vahekord kasutatud objektide lähtekudedes erinevatel ontogenesifaasidel märgatavalt ei muutu. Lähtekudede tuumade IET väärtused nihkuvad ontogeneesi jooksul aluselisema pH suunas. Aluselisem IET tähistab aga langust elutegevuse intensiivsuses. Sellega kaasneb regeneratsioonivõime langus vastavatel objektidel (võilille lehed, linavarred). IET nihkumist happelisema pH suunas seletatakse nukleiinhapete kogunemisega. Märgatav püroninofiilsus suurema regeneratsioonivõimega objektide lähtekudedes kinnitab seda seisukohta: happelisema IET-ga kudesid iseloomustab suurem nukleiinhapete sisaldus. Suurem nukleiinhapete

sisaldus tähendab aga kõrgendatud sünteesivõimet, ilma milleta regeneratsioon pole mõeldav. Nukleiinhapetest tuleb morfogeneesiks, seega ka regeneratsiooniprotsessideks vajalik geneetiline informatsioon.

e) Regeneratsioonikäiku, s.t. regeneraatide kujunemist vastavatest lähtekudedest iseloomustab kõikidel vaadeldud juhtudel red-oksprotsesside vahekorra muutus hapendusprotsesside ülekaalu suunas, IET nihkumine happelisema pH suunas ja RNH hulga suurenemine vastavates rakkudes. Nimetatud muutused kujutavad endist üksikuid lülisid regeneratsiooni aluseks oleva morfogeneetilise infommatsiooni realiseerumise ahelas. Morfoloogilisest küljest kujuneb vahendava lülina välja suurte potentsiaalsete võimetega haavakude, mida nimetatakse kalluseks. Kalluserakud saavad oma tekkel lähtekudedest vastava informatsiooni ja annavad selle edasi neis tekkivatele uudikmoodustistele (haavapuit, adventiivvõsud). Adventiivjuured tekivad vahetult lähtekoest, nende moodustamisest kallus osa ei võta.

4) Taimede regeneratsioonivõime ja selle vanuselise sõltuvuse tundmisel on nii teoreetiline kui praktiline tähtsus. Regeneratsiooni kui bioloogilise vormi tekkeprotsessi olemuse tunnetamisele lähendab kõigi nende tegurite ja seoste kindlakstegemine, mis seda nähtust ühes või teises suhtes determineerivad. Koos

teiste sise- ja välisteguritega määrab ontogeneetiline vanus regeneratsioonivõime realiseerumise määra. Sellega aitab regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse aluseks olevate seoste ja protsesside tundmine kaasa kaasaegse bioloogia ühe suurema probleemi - elusa vormi kujunemise probleemi lahendamisele.

Teiselt poolt annab regeneratsioonivõime vanuselise sõltuvuse seaduspärasuste tundmine suure panuse taimede vegetatiivse paljundamise praktikasse. Kujutavad ju regeneratsiooniprotsessid vegetatiivse paljundamise olemust. Vegetatiivse paljundamise efektiivsus sõltub suurel määral paljundamiseks valitud objektide ontogeneetilisest vanusest. Regeneratsioonivõime maksimumi perioodide kindlakstegemine kindlustab paljundamisprotsesside edukuse konkreetsetel taimedel ja taimeorganitel.

KIRJANDUS

Adams, J. 1924. Adventitious shoots on hypocotyl of flax and tomato. Bot. Gaz., 78, 4.

Argles, G. K. 1959. Root formation and root development in stem cuttings: a re_examination of certain fundamental aspects. Ann. Appl. Biol., 47, 3 : : 626 - 627.

Artschwager, E. F., McGuire, R. C. 1943. Contribution to the morphology and anatomy of the Russian dandelion (Taraxacum koksaghyz). U.S.D.A. Techn. Bull., 843.

Audus, L. I. 1959. Correlations. J. Linn. Soc. London, 56, 366.

Avery, G. S. 1933. Structure and development of the tobacco leaf. Amer. J. Bot., 20 : 565- - 592.

Bain, H. F. 1940. Origin of adventitious shoots in decapitated cranberry seedlings. Bot. Gaz., 101, 4 : 872 - 880.

Ball, E. 1950. Differentiation in a callus culture of Sequoia sempervirens. Growth, 14, 4 : 295 - 325.

Beals, C. M. 1923. An histological study of regenerative phenomen in plants. Ann. Miss. Bot. Gard., 10 : 369 - 384.

Behre, K. 1929. Physiologische und zytologische Untersuchungen über Drosera. Planta, 7 : 208 - 306.

Bloch, R. 1941. Wound healing in higher plants. Bot. Rev., 7, 2 : 110 - 146.

Bünning, E. 1955[a]. Grundvorgänge bei der pflanzlichen Formbildung. Naturwiss. Rundschau, 8 : 213 - 221.

Bünning, E. 1955[b]. Regeneration bei Pflanzen. In: Handbuch der allgemeinen Pathologie, 6 : 383 - 404. Berlin.

Burns, P., Hedden, M. 1906. Conditions influencing regeneration of hypocotyl. Beih. z. Bot. Zbl., 19.

McCallum, B. W. 1905. Regeneration in plants. Bot. Gaz., 40 : 97 - 120, 241 - 263.

Carlson, M. C. 1929. Origin of adventitious roots in Coleus cuttings. Bot. Gaz., 87 : 119 - 127.

Collette, A. T., Gillette, N. J. 1955. A histological study of regeneration in the epicotyl of tomato. Amer. Midl. Nat., 54, 1 : 52 - 60.

Crooks, D. M. 1933. Histological and regenerative studies on the flax seedling. Bot. Gaz., 95 : 209 - 239.

Czaja, A. T. 1931. Der Einfluss von Korrelationen auf Restitution und Polarität von Wurzel- und Spross-stecklingen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 49 : 67 - 71.

Czaja, A. T. 1935. Polarität und Wuchsstoff. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 53, 2.

Deuber, C. G. 1942. The vegetative propagation of eastern white pean and other five-needled pines. J. Arnold Arb., 23, 2.

Doposcheg-Uhlar, J. 1911. Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora, 102.

Dore, J. 1955. Studies in the regeneration of horse-radish. I A re-examination of the morphology and anatomy of regeneration. Ann. Bot., 19, 73.

Dore, J. 1956. Studies in the regeneration of horseradish. II Correlation phenomena. Ann. Bot., 20, 78 : 231 - 250.

Eames, A. J., MacDaniels, L. H. 1947. An introduction to plant anatomy. New York, London.

Erlinghagen, F. 1957. Wurzel- und Sprossregeneration der Blattstecklinge von Petunien. Mikrokosmos, 46, 8 : 178 - 184.

Errera, M. 1961. Biochemical processes in injured cells in relation to cell recovery. J. Cell. and Comp. Phys., 58, 3 : 209 - 224.

Esau, K. 1938. Ontogeny and structure of the phloem of tobacco. Hilgardia, 11, 8 : 343-424.

Esau, K. 1943. Vascular differentiation in the vegetative shoot of Linum. Am. J. Bot., 30, 8 : 579 - 586.

Esau, K. 1960. Anatomy of seed plants. New York.

Figdor, W. 1918. Zur Kenntnis des Regenerationsvermögens von Crassula multiclava. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 36.

Fischnich, O. 1939. Weitere Versuche über die Bedeutung des Wuchsstoffes für die Adventivsprossund Wurzelbildung. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 57 : 122 - 134.

Foster, A. S. 1949. Practical plant anatomy.

Gardner, F. E. 1929. The relationship between tree age and the rooting of cuttings. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 26 : 101 - 104.

Gier, L. J., Burress, R. M. 1942. Anatomy of Taraxacum officinale Web. Trans. Kans. Acad. Sci., 45 : 94 - 97.

Goebel, K. 1902. Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zbl., 22, 13 - 17.

Goebel, K. 1905. Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora, 95, 2.

Gorham, P. R., Landes, M. L. 1945. Investigations on rubber bearing plants. I Propagation of Taraxacum koksaghyz by means of leaf cuttings. Bot. Gaz., 107, 2.

Goss, R. I. 1961. Regeneration of Vertebrate Appendages. In: Advances in Morphogenesis I.

Graham, R. I. 1933. Stem cuttings in Ephedra. Trans. Bot. Soc. Edinb., 31.

Graham, R. I., Stewart, L. B. 1927. Regeneration from Roots of Anchusa italica. Bot. Soc. Edinb. Trans. and Proc., 29 : 333 -334.

Gregory, F. W., Samantarai, B. 1950. Factors concerned in the rooting responses of isolated leaves. J. Exp. Bot., 1, 2.

Hagemann, A. 1931. Untersuchungen an Blattstecklingen. Gartenbauwiss., 5, 6.

Hegi, G. /i.a./ Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 4 : 2588.

Heilbrunn, L. V., Harding, D. 1951. The action of tissue extracts on cell divisions. J. Nat. Cancer Inst., 11 : 1287 - 1298.

Heitz, E. 1925. Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. Z. Zellforsch. und Mikr. Anat., 2.

Hengst, K. H. 1959. Untersuchungen zur Physiologie der Regeneration in der Gattung Streptocarpus Lindl. II Korrelationserscheinungen und Polarität. Z. Bot., 47, 5 : 383 - 402.

Herdon, G. 1955. Statistics of Therapeutical Trials. Nederland.

Hess, D. 1961. Planta, 57, 1.

Holm, T. 1925. On the development of buds upon roots and leaves. Ann. Bot. London, 39, 156: 867 - 881.

Isbell, C. L. 1931. Regenerative capacities of leaf and leaflet cuttings of tomato and leaf and shoot cuttings of potato. Bot. Gaz., 92 : 192 - 201.

Jablonski, J. R., Skoog, F. 1954. Cell enlargement and cell division in excised tobacco pith tissue. Phys. Plant., 7, 1.

Janse, J. M. 1925. Ernährung, Adventivbildung und Polarität. Flora, 118/119 : 257 - 287.

Kallak, H. 1963[a]. Mõningaid andmeid regeneratsiooniprotsesside histoloogiast koralltomatil ja võilillel. TRÜ Toimetised 136, Botaanikaalased tööd, 6.

Kallak, H. 1963[b]. Regeneratsiooniprotsesside sõltuvus taimede vanusest. Vabariiklik konverents Taimefüsioloogia ja -geneetika alal. Tallinn.

Keller, M. 1957. Wirkung synthetischen Traumatinsäure auf verschiedene Pflanzen-Gewebe. Z.f. Bot., 45, 1.

Kemp, E. E. 1936. Regeneration from mutilated leaves in monocotyledons. Notes f. Roy. Bot. Garden, Edinb. : 187 - 189.

Kemp, E. E. 1948. Some aspects of plant propagation by cuttings with special reference to the selection of material. J. Roy. Hort. Soc., 73, 9.

Korschelt, E. 1927. Regeneration und Transplantation.

Kostoff, D. 1928. Studies on callus tissue. Am. J. Bot., 15, 10.

Kraus, E. J., Kraybill, H. R. 1918. Vegetation and reproduction with special reference to the tomato. Oregon Agric. Exp. Stat. Bull., 149.

Kupfer, E. 1907. Studies in plant regeneration. Mem. Torr. Bot. Club, 12 : 195 - 241.

Küster, E. 1903. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena.

Küster, E. 1904. Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sprossbildung an Stecklingen. Jahrb. f. Wiss. Bot., 40.

Lehman, F. E. 1961. Action of morphostatic substances... In: Advances in Morphogenesis I.

Libbert, E. 1957. Untersuchungen über die Physiologie der Adventivwurzelbildung III. Z. f. Bot., 45.

Link, G. K., Eggers, V. 1946. Mode, site, and time of initiation of hypocotyledonary bud primordia in Linum usitatissimum L. Bot. Gaz., 107 : 441 - 454.

Linsbauer, K. 1925. Rückdifferenzierung als Voraussetzung ontogenetischer Entwicklung. Flora, 118/119 : 346 - 368.

Linser, H. 1949. Über den Einfluss von Pflanzenextrakten auf das Streckungswachstum, die Wurzel- und Sprossbildung bei Pflanzen. Österr. Bot. Z., 95 : 95 - 101.

Loeb, I. 1917. A quantitative method of ascertaining the mechanism of growth and of inhibition of growth of dormant buds. Science n.s. 45 : 436 - 439.

Magnus, W. 1906. Regenerationserscheinungen bei Pflanzen. Naturwiss. Wochenschr., 40.

Magnus, W. 1918. Wund-Callus und Bakterien-Tumore. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 36, 20.

McMartin, A. 1933. Propagation from the leaf of Acanthus. Trans. Bot. Soc. Edinb., 31.

Morgan, T. H. 1901. Regeneration. New York.

Murray, B. E. 1957. The ontogeny of adventitious stems on roots of creeping-rooted Alfalfa. Can. J. Bot., 35, 4 : 463 - 473.

Naylor, E. E. 1941. The proliferation of dandelions from roots. Bull. Torr. Bot. Club, 68 : 351 - 358.

Nečas, O. 1956. Die Regeneration von Zellfragmenten bei den Hefen. Biol. Zbl., 75, 5/6 : 268 - 281.

Needham, A. E. 1961. Adaptive value of regenerative ability. Nature, 191, 4789 : 720 - 721.

Němec, B. 1905. Studien über die Regeneration. Berlin.

Němec, B. 1907. Einige Regenerationsversuche an Taraxacum-Wurzeln. Wiesn. Festsch.

Neubert, H. 1931. Ersatzbildung beim Flachs. Faserforschung, 9, 1 : 9 - 63.

Pearsall, W. H., Priestley, J. H. 1923. Meristematic tissues and protein iso-electric points. New Phytol., 22 : 185 - 191.

Pfeffer, W. 1905. Physiology of plants, 2.

Priestley, J. H. 1929. Problems of vegetative propagation. J. Roy. Hort. Soc., 51 : 1 - 16.

Priestley, J. H., Swingle, C. 1929. Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. Un. St. Dep. Agric. Techn. Bull., 151.

Rauh, W. 1937. Die Bildung von Hypocotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina 4, 24 : 395 - 553.

Reid, M. E. 1926. Growth of tomato cuttings in relation to stored carbohydrate and nitrogenous compounds. Amer. J. Bot., 13 : 548 - 574.

Riispere, A. 1963. γ-kiirguse mõjust kuningbegoonia ja koralltomati regeneratsioonile. Vabariiklik konverents taimefüsioloogia ja -geneetika alal. Tallinn.

Riker, A. I. 1927. Cytological studies of crown-gall tissues. Amer. J.Bot., 14 : 25 - 37.

Riker, A. I., Berge, T. O. 1935. Atypical and pathological multiplication of cells approached through studies on crown gall. Amer. J. Cancer., 25, 2.

Russow, E. 1875. Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe. Dorpat.

Saar, A. 1963. Histokeemilisi andmeid alpi kannikese mugula regeneratsiooniprotsessist. TRÜ Toimetised 136. Botaanika-alased tööd 6.

Schrader, A. L. 1924. Relation of the chemical composition to the regeneration of roots and tops on tomato cuttings. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 21 : 187 - 194.

Schubert, O. 1913. Bedingungen zur Stecklingsbildung und Propfung von Monocotylen. Centralbl. Bakt. Paras. Inf., 38 : 309 - 443.

Schürhoff, P. 1906. Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. Bot. Centralbl., 19, 3.

Scott, D. H., Brebner, G. 1891. On internal phloem in the root and stem of dicotyledons. Ann. Bot., 5, 19 : 259 - 300.

Simon, S. 1904. Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. Wiss. Bot., 40.

Sinnott, E. W. 1960. Plant Morphogenesis. New York, Toronto, London.

Smith, A. I. 1936. Adventitious roots in stem cuttings of Begonia maculata and B. semperflorens. Amer. J. Bot., 23 : 511 - 515.

Smith, E. P. 1927[a]. The anatomy and propagation of Clematis. Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinb., 29.

Smith, E. P. 1927[b]. The origin of adventitious growth in coleus. Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinb., 29 : 145 - 151.

Stange, L. 1957. Untersuchungen über Umstimmungs- und Differenzierungsvorgänge in regenerierenden Zellen des Lebermooses Riella. Zeitsch. f. Bot., 45 : 197 - 244.

Sterling, C. 1950. Histogenesis in tobacco stem segments cultured in vitro. Amer. J. Bot., 37, 6.

Sterling, C. 1951. Origin of buds in tobacco stem segments cultured in vitro. Amer. J. Bot., 38, 10.

Steward, F. C. 1961. Organization and integration: plant cell growth and nutrition. In: Growth in Living Systems, 484 - 490.

Steward, F. C., Mohan Ram. 1961. Determining Factors in Cell growth: some implications for morphogenesis in plants. In: Advances in Morphogenesis.

Stingl, G. 1905. Untersuchungen über Doppelbildung und Regeneration bei Wurzeln. Österreich. Bot. Zeitschr., 1.

Stingl, G. 1909. Über regenerative Neubildung an isolierten Blättern Phanerogamen Pflanzen. Flora, 99 : 178 - 192.

Struckmeyer, B. E. 1950. Histological aspects of the changes from a vegetative to a flowering state. Amer. Nat., 84, 815 : 135 - 150.

Swingle, F. 1940. Regeneration and vegetative propagation. Bot. Rev., 6, 7 : 301 - 356.

Sykes, J. T., Williams, I. H. 1959. Factors affecting regeneration from cuttings using mist technique. Ann. Appl. Biol., 47, 3.

Sylwester, E. P., Countryman, M. C. 1933. A comparative histological study of crown gall and wound callus on apple. Amer. J. Bot., 20 : 328 - 339.

Ziegler, M. 1955. untersuchungen über Wundreizreaktionen an Pflanzen. Protoplasma, 44, 3.

Taylor, G. 1927. The origin of adventitious growth in Acanthus montanus. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb., 29 : 291 - 296.

Thimann, K. V., Delisle, A. L. 1942. Notes on the rooting of some conifers from cuttings. J. Arnold Arbor., 23, 1.

Tiver, N. S. 1942. Studies on the flax plant. I Physiology of growth, stem anatomy and fibre development in fibre flax. Austr. J. Exp. Biol. Med. Sci., 20 : 149 - 160.

Toni, I. B. de, Paoletti, I. 1891. Beitrag zur Kenntnis des anatomischen Baues von Nicotiana tabacum L. Ber. Deutsch. Bot. Ges. (Gen.-Versammlung), 9 : 42 - 50.

Toomsalu, A. 1956. Mõnede taimede hüpokotüülide regeneratsioonivõime ning selle bioloogiline tähtsus. Kand. väitekiri. TRÜ.

Torrey, J. G. 1959. Experimental modification of development in the root. In: Cell, Organism, and Milieu.

Torrey, J. G., Shigemura, Y. 1957. Growth and controlled morphogenesis in pea root callus tissue grown in liquid media. Amer. J. Bot., 44, 4 : 334 - 344.

Treitel, O. 1945. Aging of plant tissue and stress-strain curves modulus of elasticity and specific gravity of plant tissue. Trans. Kans. Ac. Sci., 48, 2.

Tulintsev, V. G. 1957. Toalilled. ERK, Tallinn.

McVeigh, I. 1938. Regeneration in Crassula multiclava. Amer. J. Bot., 25 : 7 - 11.

Vöchting, H. 1904. Über die Regeneration der Araucaria excelsa. Jahrb. f. Wiss. Bot., 40.

Vöchting, H. 1906. Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Ztg., 64 : 101 - 148.

Waddington, C. H. 1957. The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology. New York.

Wardlaw, C. W. 1959. Methods in plant morphogenesis. J. Linn. Soc. London, 56, 366 : 154 - 160.

Warmke, H. E., Warmke, G. L. 1950. The role of auxin in the differentiation of root and shoot primordia from root cuttings of Taraxacum and Cichorium. Amer. J. Bot., 37, 4.

Wetmore, R. H., Wardlaw, C. W. 1951. Experimental morphogenesis in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 2 : 269 - 292.

Wilcox, H. 1955. Regeneration of injured root systems in noble fir. Bot. Gaz., 116, 3 : 221 - 234.

Wilde, C. E. 1959. Differentiation in response to the biochemical environment. In: Cell, Organism, and Milieu, 3 -43.

Wilton, O. C. 1938. Correlation of cambial activity with flowering and regeneration. Bot. Gaz., 99 : 854 - 864.

Wolfe, F. 1934. Origin of adventitious shoots in Cotoneaster dammeri. Bot. Gaz., 95 : 686- 694.

Yarwood, C. E. 1946. Detached leaf culture. Bot. Rev., 12, 1.

Александров В.Т. 1948. К биологии клеточного ядра растительных организмов и о физиологической сущности каллюса черенков. Сов. бот., 6 : 17 - 25.

Александров В. Т. 1954. Анатомия растений. М.

Афанасьева А. С., Глущенко И. Е., Эленгорн Я. Е. 1955. Процесс каллюсообразования у томатов. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.

Ахметов Р. Р., Елсакова Т. Н., Чекмин И.Ф., Конарев В. Г. 1962. Методика определения состояния РНК в клетке. II Всесоюзн. конф. по нуклеиновым кислотам растений. Рефер. докладов.

Баранова Е:А: 1947. Анатомические закономерности корнеобразования в черенках тау-сагиза. Рефер. научн.-исслед. работ отд. биол. наук АН СССР за 1945 г. М.

Бейдеман И. Н. 1954. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях.

Бейли Н. 1962. Статистические методы в биологии. М.

Бельская Т. Н. 1949. Методика изучения возрастных изменений у растений по морфологическим признакам.

Бутенко Р. Г. 1964. Нуклеиновый обмен в процессе органогенеза и регенерации растений в культуре тканей и клеток. Сб. Биология нуклеинового обмена у растений. М.

Бутенко Р. Г., Яковлева З. М. 1962. Контролируемый органогенез и регенерация целого растения в культуре недифференцированной ткани. Изв. АН СССР, сер. биол., 2.

Быченкова З. А. 1963. Активность камбия и паренхимных тканей отрезков ветвей древесных растений в культуре in vitro. Автор.канд.дисс. Ленингр. Лесотехн. акад.

Василевская В. К. 1937. Структурные закономерности при регенерации одуванчика. Бот. журн., 22, 1.

Глущенко И. Е. 1948. Вегетативная гибридизация растений. М.

Глущенко И. Е. 1950. К вопросу о генетической разнокачественности тканей у растений. Проблемы ботаники, I.

Глущенко И. Е. 1961. Наследственность и изменчивость культурных растений. М.

Гулканян В. О. 1937. Получение регенеративных побегов хлопчатника, табака и томата. Канд. дисс.

Дубровицкая Н. И. 1940. Экспериментальное изменение исторических функций органа. Изв. АН СССР, сер. биол., 2.

Дубровицкая Н. И. 1944. Влияние состояния растения и его частей на побегообразование у вишни. Рефер. научн.-исслед. работ отд. биол. наук АН СССР за 1944 г. М.

Дубровицкая Н. И. 1947. Регенеративная способность листьев табака и ее зависимость от возрастного состояния. Рефер. научн.-исслед. работ отд. биол. Наук АН СССР за 1945 г.

Дубровицкая Н. И. 1949. Влияние возрастного состояния листьев на регенеративную способность. Докл. АН СССР, 66, 5.

Дубровицкая Н. И. 1958. Возраст и регенерация у растений. Докт. дисс. Гл.бот.сад.АН СССР.

Дубровицкая Н. И. 1961. Регенерация и возрастная изменчивость растений. М.

Дубровицкая Н. И., Баранова Е. А. 1949. Листовые черенки и их регенеративная способность в зависимости от возрастного состояния. Труды Гл. бот. сада АН СССР, I.

Дубровицкая Н. И., Кренке А. Н. 1954. Опыт черенкования эвкалипта. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 18.

Евтушенко Г. А. 1947. Способность к вегетативному размножению культурных и диких форм Nicotiana L. Труды Киргизск. филиала АН СССР, 2 : 29 - 55.

Ефейкин А. К. 1940. Влияние возраста черенка на развивающееся из него растение и вопрос о необратимом старении меристемы. Докл. АН СССР, 28, 5.

Ефейкин А: К: 1954. Жизненность растений, выращенных из черенков разного возраста. Докл. АН СССР, 95, 1.

Завадский К. М. 1954. О новообразовании меристематических клеток при вегетативном размножении растений листьями. Сб. Новые данные по проблеме развития клеточных и неклеточных форм живого вещества.

Каспирова Т. А. 1953. Экспериментальное и анатомическое изучение размножения растений листовыми черенками разного возраста. Канд. дисс. ЛГУ.

Кедровский Б. В. 1951. Нуклеиновые кислоты в клетках поврежденного и больного организма. Усп. совр. биол., 32, 3/6/.

Конарев В. Г. 1947. Возрастные изменения в клетках растения и ИЭТ протоплазмы. Докл. АН СССР, 59, 4.

Конарев В. Г. 1964. Нуклеиновые кислоты, их состояние и роль в обмене веществ у растений. Сб. Биология нуклеинового обмена у растений. М.

Конарев В. Г., Закиров С. З., Елсакова Т. Н. 1958. Пиронинофилия ядра как показатель состояния ДНК. Докл. АН СССР, 120, 2.

Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. М.

Кренке Н. П. 1950. Регенерация растений. М.

Кренке А. Н., Дубровицкая Н. И. 1949. Качество фермента каталазы и его активность в зависимости от возрастного состояния листьев табака. Докл. АН СССР, 66, 4.

Курамшин Г.С., Конарев В.Г., Нетупская С.В. 1962. Нуклеиновые кислоты как показатель содержания протоплазменной субстанции в растительных тканях. II Всесоюзн. научн. конф. по нуклеиновым кислотам растений. Рефер. докладов.

Лейсле В. 1948. Вопросы укоренения корня кок-сагыза. Зап. Воронежск. с.-х. ин-та, 21, 2.

Лысенко Т. Д. 1936. Теоретические основы яровизации. М.

Любинский Н. А. 1957. Физиологические основы вегетативного размножения растений. Киев.

Макаров П. В. 1958. Основы цитологии. М.

Максимова Н. А., Турецкая Р. Х. 1947. Укоренение черенков картофеля в связи с их возрастным состоянием. Сов. бот., 15, 1.

Михайлова Г. Р. 1957. Некоторые особенности динамики нуклеиновых кислот в прираневой области у растений. Докл. АН СССР, 113, 3.

Молотковский Г. Х. 1943. К вопросу о вегетативном размножении каучуконосов кок-, тау- и крымсагизов. Докл. АН СССР, 40, 7.

Молотковский Г. Х., Поруцкий Г. В. 1951. Влияние тканевых экстрактов на срастание прививочных компонентов и укоренение черенков. Докл. АН СССР, 80, 6.

Навашин М. С. 1955. О генезисе клеток при регенерации у растений. Тезисы докладов совещания эмбриологов в Ленинграде 25 - 31 янв. 1955.

Первухина Н. В. 1945. Материалы к выяснению закономерностей развития каллюса. Сов. бот., 13, 2.

Плохинский Н.А. 1961. Биометрия. Новосибирск.

Поволочко П. А. 1937. Опыты по регенерации у Nicotiana tabacum. Труды по прикл. бот., ген. и сел., 2 /7/ : 113 - 126.

Полежаев Л. В. 1950. Некоторые принципы в учении о регенерации. Журн. общ. биол., 4.

Пояркова А. И. 1955. Сем. Solanaceae. Флора СССР 22 : 106 - 107.

Правдин Л. Ф. 1938. Вегетативное размножение растений /Теория и практика/. М., Л.

Правдин Л. Ф. 1944. Влияние величины и возраста древесных черенков на их укоренение. Сов. бот., 2.

Прозина М. Н. 1960. Ботаническая микротехника. М.

Прокофьева-Бельговская А. А., Капитонова О. Н. 1960. Изоэлектрическая точка цитоплазмы и ядерных элементов Actinomyces streptomycini Kras. Изв. АН СССР, сер. биол. 1.

Проценко Д. Ф. 1946. Об особенностях регенерации у коксагыза при черенковании. Докл. АН СССР, 53, 3.

Работнов Т. А. 1946. Опыт определения возраста у травянистых растений. Ботан. журн., 31, 5.

Роскин Г. И. 1946. Изоэлектрические пункты клеток и их изменения в норме, развитии и патологии. Усп. совр. биол., 22, 2.

Рудаева А. В. 1957. Некоторые теоретические предпосылки методики определения ИЭТ и ее место в цитохимии. Учен. зап. Харьковск. ун-та, 79, 26.

Северова А. И. 1950. Укоренение стеблевых черенков сосны обыкновенной в зависимости от возраста материнского растения. Докл. АН СССР, 74, 4.

Сергеев Л. И., Мельников В. К., Сахнов Н. С., Кандарова И. В. 1962. Динамика ИЭТ протоплазмы клеток и рибонуклеиновой кислоты в тканях однолетних побегов древесных растений. II Всесоюзн. научн. конф. по нуклеиновым кислотам растений. Рефер. докладов.

Сизова М. А. 1948. Наследственные изменения растений, полученных из адвентивных почек клубней картофеля. Агробиол., 3.

Синюхин А. М. 1957. Характер физиологических процессов в тканях каллюса томата при образовании в них вторичной меристемы. Докл. АН СССР, 117, 3.

Смирнов А. И. 1928. К характеристике возраста табачных листьев. Труды Гос. Ин-та табаковедения, 46.

Таусон В. О., Понтович В. Э. 1947. Изменения активности ферментных систем при дифференцировке каллюса. Рефер. научн.-исслед. работ отд. биол. наук АН СССР за 1945 г.

Токин Б. П. 1959. Регенерация и соматический эмбриогенез. Изд-во Ленингр. ун-та.

Туманишвили Т. Д. 1958. Стимуляция регенерационного процесса действием тканевых экстрактов. Журн. общ. биол., 5.

Турецкая Р. Х. 1957. Рост растений и их способность к регенерации. Сб. Памяти акад. Н. А. Максимова. М.

Турецкая Р. Х. 1961. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.

Туркова Н. С. 1964. Изменения нуклеинового обмена в онтогенезе растений при разных условиях выращивания. Сб. Биология нуклеинового обмена у растений. М.

Хао Шуй. 1959. Исследование каллюсо- и корнеобразования у изолированных семядолей Helianthus annuus L. и других видов растений. Канд. дисс. ЛГУ.

Хачатуров С. П. 1927. Получение регенеративных побегов у табака. Труды по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, 7.

Цельцова Л. П. 1959. О делении клеток при регенерации корня одуванчика. Докл. АН СССР, 127, 5.

Цельцова Л. П. 1960. К вопросу о митотическом и немитотическом делении клеток у растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.

Цельцова Л. П. 1961. Об образовании вторичных меристем растений. Труды Ин-та Генетики, 28.

Чайлахян М. Х. 1956. Онтогенез и целостность растительного организма. Ботан. журн., 41, 4.

Шишкин Б. К. 1964. Род Taraxacum. Флора СССР 29 : 433.

Шмальгаузен И. И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Л.

Штромберг А. Я. 1959. Деятельность камбия в листьях некоторых древесных двудольных растений. Докл. АН СССР, 124, 3.

Шуманская М. Т. 1958. Вегетативные гибриды из каллюса. Агробиол., I.

Элленгорн Я. Е., Глущенко И. Е., Афанасьева А. С. 1951. Некоторые вопросы генезиса растительной клетки. Изв. АН СССР, сер. биол., 5.

Юзепчук С. В. 1949. Сем. Linaceae . Флора СССР 14 : 100 - 101.

Юсуфов А. Т. 1959. Сравнительное изучение способности листовых черенков к корне- и побегообразованию. Канд. дисс. ЛГУ.

Andmed koralltomati lehtpistikute juurdumisest 15. päeval pärast lehtede emataimelt eemaldamist

Lehtede asetus varrel		I kordus 1960		II kordus 1960		III kordus 1961		IV kordus 1961		V kordus 1962		VI kordus 1963	
		Vegetatiivsed taimed (V.)	Generatiivsed taimed (G.)	V.	G.	V.	G.	V.	G.	V.	G.	V.	G.
Ülemised lehed	Katses kasutatud pistikute hulk	50	50	48	50	50	50	50	49	50	50	50	50
	Juurdunud pistikute hulk	3	24	0	5	5	3	15	3	12	18	4	7
Keskmised lehed	Katses...	48	50	50	48	50	50	50	50	50	50	50	50
	Juurdunud...	10	25	0	0	22	3	35	6	15	0	3	8
Alumised lehed	Katses...	49	50	49	50	50	50	48	48	50	50	50	50
	Juurdunud...	14	24	0	2	13	1	14	4	22	0	1	1

Lisa II

Andmed koralltomati lehtpistikute juurdumisest 30. päeval pärast lehtede emataimelt eemaldamist

Lehtede asetus taimel		I kordus 1960		II kordus 1960		III kordus 1961		IV kordus 1961		V kordus 1962		VI kordus 1963	
		Vegetatiivsed taimed (V)	Generatiivsed taimed (G)	V.	G.	V.	G.	V.	G.	V.	G.	V.	G.
Ülemised lehed	Katses kasutatud pistikute arv	50	50	48	50	50	50	50	49	50	50	50	50
	Juurdunud pistikute arv	42	50	8	45	37	46	40	47	42	48	26	36
Keskmised lehed	Katses...	48	50	50	48	50	50	50	50	50	50	50	50
	Juurdunud...	41	44	10	36	42	46	44	44	49	38	19	22
Alumised lehed	Katses...	49	50	49	50	50	50	48	48	50	50	50	50
	Juurdunud...	47	36	48	44	40	41	45	36	50	22	29	16

Andmed adventiivsete võsude tekkimise kohta koralltomati lehtpistikuil

Lehtede asetus varrel		I kordus 1960		II kordus 1961		III kordus 1961		IV kordus 1962	
		Vegetatiivsed taimed (V.)	Generatiivsed taimed (G.)	V.	G.	V.	G.	V.	G.
Ülemised lehed	Katses kasutatud pistikute arv	50	50	49	49	50	50	50	50
	Võsusid moodustanud pistikute arv	4	15	31	21	26	28	7	1
Keskmised lehed	Katses...	50	50	50	50	50	50	50	50
	Võsusid...	3	7	4	Ø	20	6	6	3
Alumised lehed	Katses...	50	50	50	50	50	48	50	50
	Võsusid...	2	10	14	14	23	6	4	1

Lisa IV

Andmed koralltomati varspistikute juurdumisest 30. päeval pärast pistikute lõikamist

Arengufaas		I kordus 1960		II kordus 1961		III kordus 1961		IV kordus 1962		V kordus 1962	
		Pistikute hulk katses	Juurd. pistikute hulk	Pistikute hulk katses	Juurd. pistikute hulk	Pistikute hulk katses	Juurd. pistikute hulk	Pistikute hulk katses	Juurd. pistikute hulk	Pistikute hulk katses	Juurd. pistikute hulk
Veget. perioodi algus (3-4 pärislehte)		43	40	50	46	50	46	50	50	40	35
Vegetatiivse perioodi lõpp	Ülemised varspistikud	33	30	35	31	70	68	30	26	33	28
	Alumised varspistikud	33	33	35	35	72	71	30	30	33	29
Generatiivse perioodi algus (õienupud)	Ü.	30	30	34	28	25	15	20	14	20	20
	A.	22	22	34	34	25	20	20	20	20	20
Generatiivse perioodi lõpp (viljumine)	Ü.	34	33	40	30	20	16	20	15	20	20
	A.	30	30	30	29	18	11	20	20	20	20

Andmed koralltomati hüpokotüüli regeneratsiooni kohta 15. päeval pärast dekapiteerimist

Arengufaas	I kordus 1960		II kordus 1961		III kordus 1961		IV kordus 1962		V kordus 1962	
	Katsetaimede hulk	Nendest regenereerunud	Katsetaimede hulk	Nendest regenereerunud	Katsetaimede hulk	Regenereerunud	Katsetaimede hulk	Regenereerunud	Katsetaimede hulk	Regenereerunud
Vegetatiivse perioodi algus (3 - 4 pärislehte)	35	23	55	47	53	16	50	0	50	0
Vegetatiivse perioodi lõpp	35	25	41	37	78	19	35	0	33	0
Generatiivse perioodi algus (õienupud)	58	57	25	22	50	19	20	0	33	15
Generatiivse perioodi lõpp (viljumine)	37	18	29	14	28	0	30	0	30	0

Lisa VI

Andmed koralltomati hüpokotüüli regeneratsiooni kohta 30. päeval pärast dekapiteerimist

Arengufaas	I kordus 1960		II kordus 1961		III kordus 1961		IV kordus 1962		V kordus 1962	
	Katse-taime-de hulk	Nendest regene-reerunud	Katses ...	Regener. ...	Katses ...	Regener. ...	Katses ...	Regener. ...	Katses ...	Regener. ...
Vegetatiivse perioodi algus (3-4 pärislehte)	35	23	55	54	53	53	50	48	50	47
Vegetatiivse perioodi lõpp	35	29	41	39	78	65	35	28	33	28
Generatiivse perioodi algus (õienupud)	58	57	25	25	50	49	20	20	33	33
Generatiivse perioodi lõpp (viljumine)	37	25	29	23	28	21	30	22	30	15

Andmed vääristubaka lehtpistikute juurdumise kohta 30. päeval pärast emataimelt eraldamist

Lehtede iseloomustus	I kordus 1959				II kordus 1960				III kordus 1961				IV kordus 1962			
	Vegetatiivsed taimed		Generatiivsed taimed		V.		G.		V.		G.		V.		G.	
	Pistikute hulk katses	Juurdunud pistikute hulk	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...
Ülemised lehed	22	20	22	15	50	46	50	35	30	29	30	26	20	18	20	11
Keskmised lehed	22	14	22	5	50	19	50	11	20	4	20	1	20	9	20	6
Alumised lehed	26	10	26	2	50	0	50	0	20	3	30	0	20	3	20	2
Noored lehed vegetatiivse perioodi algusest	50	38			100	52			50	31			50	34		

Andmed vääristubaka varspistikute juurdumise kohta 30. päeval pärast pistikute lõikamist

Pistikute iseloomustus	I kordus 1960				II kordus 1961				III kordus 1962			
	Vegetatiivsed taimed (V.)		Generatiivsed taimed (G.)		V.		G.		V.		G.	
	Katses kasutatud pistikute hulk	Juurdunud pistikute hulk	Katses ...	Juurdunud	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...	Katses ...	Juurdunud ...
Pistikud varre ülemisest osast	50	45	50	38	25	25	25	20	30	30	30	22
Pistikud varre alumisest osast	50	19	50	14	25	12	25	6	30	20	30	0
Pistikud noortelt taimedelt 3-4 lehe faasis	50	50			50	49			50	49		

Lisa IX

Andmed võlilille lehtpistikute regeneratsiooni kohta

Lehtede iseloomustus	I kordus 1960			II kordus 1961			III kordus 1961			IV kordus 1962			V kordus 1963		
	Nendest juurdunud pistikuid	Katses kasutatud pistikuid	Nendest võsunud pistikuid	Juurdunud ...	Katses	Võsunud ...	Juurdunud ...	Katses	Võsunud ...	Juurdunud ...	Katses	Võsunud ...	Juurdunud ...	Katses	Võsunud ...
Lehed 20-30 päeva vanustelt taimedelt	43	50	10	28	50	0	53	100	26	67	70	17	48	50	0
Lehed 1,5 kuu vanustelt taimedelt	45	100	8	5	50	0	6	100	0	0	70	0	13	50	0
Lehed 6 kuu vanustelt ja vanematelt taimedelt	1	25	0	3	75	0	0	100	0	0	70	0	0	50	0

Andmed võililles juurpistikute regeneratsiooni kohta 30. päeval pärast pistikute lõikamist

Pistikuteks kasutatud juurte iseloomustus	I kordus 1960			II kordus 1960			III kordus 1961			IV kordus 1961			V kordus 1962		
	Nendest juurdunud pistikuid	Katses kasutatud pistikute hulk	Nendest võsunud pistikuid	Juurdunud ...	Katses ...	Võsunud ...	Juurdunud ...	Katses ...	Võsunud ...	Juurdunud ...	Katses ...	Võsunud ...	Juurdunud ...	Katses ...	Võsunud ...
Vanad juured (d= 7-20 mm)	30	71	58	70	100	99	77	100	100	69	75	73	39	50	42
Keskmised juured (d= 3-5 mm)	41	67	59	81	100	98	97	100	100	74	100	98	43	50	47
Noored juured (d= 1,5 - 3 mm)	37	40	40	98	100	100	100	100	98	97	100	96	50	50	49

Andmed lina varspistikute juurdumise kohta 30. päeval pärast pistikute lõikamist

Pistikute iseloomustus		I kordus 1960		II kordus 1961		III kordus 1962	
		Katses kasutatud pistikute hulk	Juurdunud pistikute hulk	Katses ...	Juurdunud...	Katses...	Juurdunud...
Pistikud idanditelt		100	75	40	20	75	74
Vegetatiivsed taimed (4-5 pärislehe faasis)	Ülemised pistikud	40	10	100	10	50	6
	Alumised pistikud	40	0	100	2	50	1
Generatiivsed taimed	Ülemised pistikud	100	0	100	0	50	6
	Alumised pistikud	100	0	100	0	50	0

Andmed lina hüpokotüüli regeneratsiooni kohta 30. päeval pärast dekapiteerimist

Dekapiteeritud taimede arengufaas	I kordus 1960		II kordus 1961		III kordus 1962	
	Katse-taimede hulk	Regenereerunud hüpokotüülide hulk	Katses...	Regenereerunud ...	Katses...	Regenereerunud ...
Töusmete faas	100	92	75	45	100	72
Vegetatiivse perioodi algus (4-5 päris-lehte)	42	21	100	55	100	13
Generatiivne periood	50	0	50	0	50	0