TARTU RIIKLIK
ÜLIKOOL



L. SARAPUU

TAIMEFÜSIOLOOGIA

II

TARTU 1960

ARH

A-23184

TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL
TAIMEFÜSIOLOOGIA KATEEDER

L. SARAPUU

TAIMEFÜSIOLOOGIA

(LOENGUD)

II

ARHIIVKOGU

TARTU 1960

Arh.
Tartu Riikliku Ülikooli
Raamatukogu
63

Vastutav toimetaja A. Perk
Korrektor E. Võhandu

TRÜ Rotaprint 1956. Trükipoognaid 14,1.
Tir. 400 eks. MB 03060. Tell. nr. 359.

Hind rbl. 4.25

Esimene peatükk

HINGAMINE

1. HINGAMISE MÕISTE JA FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS

Hingamise mõiste on bioloogias läbi teinud pika arengu. Oma esialgsel kujul tähendas see ainult loomadel ja inimestel esinevat õhu sissehingamist ja väljahingamist. Veel 19.saj. algul ei tunnustatud taimede hingamist ja arvati, et hingamisliigutused ning vereringe moodustavadki tähtsama osa hingamisprotsessist. Hapniku neelamise taimerakkude poolt tegi kindlaks D u t r o c h e t (1837). Kuna taimedel pole hingamisteid, siis seetõttu suunasid taimefüsioloogid juba alguses oma tähelepanu hingamise olemuse, selle keemismi selgitamisele.

Kaasajal nimetatakse hingamiseks orgaaniliste ühendite biokeemilist hapendumisprotsessi, mis kaasneb organismi elutegevuseks vajaliku energia vabanemisega ja CO_2 ning H_2O eraldumisega. Hingamine hõlmab kõik dissimilatsiooniprotsessid.

Hingamise füsioloogilist tähtsust võib väljendada järgmiste punktidena.

1. Hingamisprotsessis vabaneb energia. Vabanev energia kasutatakse mitmesugusteks füsioloogilis-biokeemilisteks protsessideks. Nii on energia vajalik protoplasma struktuuri säilitamiseks ja kasvuga seotud endotermilisteks süntees reaktsioonideks, aga ka mineraalainete omastamiseks mullast. Üheks põhiliseks süsteemiks, mille kaudu toimub hingamisel vabaneva energia deponeerumine ja üleandmine süntetetilistele protsessidele, on ADF $\rightleftharpoons$ ATF süsteem. Selles süsteemis esinev energia kasutatakse mitmesuguste ainete, eriti suhkrute fosforileerimiseks, mille tulemusena need muutuvad energiarikasteks ja reageerimisvõimelisteks.

2. Hingamisprotsessis toimub pikkade keeruliste muundumisahelate kaudu komplitseeritud varuainete (süsivesikud, rasvad, tagavaravalgud) lõhustumine, mille tulemusena moodustuvad vaheproduktidena mitmesugused keemilises mõttes labiilsed, liikuvad ja reageerimisvõimelised ühendid. Need on kasvuga seotud uute ainete sünteesi lähtematerjalideks.

3. Hingamine seostab kogu organismi ainevahetuse mitmekülgseks tervikuks. Nii muutuvad hingamisprotsessi kaudu süsivesikud rasvadeks ja vastupidi. Hingamisel tekkivad vaheproduktid võtavad osa ka valkude, pigmentide jpt. orgaaniliste ainete biosünteesist.

4. Hingamise kaudu toimub elava aine pidev eneseuuenemine. Vastavad uurimised stabiilsete isotoopidega näitavad, et pool inimese maksa ja plasma valkudest uueneb 10 päeva jooksul. 80 päeva jooksul uueneb pool kogu inimorganismi valkudest. Valgumolekuli keskmist vanust noores rukkitaimes arvestatakse mõnede tundidega.

Hingamisprotsessi suurest tähtsusest taimeorganismis räägib selle protsessi universaalsus. Taime hingamine ei ole lokaliseeritud mingisugustes organites või kudedes. Ta toimub kõikides organites ja kudedes ja ilma erandita kõikides elavates rakkudes. Taimerakud hingavad alati ja kogu oma elu jooksul. Hingamine katkeb ainult organismi surma korral.

2. HINGAMISEGA KAASNEVAD MUUTUSED JA HINGAMISINTENSIIVSUSE MÄÄRAMISE MEETODID

Summaarselt võib hingamisprotsessi väljendada järgmiselt:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6H_2O + 6CO_2 + 674 \text{ kcal.}$$

Esitatud aeroobse hingamise võrrandist on näha, et hingamisega kaasnevad järgmised muutused.

1. Taimeorganismi kuivkaalu vähenemine, mis toimub peamiselt heksoosside kulutamise tagajärjel. Eriti suur on kaalu vähenemine terade idanemisel või juurviljade säilitamisel. Nii näiteks B o u s s i n g a u l t' andmetel kaotavad pimeduses idanevad seemned oma algkuivkaalust ca 50 %.

2. Taime ümbritseva atmosfääri gaasilise koosseisu muutumine. Selle põhjustab hapniku sidumine ja CO_2 eraldamine hingamisel. Nii näiteks võib vilja elevaatorites CO_2 hulk terade ümbruses tõusta väga suureks ja hapnik kaduda peaaegu täielikult. Samasugused muutused toimuvad ka juurvilja hoidlates.

3. Niiskuse eraldumine. Hingamisprotsessis eralduv niiskus võib põhjustada omakorda hingamise tõusu hoidlates, kui esineb halb ventilatsioon.

4. Soojuse eraldumine. Näiteks eraldavad idanevad nisuterad soojuse näol järgmised energiahulgad:

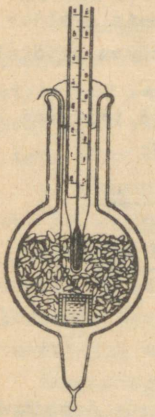
Idan. päev	Soojuse näol erald. energia (kcal/kg 25°)
2	263
3	540
4	2938

Idanemisel eraldunud soojus on ka linnaste hunnikute kuumenemise põhjuseks. Selline kuumenemine esineb ka aitades, kui teravili pole küllaldaselt kuiv. Terade soojenemist idanemisel on kerge demonstreerida D e w a r i termoanumaga (joon.74). Siin võib tähele panna üsna suurt temperatuuri tõusu (30 - 40°-ni ja isegi rohkem). Lõpuks võivad seemned ülekuumenemise tõttu kaotada isegi idanevuse. Veelgi suurem on temperatuuri tõus seente ja bakterite hingamisel. Nii areneb niiskel mahaniidetud rohul kiiresti nii rikkalik mikrofloora, et see muutub tuliseks.

Kirjeldatud hingamisega kaasnevatest muutustest kasutatakse hingamisintensiivsuse määramiseks põhiliselt neid, mis toimuvad taime ümbritseva atmosfääri gaasilises koosseisus. Need meetodid on väga lähedased fotosünteesi intensiivsuse määramisele, mistõttu siinkohal peatume nendel lühidalt.

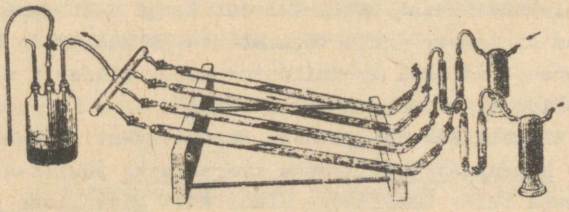
1. Taimede hingamise tagajärjel toimuva gaasivahetuse kindlakstegemisel asetatakse taim või selle osa hermeetiliselt suletavasse kasti või anumasse. Siit võetakse õhu proo-

vid ja uuritakse neid spetsiaalsete gaasianalüsaatoritega, milledest tuntum on Orsi aparaat. Muidugi tuleb kõik katsed roheliste taimeosade hingamise uurimisel teostada pimedas, et nendele tulemustele ei avaldaks mõju vastassuunaline CO_2 assimileerimine.



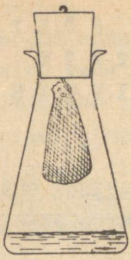
Joon.74. Dewari nõu seemnete idanemisel toimuva temperatuuri tõusu määramiseks.

2. Tihti lepitakse hingamise uurimisel ainult eralduva CO_2 määramisega. Selleks paigutatakse hingavad taimeosad mingisugusesse nõusse, millest juhitakse läbi CO_2-st vabastatud kuiv õhuvool. Katsenõust väljuv õhk juhitakse läbi CO_2 neelajate. Eritatud CO_2 hulka vastava ajaühiku jooksul võib määrata CO_2 neelajate kaalu suurenemise järgi. Sageli kasutatakse CO_2 neelajana tiitritud barüütlahust, kusjuures neelamisriistadeks on Pettenkoferi torud (joon.75). Neid läbib õhuvool pisikeste mullikestena, millest barüütlahus neelab ära CO_2. Barüütvedeliku tiitrimistulemuste erinevus katse algul ja lõpul näitab neelatud CO_2 hulka.



Joon.75. Pettenkoferi aparaat hingamisel eralduva CO_2 kvantitatiivseks määramiseks.

Hingamise määramiseks võib taimeobjekti asetada ka vastavatesse hingamiskolbidesse (joon.76), millesse on lisatud eelnevalt kindel hulk barüütlahust. Hingamisel vabanev CO_2



Joon.76. Kolb hingamisel eralduva CO_2 määramiseks.

reageerib barüütvedelikuga. Vabaksjäänud $Ba(OH)_2$ tiitrimisel happega saame kätte hingamisel eraldunud CO_2 hulga.

3. Hingamise määramise manomeetriline meetod põhineb sellel, et gaasi suletud süsteemis ja püsiva temperatuuri juures on võimalik määrata gaasi rõhu muutusi. Selleks seotakse suletud süsteemis hingamisel vabanev CO_2 alusega, mistõttu kogu rõhu muutus on põhjustatud hapniku kasutamisest taime poolt.

Hingamisintensiivsus väljendatakse eraldunud CC_2 või kasutatud hapniku kaaluühikutes hingava objekti toor- või kuivkaalu kohta tunnis. Seda võib väljendada ka CO_2 või hapniku mahu järgi lehe pinna ühiku kohta. Need on hingamise gaasivahetuse näitajad.

Normaalsetes tingimustes näitab hingamisintensiivsus taime üldise elutegevuse aktiivsust. Kuid teatud tingimustes (kõrge temperatuur jt.) võib hingamisintensiivsus liigselt tugevneda, kusjuures normaalne seos sünteetiliste protsessidega kaob. Selline hingamine on vähe produktiivne, kuna osa vabanevast energiast jääb kasutamata.

HINGAMISINTENSIIVSUSE SÕLTUVUS ORGANISMI BIOLOOGILISTEST ISEÄRASUSTEST JA VÄLISTINGIMUSTEST

3. HINGAMISINTENSIIVSUSE SÕLTUVUS ORGANISMI OMADUSTEST JA SELLE MUUTUMINE TAIME ONTOGENEESIS

Mitmesugused taimed ja isegi ühe ja sama taime erinevad koed on erineva hingamisintensiivsusega. Kõige aeglasemalt hingavad kuivad seemned. Intensiivsemalt hingavad mugulad, mahlakad viljad ja juurviljad. Kõige intensiivsema hingamisega on noored koed ja organid, mis kasvavad aktiivselt. Tugeva hingamisintensiivsusega on näiteks kambiumi rakud. Kõrgemate taimede üksikutest organitest hingavad kõige aktiivsemalt õied (lehtedest ca 3–4 korda tugevamini). Organismidest on kõige suurema hingamisintensiivsusega mikroorganismid, eriti hallitusseened. Toome tabelina mõned näited.

Mõnede taimeorganite ja Aspergillus nigeri hingamisintensiivsus (CO_2 mg 1 g kuivk. kohta 24 tunni jooksul)

Objekt	Hingamisintensiivsus
Kuivad nisu ja rukki terad	0,1 – 0,2
Kartuli mugulad	2,3
Sidruni viljad	12,4
Nisu juured	53,4
Nisu lehed	138,7
Hallitusseened (kahepäevane kultuur)	1751,0
Hallitusseened (kolmepäevane kultuur)	682,0
Hallitusseened (neljapäevane kultuur)	276,1

Tabelis esitatud andmed näitavad, et hallitusseened on võrreldes kõrgemate taimedega erakordselt intensiivse hingamisega. Just seepärast tõuseb säilitatava taimemassi

(näiteks terade, tubaka jne.) temperatuur siis, kui algab hallitamine.

Toodud andmed osutavad koos sellega ühele väga tähtsale nähtusele: vana hallitusseene kultuur on tunduvalt väiksema hingamisintensiivsusega kui noor kultuur. See on seletatav vananemisel hingamisintensiivsuse vähenemisega. On kindlaks tehtud, et on olemas tihe side taimekudede kasvu ja nende hingamisintensiivsuse vahel: mida intensiivsemalt kasvab taimekude, seda intensiivsemalt ta hingab ja vastupidi. Seda sõltuvust võib kindlaks teha mitte ainult koe otsese hingamisintensiivsuse ja kasvu kiiruse määramisega, vaid ka mõjumisel noore taime koele ainetega (NaF, $CH_2J.COOH$), mis pidurdavad hingamist. Seejuures toimub mitte ainult hingamise vaibumine, vaid koos sellega ka kasvu pidurdus.

P a l l a d i n tõestas, et taime kudede hingamisintensiivsus sõltub aktiivse protoplasma hulgast rakkudes. Mida noorem on antud kude, seda rohkem on protoplasmat. Kudede vananedes väheneb nendes protoplasma sisaldus, mille tagajärjel langeb ka hingamisintensiivsus. Sellest annavad tunnistust ka järgmised taime ontogeneesi kestel hingamise muutusi iseloomustavad andmed:

Hingamisintensiivsuse muutumine taime ontogeneesis

Valge peakapsas						
Lehtede vanus ööpäevades	3	8	91	48	7o	-
Hingamine (mg CO_2/kg. toork. tünnis)	314	155	67	52	27	-
Päevalill						
Lehtede vanus ööpäevades	22	36	5o	64	99	136
Hingamine (mg CO_2/kg. toork. tünnis)	3oo	81	46	59	25	8
Kartul						
Noorte lehtede vanus ööpäevades	3o	45	62	77	-	-
Hingamine (mg CO_2/kg toork. tünnis)	735	811	688	673	-	-

Mõnede taimede (maasikas, kõrvits, mais jt.) noorte lehtede hingamisintensiivsus ületab vanade vastava näitaja 2-lo korda. See noorte lehtede kõrge hingamisintensiivsus on põhjuseks tihti vaadeldavale CO_2 eraldumisele lehtede poolt valguse käes.

Tugev hingamisintensiivsus seemnete idanemisel, mis ületab sadasid kordi seemnete hingamise säilitamisel, on seotud noorte rakkude kujunemisega meristeemis. Organismi aktiivse kasvuperioodi lõppemisel (kapsas, päevalill) toimub hingamise järkjärguline vähenemine, mis on seotud protoplasma vananemisega.

Kui määramiseks võtta alati taime kõige noorem leht, siis hingamisintensiivsus on kõige suurem õitsemisfaasis (kartul).

Hingamisintensiivsuse langus taime ontogeneesis pole ühtlane. Nagu märkisime, tõuseb õitsemise perioodil hingamisintensiivsus, kuid see võib esineda ka hiljem. Näiteks mahlakatel viljadel (õunad, pirnid, tomatid) tõuseb hingamisintensiivsus uuesti viljade valmimisel. Oma rohkearvuliste uurimiste põhjal, mis on suunatud mahlakate viljade valmimise kemismi uurimisele, tuleb R a k i t i n järeldusele, et selline hingamisintensiivsuse tõus on seotud kudedes koguva etüleeni stimuleeriva mõjuga.

4. HINGAMISKOEFITSIENT JA HINGAMISSUBSTRAADID

Kui aeroobse hingamise protsess kulgeb täpselt eeltoodud valemi (lk. 4.) järgi, siis eraldatud CO_2 ja assimileeritud O_2 suhe, mida nimetatakse <u>hingamiskoefitsiendiks</u> (HK), võrdub ühega, s.o. $CO_2/O_2 = 1$. Kuid sellist hingamiskoefitsiendi suurust kohtame ainult teatud tingimuste kombinatsiooni juures ja nimelt:

A. HK = 1, kui
   1) hingamissubstraadiks on <u>süsivesikud</u>;
   2) hingamine toimub <u>aeroobsetes</u> tingimustes ja
   3) hapendumine läheb <u>lõpp-produktideni</u> (CO_2,H_2O).

Nende tingimuste puudumisel HK võib kõikuda ühes või teises suunas.

B. HK on väiksem kui üks (HK < 1), kui:

1) hingamissubstraadiks on suhkrutest vesiniku poolest rikkamad ja hapniku poolest vaesemad ained (rasvad, valgud). See esineb valgu- või õlirikaste seemnete idanemisel (osa hapnikku kasutatakse nimetatud ainete hapendamiseks süsivesikute tasemeni). Näiteks steariinhappe hapendumine toimub järgmiselt:

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

ja suhe $CO_2 : O_2$, s.o. 18 : 26 = 0,69.

2) koos aeroobse hingamisega toimuvad protsessid, millega kaasneb täiendav hapniku kasutamine. See esineb näiteks viljade (õunad, pirnid, tomatid) valmimisel (tunduvad hapniku hulgad seotakse taimes kogunevates orgaanilistes hapetes).

C. HK > 1, kui

1) hingamissubstraadiks on suhkrutest rohkem hapendatud produktid (orgaanilised happed). Nii toimub oblikhappe hapendumine järgmiselt:

$$2C_2O_4H_2 + O_2 \longrightarrow 4CO_2 + 2H_2O.$$

Siin HK = 4. Mida väiksem on HK, seda rohkem vabaneb hingamisprotsessis energiat ja vastupidi. Rasvad ja valgud on energiarikkad. Orgaanilised happed on energia poolest väga vaesed.

HK näitab hingamisprotsessi kvalitatiivset külge ja eriti:

1) hingamise sõltuvust hapendavast substraadist ja
2) aeratsiooni tingimusi, milles hingamine toimub.

HK sõltuvust hingamissubstraadist on kerge jälgida hallitusseente juures. Hallitusseentel ei ole toitetagavarasid

ja neil on kõrge hingamisintensiivsus. Kui nende toitelahuses on orgaaniliste ainete allikaks glükoos, siis hallitusseente HK = 1. Rasvade ja orgaaniliste hapete puhul on HK vastavalt 0,7 ja 2-3. Kui hallitusseente toitelahusele lisada glükoosi koos teiste ainetega, siis nende HK on algul 1 ja alles pärast suhkrute kasutamist hakkavad nad hapendama teisi aineid ning HK muutub. Hallitusseened arenevad rasvu sisaldavatel toitelahustel tunduvalt nõrgemini kui suhkrutel. Kõik see näitab, et glükoos on tõesti kõige eelistatavamaks hingamissubstraadiks.

Kõrgematel taimedel on kõige tähtsamaks hingamisprotsessis kasutatavaks ühendiks glükoos ja fruktoos. Väärtuslikuks lähteaineks hingamisprotsessis on ka sahharoos. See allub eelnevalt fermentatiivsele lagunemisele. Paljud mikroorganismid ja mõningad kõrgemad taimed kasutavad kergesti hingamissubstraadina mitmeaatomilisi alkohole, mis tekivad heksoosside taandumisel. Nii näiteks on manniit azotobakterile kõige paremaks hingamise lähtematerjaliks. Ploomi ja pirni viljade säilimisel kasutatakse hingamiseks nendes sisalduvat sobriiti. Idanevates õlirikastes seemnetes kasutatakse hingamiseks rasvu. Need alluvad fermentatiivsele lagunemisele, mille tulemusena moodustuvad rasvhapped ja glütseriin. Need muutuvad edasi suhkruteks. Süsivesikute puudusel kasutatakse hingamiseks ka orgaanilisi happeid.

Lõpuks tekib küsimus, kas hingamissubstraadina leiavad kasutamist ka valkained? Sellele küsimusele peab vastama täiesti jaatavalt. Küsimus valkude tähtsast osast hingamisprotsessis põhjendati B o r o d i n i poolt. Töötades nälgivate tubaka lehtedega, tuli ka S m i r n o v tehtud arvestuste ja analüüside põhjal järeldusele, et 20-40 % lehtede poolt eraldatud CO_2-st moodustub mittesüsivesikutest. Määrates kvantitatiivselt mitmesuguseid süsiniku ühendeid, leidis V i c k e r y, et tunduv osa CO_2-na eralduvast süsinikust pärineb valkudest.

5. HINGAMISINTENSIIVSUSE SÕLTUVUS VÄLISTINGIMUSTEST

Olles protoplasma elutegevuse avalduseks võib taime hingamine toimuda ainult nendes väliskeskkonna tingimuste piirides, milledes on võimalik elava protoplasma olemasolu. Kõik need faktorid, mis surmavad protoplasma, katkestavad ka normaalse hingamisprotsessi. See tihe side hingamise ja protoplasma elutegevuse vahel tingitakse esmajärjekorras sellega, et hingamine kujutab endast erakordselt keerulist redoksprotsesside ahelat, mis toimub valjult kindlaksmääratud järjestuses ja on omavahel väga täpselt kooskõlastatud. Nende protsesside õige kulg on võimalik ainult terve protoplasma struktuuri puhul, tänu millele hingamisprotsessi üksikud lülid on ruumiliselt eraldatud ja ei ristu omavahel. Protoplasma struktuuri rikkumine purustab ühtlasi nende keeruliste protsesside omavahelise kooskõla ja koos sellega ka hingamisprotsessi normaalse käigu.

a) Temperatuur. Temperatuur (t°) on tähtsamaks faktoriks, millest sõltub taimekudede hingamisintensiivsus. T° tõusmisel hingamisintensiivsus tõuseb. T° mõju taime eluprotsessidele allub teatud piirides Vant H o f f i reeglile, s.o. füsioloogiliste protsesside kiirus, samuti nagu keemiliste reaktsioonide kiiruski, t° tõusmisel 10° võrra, ligilähedalt kahekordistub.

Hingamise alumine piir on taimedel alla -10°. Hingamise pidurdus madalate temperatuuride juures toimub kudede sügava külmumise tulemusena. Talvituvatel taimedel, näiteks lehtpuude pungadel ja okaspuude okastel, on see väga madal ja märgatavat hingamist võib vaadelda veel $20–25^{\circ}$ pakase juures (Maksimov). Temperatuuri tõusul hingamisintensiivsus suureneb kiiresti kuni 40°-ni, alludes Vant Hoffi reeglile ja temperatuurikoefitsient (Q), (koefitsient, mis näitab, mitu korda kiireneb hingamine temperatuuri tõusul 10° võrra) varieerub 1,9 – 3,3 piirides. Üle 40° tõuseb hingamine kiiresti ja pärast 50° langeb järsku.

Pikema aja jooksul hingamisintensiivsuse jälgimisel võib näha, et siis, kui temperatuur on üle 35°, hakkab väga

intensiivne hingamine alguses küllaltki kiiresti langema ja mõne tunni pärast on tunduvalt nõrgem kui madalama t° (25 - - 20°) juures. Seda seletatakse sellega, et 35°-st kõrgema t° juures toimuvad muudatused, mis avaldavad hingamisele kahjulikku mõju. Seepärast tõeliseks t° optimumiks on tarvis tunnistada, mitte seda temperatuuri, mille juures saame alguses kiire tõusu ja pärast kiire languse, vaid seda, mille juures hingamine jääb püsima kõrgele tasemele. Üldiselt on optimaalne t° 30-40 piirides, s.o. see t°, mis on püsisoojaliste loomade keha temperatuuriks. Selle juures biokeemilised reaktsioonid toimuvad kõige intensiivsemalt.

Mis puutub hingamise t° optimumi, siis erineb ta oluliselt eri liiki taimede juures ja ka ühe ja sama taimeorganismi mitmesugustes kasvufaasides.

Nii näiteks on kartuli hingamise t° optimum kõige kõrgem juuli lõpus, s.o. sel perioodil, kui taimel on vaja eksisteerida kõige kõrgemates looduslikes t° tingimustes. Augustis see optimum langeb juba allapoole.

Hingamisintensiivsus sõltub ka t° kõikumisest. Isegi üsna väike t° kõikumine, mis ei välju küll optimaalse t° piiridest, kutsub esile tunduvaid kõrvalekaldeid hingamise gaasivahetuses ja suurendab seda harilikult. See nähtus oli esimesena avastatud P a l l a d i n i poolt. Tema ühes katses uuriti juurviljade hingamist kahe temperatuuri variandi juures. Üks partii hoiti 55 ööpäeva jooksul +5° juures, teise partii t°varieerus järgmisel viisil: ühe ööpäeva jooksul oli juurvili + 2° juures, teisel + 8° juures. Vahetust teostati iga päev. Vaatamata sellele, et keskmine t° mõlematel variantidel oli ühesugune, toimus hingamine kõikuvates temperatuuritingimustes tunduvalt intensiivsemalt.

Hingamisintensiivsus (CO_2 mg/h lg toork. kohta)

Objekt	Katsetingimused	
	Püsiv t° (5°)	t° vaheldumine (2° ja 8°)
Porgand	7,7	11,1
Sibul	9,9	11,5
Peet	12,1	15,9

Hingamine on tihedalt seotud organismi elutegevusega ja toimub üldiselt neis tingimustes kiiremini, kus elutegevus on aktiivsem. Palladini järgi t° vahetus avaldab stimuleerivat mõju protoplasma elutegevusele, mille üheks näitajaks on hingamine.

b) Välisfaktorite muutuste mõju hingamisele. Sarnaselt t° vaheldumise toimele, avaldavad ka mitmesugused mittehariliKes doosides esinevad ained hingamisele stimuleerivat mõju. Nii stimuleerivad kõik mürkained väikestes doosides taimede hingamist. Üksikasjalikumalt on uuritud nn. narkootikute (alkohol, eeter, kloroform jt.) mõju hingamise tõusule. Mürkainete suured doosid avaldavad vastupidist mõju. Samasugust stimuleerivat mõju avaldab ka rida harilikke aineid (mineraalained, taimedes esinevad metaboliidid), kui mõjustada nende suuremate kogustega. Lühiajalist stimuleerivat mõju avaldab valguse ja pimeduse vaheldus. Üsna tundlikud selles suhtes on varjulehed, milledel isegi lühiaegne mõjustus otseste päikese kiirtega suurendab hingamist 2 - 4 korda. Valguse stimuleeriv mõju säilib sel juhul mitme tunni jooksul.

Järsku ja kaua kestvat stimuleerivat mõju avaldavad taime kudedele mehhaanilised mõjustused. Mitmesugused füüsikalised agendid, eriti röntgeni- ja radioaktiivne kiiritus, aga ka mõjustamine ultrahääle ja õhu ionisatsiooniga ning elektriga, stimuleerivad hingamist. Siin on nähtavasti tegemist juba D a r w i n i poolt avastatud tähelepanekuga, mille järgi väike muutus keskkonnas avaldab kõikidele taimedele ja loomadele soodustavat mõju.

c) Niiskus. Kuivad seemned, mis sisaldavad 10-12 % hügroskoopset vett, on väikese hingamisintensiivsusega (1,5 mg CO_2/kg tunnis). Just seepärast kuiv seeme säilib hästi ja temas ei toimu olulisi kadusid. Juba tähtsusetu veehulga suurenemine (14-15%) suurendab hingamisintensiivsust 4-5 korda. Selles suhtes moodustavad erandi õlirikkad seemned, mis hingavad üsna intensiivselt juba 8-9 %-lise niiskuse juures. See on seletatav sellega, et õlid on hüdrofoobsed ja ei seo

vett. Seda seemnete niiskust, millest alates algab hingamise järsk tõus, nimetatakse kriitiliseks. Hingamisintensiivsuse tõus niiskuse suurenemisel kriitilisest niiskusest suuremaks on seletatav sellega, et 14 - 15 % vett on seemnes seotud kujul. Seotud vesi on aga niivõrd tugevalt ühinenud kolloididega, et ta ei või olla lahutajaks, selleks keskkonnaks, milles toimuvad biokeemilised reaktsioonid. Kui niiskus muutub 14-15 %-st suuremaks (õlirikastel seemnetel 8-9%), siis tekib seemnetes vaba vesi, mille tulemusena suureneb tugevasti biokeemiliste muundumiste kiirus ja ka hingamine. Niiskuse suurenemisel 17 %-ni suureneb hingamine 20 - 30 korda ja rohkem, aga 30 - 35 % juures tõuseb hingamisintensiivsus esialgsega võrreldes tuhandeid kordi. See on seotud kasvust tingitud üldise elutegevuse aktiveerumisega.

ANAEROOBNE HINGAMINE

6. HAPNIKU MÕJU HINGAMISELE JA TAIMEDE ANAEROOBNE HINGAMINE

Hingamise valemist tuleneb, et selle protsessi normaalne käik on seotud pideva hapniku kasutamisega. Lähtudes sellest, huvitas füsiolooge juba ammu küsimus hingamise sõltuvuse kohta väliskeskkonna hapnikusisaldusest.

Kõrgemate taimede paigutamisel hapnikuta keskkonda ei katke CO_2 eraldumine kohe. Hingamine kaasneb nendes tingimustes alkoholi kogunemisega. Sellistes tingimustes võib taimede elu kesta lühikest aega, mille ületamisel organism hukkub. Sellist hingamist nimetatakse anaeroobseks e. intramolekulaarseks hingamiseks.

Anaeroobsel hingamisel on niipalju ühist normaalse hingamisega, et selle puhul eritub samuti CO_2 ning toimuvad hapendumisprotsessid. Kuid vaba õhuhapniku puudusel võetakse hapendumiseks vajalik hapnik reageerivatest ühendeist endist. Siinjuures üks aine hapendub, aga teine taandub. Anaeroobse hingamise kõige rohkem hapendatud produktiks on CO_2 ja kõige rohkem taandatud aineks alkohol. See protsess toimub järgmise valemi kohaselt:

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2CO_2 + 2C_2H_5OH + 28 \text{ kcal}.$$

Võrreldes anaeroobsel hingamisel vabanevat energiat selle energiahulgaga, mis tekib glükoosimolekuli täielikul hapendumisel (674 kcal), näeme, et anaeroobse hingamise energeetiline efekt osutub väga väikeseks. Seepärast pole imestada, et seda energiat ei jätku taimede eluprotsesside ülalhoidmiseks.

Peale väikese energiahulga koguneb anaeroobsel hingamisel mürgiste omadustega alkohol, mis põhjustab taimede enesemürgituse. Kui N a b o k i c h asetas herne ja päevalille seemned anaeroobsetesse tingimustesse koos nõrga suhkrulahusega, siis jätkasid seemned idanemist mitme nädala

jooksul. Nad näitasid isegi väikest juurdekasvu, mis on seletatav sellega, et alkohol uhuti idanditest välja suhkrulahusesse. Gaasilises hapnikuvabas ruumis hukkusid samad seemned juba 3-5 päeva jooksul.

Mitmesugused kõrgemad taimed erinevad omavahel selle poolest, et ühed on võimelised aeroobseks, teised ka anaeroobseks hingamiseks, rääkimata alamatest taimedest, kus leiame igasuguse hingamistüübi esindajaid. Seda väljendatakse koefitsiendiga I/N, s.o. intramolekulaarse hingamise suhtega normaalsesse, aeroobsesse.

R u l j a n d i poolt näidati, et mõnedel taimekudedel (seemnete embrüonaalne kude jt.) on kõrge HK täiesti küllaldase hapniku juurdevoolu tingimustes. See räägib sellest, et nendes kudedes toimuvad koos aeroobse hingamisega ka mingisugused anaeroobsed protsessid.

Anaeroobset hingamist esineb ka viljade valmimisel, kuna vilja seesmistes kudedes on hapniku puudus. Nii väheneb tomati viljade valmimisel nende hapnikusisaldus kuni 1%-ni, aga CO_2 hulk tõuseb 25 %-ni. Koos sellega tõuseb järk-järgult ka valmivate viljade HK, mis osutab anaeroobsete protsessi-de tugevnemisele võrreldes aeroobse hingamisega (Soldatenkov).

Anaeroobse hingamise olemasolust valmivates viljades räägib ka alkoholi kogunemine. Etüülalkohol on avastatud pirnides, apelsinides, õuntes, kõrvitsates, ploomides ja tomatites. S o l d a t e n k o v i andmetel on valmivates tomati viljades 0,003 - 0,028 % alkoholi. Taimedes ei toimu anaeroobne hingamine alati kooskõlas valemiga, mille järgi alkohol ja CO_2 moodustuvad ekvivalentsetes hulkades. Anaeroobsel hingamisel moodustub peale alkoholi veel atseetaldehüüd, äädik- ja piimhape jpt. vaheproduktid.

Nagu näeme, ei ole anaeroobne hingamine eraldatud aeroobsest lahutamatu vaheseinaga. On päris tõenäoline, et koos aeroobse hingamisega toimub kõikide taimede kudedes ühel või teisel määral anaeroobne hingamine, kuigi see kõrgematel taimedel on harilikes tingimustes väike.

7. KÄÄRIMINE

Alguses terminiga "käärimine" tähistati gaaside eraldumist vedelikest, hiljem suhkru lagunemist alkoholi ja CO_2 tekkimisega. Kaua aega loeti käärimissubstraadiks ainult süsivesikuid. Kaasajal nimetatakse käärimiseks substraadi lagundamist elavate mikroorganismide poolt. Selle üldmõiste alla kuuluvad väga paljud käärimise liigid, mis erinevad seda esilekutsuvate mikroorganismide, substraadi ja käärimistingimuste poolest. Sisuliselt on käärimine mikroorganismide anaeroobne hingamine.

Suhkru käärimist teostavad paljud mikroorganismid, moodustades sealjuures mitmesuguseid produkte (etüül-, butüül- ja propüülalkohol, piim-, või- ning äädikhape, atsetoon jt.).

Tähtsamateks käärimise liikideks on alkoholiline, piimhappeline, võihappeline ja äädikhappeline käärimine. Kõiki neid käärimisi uuris esmakordselt P a s t e u r, tõestades ühtlasi nende bioloogilise loomuse ja eraldas puhtal kujul neid käärimisi esilekutsuvad mikroorganismid. Ühine nendele kõikidele on see, et nad on eksotermilisteks protsessideks, kuid annavad sealjuures hingamisega võrreldes vähe energiat. Seepärast lagundatakse käärimisel palju substraati ja tekib rohkesti käärimisprodukte.

a) Alkoholiline käärimine. Alkoholiline käärimine on inimkonnale tuntud juba ammu ja leiab laialdast rakendamist mitte üksi alkoholiliste jookide valmistamisel (viin, õlu, vein), vaid ka leivaküpsetamisel jne. Viimases kasutatakse ära selle protsessi teine külg - CO_2 eritumine -, mis kergitab taigna.

Alkoholilise käärimise bioloogilise iseloomu selgitas oma klassikalistes uurimistes P a s t e u r. Ta näitas, et käärimine on pärmiseente elutegevuse avaldus ja on vajalik nende elu alalhoiuks hapnikuvabas keskkonnas. Käärimise tähtsust formuleeris Pasteur järgmiselt: "Käärimine on elu ilma hapnikuta".

Alkoholilisele käärimisele alluvad ainult teatud ained

ja nimelt suhkrud 3, 6 ja 9 süsinik-aatomiga (trioosid, heksoosid ja nonoosid). Di- ja polüsahhariidid hakkavad käärima alles pärast eelnevat hüdrolüüsi. Kõige kiiremini allub käärimisele D-glükoos ja D-fruktoos, aeglasemalt D-mannoos ja veel aeglasemalt D-galaktoos. Laktoos käärib ainult mõningate laktoospärmide mõjul, milledes on ferment β-galaktosidaas ja on seepärast võimeline hüdrolüseerima laktoosi glükoosiks ja galaktoosiks.

Peale suhkrute on pärmide toitekeskkonda vaja lisada kõik vajalikud mineraalained. Lämmastiku allikaks võivad olla peptoonid, amiinohapped või isegi ammooniumsoolad.

Amiinohapete rohkuse korral kääritavas vedelikus desamineeritakse nad ning taandatakse osaliselt. Selle tagajärjel moodustuvad amiinohapetest puskariõlid, kuna vabanev NH_3 kasutatakse uute amiinohapete sünteesiks:

$$R.\ CHNH_2COOH + H_2O = R.\ CH_2OH + NH_3 + CO_2$$

Reaktsioon kujutab endast redoksprotsessi, mis toimub veemolekuli osavõtul. Puskariõli peamisteks komponentideks on amüül- ja isoamüülalkohol. Ammooniumsoolade viimisega lahusesse võib amiinohapete käärimist suurel määral pidurdada.

Peale puskariõlide moodustuvad alkoholilisel käärimisel veel äädikhape, glütseriin ja mõningad vähe uuritud ühendid, milliste väikeste hulkade olemasolust sõltub viina, õlle ja teiste alkoholiliste jookide spetsiaalne aromaat.

Hapniku juuresolekul katkeb alkoholiline käärimine ja pärmid saavad oma arenguks vajaliku energia aeroobsel käärimisel. Aeroobsel hingamisel kasutavad pärmid suhkrut palju ökonoomsemalt kui anaeroobsetes tingimustes. Seepärast alkoholi tootmisel on käärimine soovitav viia läbi anaeroobsetes tingimustes. Küpsetuspärmide tootmisel, kus on tähtis pärmide kiire paljundamine, tuleb hoida tingimused aeroobsed.

b) Piimhappeline käärimine. Terve rida mikroorganisme, nimetatuna piimhappe bakteriteks, kutsuvad esile piimhappelise käärimise, kus ühest heksoosimolekulist tekib kaks piimhappemolekuli:

$$C_6H_{12}O_6 = 2CH_3CHOH.\ COOH + 22{,}5\ kcal.$$

Piimhappeline käärimine etendab väga tähtsat osa piimasaaduste (keefir, kumöss) tootmisel, kalja valmistamisel, leivategemisel, kapsaste ja kurkide hapendamisel, söötade sileerimisel jne.

Kõik piimhappelist käärimist esilekutsuvad mikroorganismid jaotatakse kahte gruppi.

1) Streptococcus lactise tüüpi mikroorganismid, mis on tõelised anaeroobid ja sünnivad käärima heksoose täpses vastavuses eeltoodud piimhappelise käärimise summaarse valemiga. Neid mikroorganisme hakati nimetama piimhappelise käärimise homofermentatiivseteks bakteriteks. 2) Mikroorganismid, mis peale piimhappe moodustavad tunduvas hulgas teisi produkte, eriti äädikhapet ja etüülalkoholi, nimetatakse heterofermentatiivseteks piimhappe bakteriteks. Selle grupi tüüpilisemaks esindajaks on mikroob Bacterium lactis aerogenes, mis moodustab piimhapet, äädikhapet, etüülalkoholi, CO_2, H_2 ja CH_4. Äädikhappe hulk suhkru käärimisel võib niisuguste mikroobide poolt ületada piimhappe hulga.

Alkoholilise ja piimhappelise käärimisprotsessi üheaegset kulgemist leivataignas seletatakse nii piimhappelist käärimist esilekutsuvate piimhappe bakterite kui ka alkoholilist käärimist esilekutsuvate pärmide olemasoluga. Sellist pärmide ja piimhappe bakterite üheaegset olemasolu, mis avaldavad teineteisele soodsat mõju, vaadeldakse terves reas toiduainetes ja poolfabrikaatides - leivakaljas, kumössis, vedelates küpsetuspärmides ja piimasaadustes. Sellise pärmide ja piimhappebakterite kooselu (sümbioosi) eriti heaks näitajaks on keefir ja nn. "keefiri terad", mida kasutatakse juuretisena keefiri valmistamisel. Piimhapet kasutatakse kaasajal laialdaselt toiduainete-, tekstiili- ja nahatööstuses.

c) Võihappeline käärimine. Suur arv võihappelist käärimist põhjustavaid mikroobe on anaeroobid. Mõningad nendest kuuluvad obligatoorsete anaeroobide hulka, s.o. niisuguste organismide hulka, mis võivad elada ainult hapniku puudusel ja millede jaoks viimane on mürgiks.

Võihappelise käärimise summaarne valem on järgmine:

$$C_6H_{12}O_6 = CH_3CH_2COOH + 2CO_2 + 2H_2 + 15 \text{ kcal.}$$

Kui alkoholilisel ja piimhappelisel käärimisel tekib rohkesti kõrvalprodukte, siis võihappelisel käärimisel on nende hulk eriti suur. Koos võihappe, CO_2 ja H_2-ga, tekib võihappelisel käärimisel alkohol, aga samuti äädik- ja piimhape.

Võihappeline käärimine toimub looduses gigantsetes mastaapides soode põhjas, leetunud muldades ja kõikides teistes kohtades, kuhu on takistatud hapniku juurdevool ning kus, tänu võihappe bakteritele, lagundatakse hiiglasuured orgaaniliste ainete kogused.

d) Äädikhappeline käärimine. Äädikhappelise käärimise substraadiks on etüülalkohol, mis hapendatakse õhuhapnikuga järgmiselt:

$$CH_3CH_2OH + O_2 = CH_3COOH + H_2O + 117 \text{ kcal.}$$

Äädikhappelise käärimise bakterid kuuluvad mitmesugustesse liikidesse. Nad on nähtavasti sarnase käärimiskemismiga ja erinevad peamiselt arengu kiiruse ja nende poolt hapendatava alkoholi kasutamise kiiruse poolest. Siia kuuluvad kõigepealt juba P a s t e u r i poolt avastatud Bacterium aceti ja Bacterium Pasteurianum. Peale nende tuleb veel nimetada Bacterium Kützingianumi ja Bacterium Orleanenset, mis on kõige aktiivsemad äädikhappelise käärimise põhjustajad.

Äädikhappe baktereid kasutatakse äädikhappe saamiseks alkoholist (madalakvaliteediline viin, õlu jt.). Äädikahappelise käärimise läbiviimiseks kasutatakse erilisi võtteid, millede põhimõtteks on võimalikult suurema lahuse kokkupuutepinna loomine õhuga.

Äädikhappeline käärimine kestab niikaua, kuni selles on alkoholi. Viimase ärakasutamisel on äädikhappe bakterid võimelised kasutama ka äädikhapet, hapendades selle lõppproduktideni (H_2O ja CO_2). Sellele keskkonnale alkoholi lisamisel hakkavad bakterid uuesti hapendama alkoholi.

Homofermentatiivne alkoholi, piimhappe ja võihappe käärimine on põhilisteks käärimise tüüpideks. Kõik teised käärimised kujutavad nende kolme põhitüübi kombinatsioone. Nii näiteks heterofermentatiivset piimhappelist käärimist, aga samuti propioonhappelist käärimist (etendab tähtsat osa juustu valmistamisel ja kaasneb propioonhappe, äädikhappe ja CO_2 kogunemisega) võib vaadelda kui homofermentatiivsete piimhappelise ja alkoholilise käärimise kombinatsiooni. Täpselt samuti on atsetoon-etüülkäärimine alkoholilise ja võihappelise käärimise kombinatsioon. Mõndanimetatud tselluloosi ja pektiinainete käärimine on võihappelise käärimise teisendid jne.

Vaatamata näivale teravale erinevusele üksikute käärimise liikide vahel, on nad tegelikult omavahel tihedalt seotud. Nende aluseks on ühtne keemiline protsess. Iga käsitletud käärimise liigi erinevus tekib ainult kõrvalekaldumisega üldiste reaktsioonide käigust.

Üheaegselt on seesama protsess taimede hingamise aluseks, olles, nagu see nähtub järgnevast, hingamise algfaasiks.

HINGAMISE JA KÄÄRIMISE KEEMILINE LOOMUS

8. HINGAMISE JA KÄÄRIMISE SEOS

Eespool esitatud käärimise ja hingamise summaarsed valemid annavad ettekujutuse lähte- ja lõpp-produktidest. Nad ei peegelda hingamis- ja käärimisprotsessis toimuvaid keerulisi ainete muundumisi, ega anna ka ettekujutust vahepealsetest produktidest.

Kaua aega arvati, et hingamine ja käärimine kujutavad hoopis erinevaid protsesse, ega ole omavahel seotud. Kuid juba saksa loomafüsioloog P f l ü g e r näitas, et mõned loomad (konn), asetatuna hapnikuvabasse atmosfääri, jäävad teatud perioodi jooksul elavaks. Nendes tingimustes looma poolt eritatud CO_2 vaatas Pflüger kui süsivesikute lagunemise produkti, mis toimub orgaaniliste ühendite hapniku arvel. Seda protsessi ta nimetas intramolekulaarseks hingamiseks. Pflüger väljendas arvamust, et intramolekulaarne hingamine kujutab endast normaalse aeroobse hingamise esimest etappi, mis toimub hingamissubstraadi-molekuli lagunemisel kergelt hapenduvaiks ühendeiks, näiteks etüülalkoholiks ilma õhuhapnikuta. Teisel etapil, nagu arvas Pflüger, hapendub alkohol õhuhapnikuga lõpp-produktideni (CO_2 ja H_2O).

P f e f f e r kandis selle seisukoha üle taimedele. Ka Pfeffer vaatas alkoholile kui normaalse aeroobse hingamise vaheproduktile, mida ta luges tihedalt seotuks käärimisega.

K o s t õ t š e v tõestas oma uurimustes, et alkohol, mida Pflüger ja Pfeffer käsitlesid kui aeroobse hingamise vaheprodukti, hapendatakse kõrgemate taimede poolt isegi suhkrust raskemini. Kostõtševi järgi on käärimine (anaeroobne hingamine) seotud hariliku aeroobse hingamisega järgmiselt:

Heksoos ($C_6H_{12}O_6$)

Hingamise ja käärimise vaheproduktid

anaeroobne hingamine ($2CO_2 + 2C_2H_5OH$) — aeroobne hingamine ($6H_2O + 6CO_2$)

Selle teooria aluseks on seisukoht, mille järgi need kaks hingamise tüüpi on teineteisega otseselt seotud. Suhkru muutumise algfaas - hingamissubstraadi-molekuli anaeroobne lagunemine - on nendel mõlematel ühine. Terve rea järkjärguliste muundumiste järele moodustuvad ka ühised hingamise vaheproduktid. Nende kahe protsessi teed lahknevad alles hiljem. Vaheproduktide hapendumisel vaba hapnikuga (aeroobne hingamine) moodustub CO_2 ja H_2O; anaeroobsetes tingimustes on aga lõpp-produktideks CO_2 ja C_2H_5OH.

K o s t õ t š e v i teooria õigsusest räägivad järgmised faktid.

1. Taimedes on leitud samad vaheproduktid, mis käärimiselgi. Nii näiteks on taimedes leitud glükoos-6-fosfaat, fruktoos-6-fosfaat ja fruktoos-1,6-difosfaat, mis on ka alkoholilise käärimise tähtsad vaheproduktid.

2. Taimedest on leitud samad fermendid, mis teostavad käärimisprotsessigi. Ka pole seni leitud mitte ühtegi taime, mis poleks võimeline eraldama CO_2 täieliku anaerobioosi tingimustes.

3. Hingamine ja käärimine surutakse alla samade fermentide mürkide poolt (CH_2J. COOH, NaF). See näidati taani biokeemiku L u n d s g a a r d i poolt pärmide, porgandi juurte ja spinati lehtedega.

4. Hingamine tugevneb käärimise vaheproduktide (püroviinamarjahape jt.) infiltratsioonil.

Kõige eeltooduga tõestatakse tihe funktsionaalne seos hingamis- ja käärimisprotsesside vahel.

9. SUHKRUTE ANAEROOBSE LAGUNEMISE KÄIK

Hingamise ja käärimise keemilise loomuse uurimisele on pühendatud väga palju uurimusi, mis lubavad valgustada selle tähtsa protsessi mõningaid külgi. See küsimus on saavu-

tanud oma kaasaja seisundi tänu Ivanovi, Hardeni, Youngi, Kostõtševi, Neubergi, Embdeni, Meyerhofi, Krebsi jt. töödele.

Harden ja Young (1905) näitasid, et käärimise esimestel astmetel tekib fruktoosdifosfaat. Ivanov (1905) osutas trioosfosfaatide tekkimisele. Viimastel aastatel on selgunud, et fosforileerimise reaktsioonile kuulub erakordselt suur tähtsus mitte ainult käärimisel, vaid ka suhkrute lagunemisel lihastes ja taimede aeroobsel hingamisel.

Taimede hingamisel toimuvaid fermentatiivseid reaktsioone võib jagada kolme ossa:

1) keemiliselt inertsete heksoosside aktiveerimine;

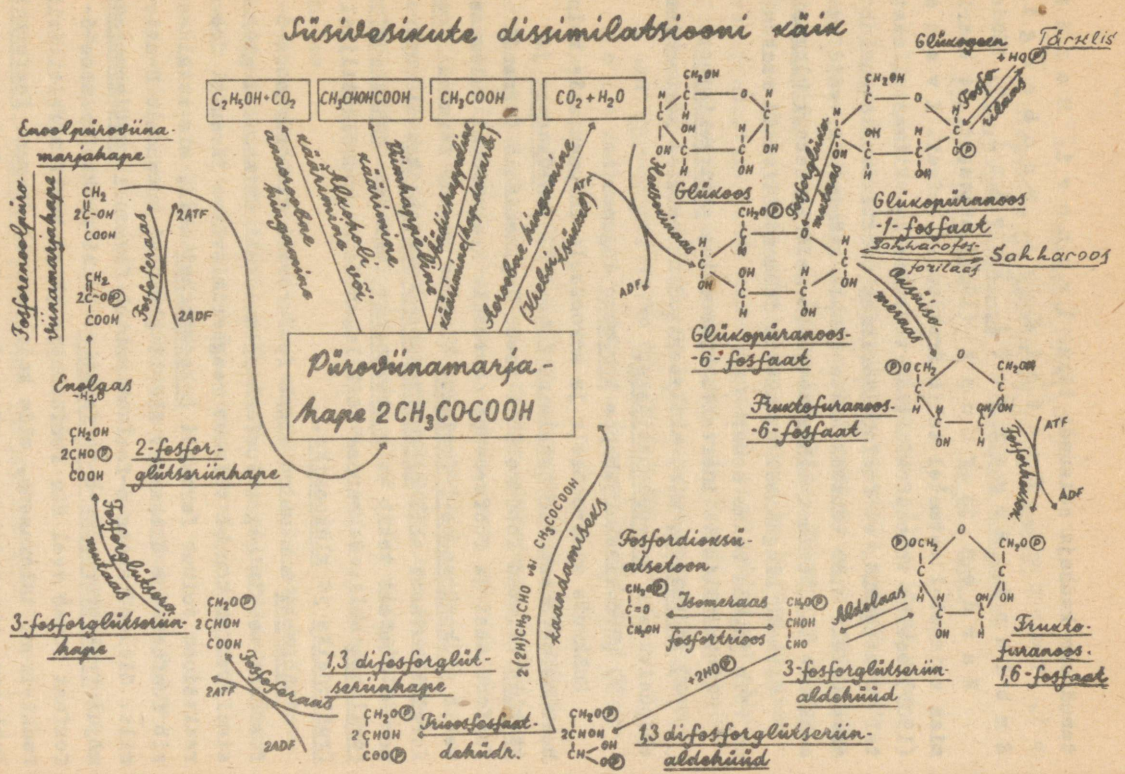
2) glükolüüs, s.o. aktiveeritud heksoosside lagunemine ebapüsivateks vaheproduktideks;

3) püroviinamarjahappe aeroobne lagunemine.

Suhkrute anaeroobsele ja aeroobsele lagunemisele eelneb heksoosfosforestrite tekkimine (joon. 77). Glükogeen ja tärklis alluvad fosforolüütilisele lagunemisele fermendi fosforilaasi ja fosforhappe osavõtul. Reaktsiooni tulemusena tekib glükopüranoos-1-fosfaat. Viimane muutub fermendi fosforglükomutaasi abil glükopüranoos-6-fosfaadiks. Glükopüranoos-6-fosfaat tekib ka sahharoosist fermendi sahharoosfosforilaasi abil. Sahharoos võib laguneda ka hüdrolüütiliselt fruktoosiks ja glükoosiks.

Glükoosi muutumine algab fosforestri glükopüranoos-6-fosfaadi tekkimisega. Fosforhappemolekuli ühinemisel glükoosimolekuliga tõuseb viimase reageerimisvõime järsult. See reaktsioon toimub fermendi heksokinaasi abil, mis katalüseerib fosforhappe ülekannet ATF-lt glükoosi kuuendale C-aatomile. Glükopüranoos-6-fosfaat muutub fermendi oksüisomeraasi mõjul fruktofuranoos-6-fosfaadiks. Edasi fruktofuranoos-6-fosfaat võtab veel ühe fosforhappe jäägi uuelt ATF-lt. Selle reaktsiooni tulemusena, mida katalüseerib ferment fosforheksokinaas, moodustub uus ADF ja fruktofuranoos-1,6-difosfaat.

Fruktofuranoos-1,6-difosfaadi tekkimine kujutab endast suhkrute anaeroobse lagunemise ettevalmistavat staadiumi.


Süsivesikute dissimilatsiooni käik
Glükogeen
Tärklis
+HO(P)
Fosfo-
rüülaas
$C_2H_5OH + CO_2$
$CH_3CHOHCOOH$
CH_3COOH
$CO_2 + H_2O$
Etanoolpärmvüna-
marjahape
Fosforenoolpüro-
viinamarjahape
Fosforülaas
2ATF
2ADF
Anaeroobne hingamine
Alkoholi-
käärimine või
Piimhappeline
käärimine
Äädikhappeline
viinamarjahappe-käärimine
Aeroobne hingamine
(Lõhkujaline)
ATF
ADF
Glükoos
Heksokinaas
Fosfoglükoos-
mutaas
Glükopüranoos
-1-fosfaat
Sahharoos-
fosforülaas
Sahharoos
Glükopüranoos
-6-fosfaat
Isomeraas
Fruktofuranoos
-6-fosfaat
Fosfo-
fruktokinaas
ATF
ADF
Püruvüünamarja-
hape $2CH_3COCOOH$
Enolgaas
$-H_2O$
2-fosfor-
glütseriinhape
Fosfoglütseraat-
mutaas
3-fosforglütseriin-
hape
Fosfoglütseraat-
kinaas
2ATF
2ADF
1,3 difosforglüt-
seriinhape
Triosfosfaat-
dehüdr.
$2(2H)CH_3CHO + 2CH_3COCOOH$
koondamiseks
Fosfodioksü-
atseetoon
Isomeraas
Fosfotrioos
Aldolaas
Fruktofuranoos
1,6-fosfaat
+2HO(P)
3-fosforglütseriin-
aldehüüd
1,3 difosforglütseriin-
aldehüüd

Joon. 77.

Sellega kaasneb makroenergeetiliste sidemete ülekanne suhkrutele, mille tulemusena omandavad nad suure labiilsuse ja muutuvad võimeliseks edaspidisteks reaktsioonideks. Siinjuures on vaja märkida, et fosforhappe jääkide sümmeetriline asend fruktoosdifosfaadimolekuli otstel kergendab selle molekuli lagunemist keskelt. Just seepärast järgmine, tähtsaim süsivesikute dissimilatsiooni etapp seisneb fruktoosdifosfaadi ahela lagunemise kaheks trioosimolekuliks. Seda reaktsiooni katalüseerib ferment aldolaas, mis sisaldub pärmides, bakterites, kõrgemate taimede ja loomade kudedes; ta on eraldatud puhtal kujul herne seemnetest. Aldolaasi mõjul fruktoosdifosfaadist tekkivateks ühenditeks on 3-fosforglütseriinaldehüüd ja fosfordioksüatsetoon, mis võivad teineteiseks muutuda fermendi fosfortrioosisomeraasi mõjul. Edasistele muutustele käärimis- ja hingamisprotsessis allub 3-fosforglütseriinaldehüüd. Selle ärakasutamisel annab fosfordioksüatsetoon uusi fosforglütseriinaldehüüdi-molekule. 3-fosforglütseriinaldehüüdi edaspidine muutumine seisneb temale veel ühe fosforhappe jäägi liitumises (mineraalse fosfaadi arvel) ja tekkinud 1,3-difosforglütseriinaldehüüdi hapendumises 1,3-difosforglütseriinhappeks. See hapendusreaktsioon toimub fermendi trioosfosfordehüdraasi mõjul, mille aktiivseks grupiks on pärmidel kosümaas e. kodehüdraas I (KO I e. DPN).

Siinkohal on vaja rõhutada, et energia, mis vabaneb 3-fosforglütseriinaldehüüdi hapendumisel, akumuleerub makroenergeetiliste sidemetena fosforhappe jäägis. See uus energiarikas side moodustub 1,3-difosforglütseriinhappes.

Moodustuv 1,3-difosforglütseriinhape annab ühe makroenergeetilise sidemega fosforhappe jäägi ADF-molekulile, kusjuures moodustub ATF ja 3-fosforglütseriinhape. Fosforhappe äravõtmine 1,3-fosforglütseriinhappelt ja selle üleandmine ATF-molekulile toimub fosforferaasi abil. See reaktsioon on klassikaliseks näiteks mineraalse fosforhappe muutumisest energiarikkaks fosforhappe jäägiks pärast ülemineku ATF koosseisu. See energia kasutatakse mitmesugusteks endotermilisteks reaktsioonideks. Tekkinud 3-fosforglütse-

riinhape muutub fermendi fosforglütseromutaasi mõjul 2-fosforglütseriinhappeks.

Järgmine reaktsioonide grupp seisneb alkoholilise käärimise ja hingamise tähtsaima vaheprodukti - püroviinamarjahappe tekkimises. Esimeseks lüliks nendes reaktsioonides on fosforenoolpüroviinamarjahappe tekkimine fermendi enolaasi toimel. Seejuures 2-fosforglütseriinhape eraldab vee, aga fosforhappe jäägis tekib makroenergeetiline side. Seega vee kaotamine viib molekuli seesmise energia ümberpaigutamisele, mille tulemusena tekib energiarikas side. Moodustuv fosforenoolpüroviinamarjahape annab makroenergeetilise sidemega fosforhappe jäägi ADF-le, mille tulemusena tekib ATF ja enoolpüroviinamarjahape. Fosforenoolipüroviinamarjahappe muutumist enoolpüroviinamarjahappeks katalüseeritakse fermendi fosforferaasi poolt. See on üsna ebapüsiv ja muutub rohkem püsivaks püroviinamarjahappe ketovormiks.

Fermendid, mis neid reaktsioone katalüseerivad, on leitud loomade kudedest, taimede seemnetest, lehtedest, pärmidest ja bakteritest.

10. PÜROVIINAMARJAHAPPE TSENTRAALNE KOHT HINGAMIS- JA KÄÄRIMISPROTSESSIDES

Püroviinamarjahappe tekkimine on suhkrute anaeroobse lagunemise pöördepunktiks ja on erilise kohaga nende protsesside ahelas. Kaasaja seisukoha järgi toimub glükoosi lagunemine kuni püroviinamarjahappeni ühte moodi nii käärimisel kui ka anaeroobsel hingamisel, aga ka aeroobsel hingamisel. Mis puutub püroviinamarjahappe edasistesse muutustesse, siis võib ta edasi muutuda mitmeti, olenevalt organismi enda spetsiifilistest omadustest ja anaeroobsete või aeroobsete tingimuste olemasolust.

1) anaeroobsetes tingimustes allub püroviinamarjahape alkoholilisele ja piimhappelisele käärimisele;

2) aeroobsetes tingimustes võib ta hapenduda kuni äädikhappeni või alluda täielikule hapendumisele CO_2 ja H_2O tekkimisega.

Alkoholilisel käärimisel allutatakse püroviinamarjahape lagunemisele fermendi karboksülaasi toimel CO_2-ks ja äädikhappe aldehüüdiks. Viimane astub edasi koostöösse $DPNH_2$-ga, mis moodustus varem fosforglütseriinaldehüüdi hapendumisel fosforglütseriinhappeks. Selle tulemusena tekib etüülalkohol ja DPN. Äädikhappe aldehüüdi taandumist katalüseerib ferment alkoholdehüdraas.

Nende reaktsioonide järjekorda võib kujutada järgmiselt:

$$CH_3CO.\ COOH \xrightarrow{\text{karbok-sülaas}} CO_2 + CH_3CHO;\quad \begin{matrix} CH_3 \\ | \\ CHO \\ | \\ CH_2OH \end{matrix} \xrightarrow{\text{alkoholdehüdr.}} \begin{matrix} DPNH_2 \\ \\ DPN \end{matrix}$$

Piimhappelisel käärimisel ei toimu püroviinamarjahappe lagunemist karboksülaasi poolt, vaid taandumisele allub nähtavasti otseselt püroviinamarjahape ise, muutudes sealjuures piimhappeks:

$$CH_3CO.\ COOH + 2H \xrightarrow{\text{laktikodehüdr.}} CH_3CHOH.\ COOH$$

Äädikhappealdehüüd, mis tekib püroviinamarjahappe dekarboksüleerimise protsessis, võib alluda taimedes ka nn. dismutatsiooni reaktsioonile. Selle reaktsiooni esimene etapp seisneb selles, et aldehüüd, mis ühendab endale vee hapniku, hapendub kuni äädikhappeni; siinjuures vee 2H ühendatakse sellest reaktsioonist osa võtva DPN-ga.

$$CH_3C\begin{matrix} =O \\ -H \end{matrix} + H_2O + DPN \longrightarrow CH_3COOH + DPNH_2.$$

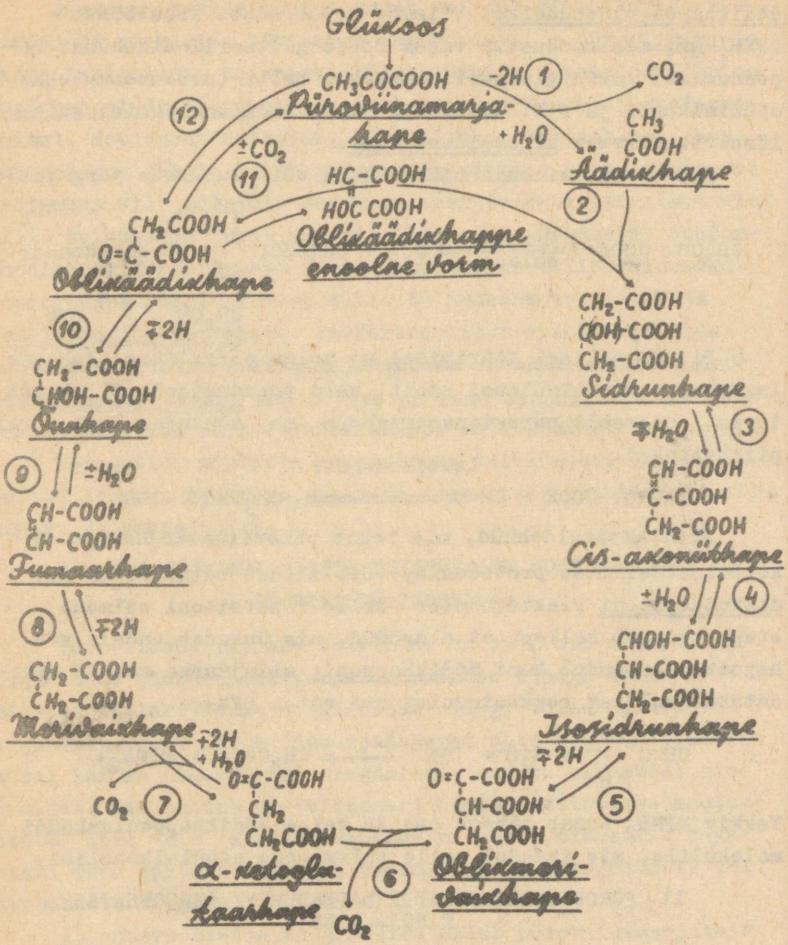
Tekkiv $DPNH_2$ annab pärast oma 2H teise äädikhappealdehüüdi molekulile, mis taandub selle tulemusena etüülalkoholini.

11. PÜROVIINAMARJAHAPPE HAPENDUMINE AEROOBSETES TINGIMUSTES

Püroviinamarjahappe muundumine lõpp-produktideks toimub aeroobsetes tingimustes palju keerulisemal teel (joon. 78). See läheb läbi vahepealsete etappide, mida katalüseerivad vastavad fermendid.

Püroviinamarjahape kondenseerub β-karboksülaasi mõ-

Tri- ja dikarboonhapete (Krebsi) tsüklil



Joon.78.

jul CO_2-molekuliga ja moodustab seejuures oblikäädikhappe (12), mis muutub väga kergesti oma enoolvormiks - HOOC CH = C(OH)COOH (11).

Teise püroviinamarjahappe-molekuli hapenduslikul dekarboksüleerimisel moodustub CO_2 ja CH_3COOH (1). Seda pöördumatut reaktsiooni katalüseerib keeruline oksüdaasfermentide süsteem. Selleks on tarvis DPN ja lipotiamiid. Tähtis on märkida, et püroviinamarjahappe ja teiste ketohapete hapenduslik dekarboksüleerimine kaasneb makroenergeetiliste sidemete moodustumisega.

Äädikhappe aktiveerimine ja atseetjäägi ülekanne oblikäädikhappe enoolvormile toimub lõppkokkuvõttes sidrunhappe moodustumisega A-kofermendi (A-Ko) osavõtul, mis avastati L i p m a n n i (1945) poolt (2). Oma nime sai A-Ko tänu temale omase katalüütilise atsetüleerimise funktsioonile. Nagu näitasid viimase aja uurimised, koosneb A-koferment pantoteenhappe jäägist, adenosiinist, tioetanoolamiinist ja kolmest fosforhappe jäägist.

Äädikhappel on väga tähtis koht kõikide elavate organismide ainevahetuses. Ta on süsivesikute, rasvade ja valkude ainevahetust siduvaks lüliks. Kuid selleks, et astuda atsetüleerimise või kondenseerimise reaktsioonidesse, peab äädikhape aktiveeruma. See toimub A-Ko abil.

Äädikhappe aktiveerimisest ja atseetjäägi ülekandmisest ühele või teisele aktseptorile (antud juhul oblikäädikhappele) võtab osa ka ATF. Äädikhappe aktiveerimise protsessi võib kujutada järgmiselt:

$$CH_3COOH + ATF + HS - A \rightleftharpoons CH_3CO{\sim}S{-}A + AMF + H_3PO_4.$$

Ferment, mis aktiveerib atsetaati A-Ko juuresolekul, on eraldatud puhtal kujul spinati lehtedest. Atseetjääkide allikaks võivad olla püroviinamarjahape ja atsetüülfosfaat.

Sellisel viisil tekkinud A-atsetüülkoferment ($CH_3CO \sim S$-A) sisaldab energiarikast tioestrilist sidet, mille lagunemisel vabaneb 8200 kalorit energiat mooli kohta. A-atsetüülkoferment võib hiljem üle anda aktiveeritud atseetjäägi mitmesugustele ühenditele. Antud juhul annab ta selle oblikäädikhappele. Atseetjääkide ülekanne A-Ko osavõtul etendab tähtsat osa rasvhapete, steroolide ja kautšuki sünteesil. Tema abil toimub orgaaniliste ühendite C-ahela pikenemine. Viimastel aastatel on selgunud, et A-Ko võib aktiveerida ka teisi orgaanilisi happeid. Sellised ühendid võivad osa võtta

kondenseerimis- ja ülekandereaktsioonidest, aga ka liita CO_2 (CO_2 heterotroofne seondamine). A-Ko avastamine ja tema keemilise loomuse kindlakstegemine on printsipiaalse tähtsusega, kuna sel viisil on näidatud vitamiini pantoteenhappe tähtsat osa ainevahetuses. Koos sellega A-Ko energiarikaste sidemete avastamine atseetjäägiga näitab veel ühe makroenergeetilise sidemega ühendi olemasolu looduses.

Tekkinud oblikäädikhappemolekuli enoolne vorm kondenseerub A-atsetüülkofermendiga, mille tulemusena tekib sidrunhape. Sidrunhape muutub edasi cis-akoniithappeks (3) ja hiljem isosidrunhappeks (4). Nende mõlemate sidrunhapete tekkimist katalüseerib nähtavasti ferment akonitaas.

Isosidrunhape allub edaspidi dehüdreerimisele, fermentide isotsitrikodehüdraasi ja TPN osavõtul. Sellise hapendumise (2H äravõtmine on hapendumine) tulemusena moodustub oblikmerivaikhape (5), mis vastava dekarboksülaasi abil dekarboksüleerub ja annab CO_2 ning α-ketoglutaashappe (6). Ka tekkinud α-ketoglutaarhape allub hapenduslikule dekarboksüleerimisele, mille tulemusena eraldub CO_2 ja moodustub merivaikhape (7). Viimane, hapendudes edasi suktsiindehüdraasi mõjul, muutub fumaarhappeks (8), mis omakorda fumaraasi mõjul ühendab veemolekuli ja annab õunhappe (9). Õunhappe dehüdreerimine, mis toimub fermendi malikodehüdraasi mõjul, viib oblikäädikhappe (10) tekkimisele, mis võib uuesti astuda reaktsiooni äädikhappega. Sel viisil algavad kogu kirjeldatud püroviinamarjahappe hapendusliku dissimilatsiooni reaktsioonid uuesti.

Kirjeldatud püroviinamarjahappe muutumise järjestus ja vastastikune seos on saanud nimeks tri- ja dikarboonhapete e. Krebsi tsükkel.

Krebsi tsükli kaudu hapendatakse püroviinamarjahape lõpp-produktideni (CO_2, H_2O). See toimub dekarboksüleerimise (reakts. 1, 6, 7) ja dehüdreerimise (reakts. 5, 8, 10), protsesside kaudu. Dehüdreerimise esimene faas - vesiniku aktiveerimine - toimub püridiinfermentide abil. Viimane kannab aktiveeritud vesiniku tsütokroomidele, kinoonidele, dehüdroaskorbiinhappele või glutatioonile. Viimastes esineva vesiniku üleandmine õhuhapnikule, mille tulemusena tekib H_2O

võib toimuda mitmesuguste hapendussüsteemide kaudu.

Tri- ja dikarboonhapete tsüklist on näha, et ühe püroviinamarjahappemolekuli hapendumine kaasneb $3CO_2$-molekuli (reakts. 1,6 ja 7) ja $5H_2$ eraldumisega (reakts. 1,5,7,8 ja 10). Tekib küsimus, kust võetakse $5H_2$, kui püroviinamarjahappes endas on ainult 4H. Vastuse sellele annab skeemi vaatamine. Mõnedes tsükli reaktsioonides (reakts. 1,4,7 ja 9) kaasneb vesiniku äravõtmine eelneva vee sidumisega dehüdreerimisele alluva ühendi molekulile. Kuid esimesel reaktsioonil ühinenud veemolekul ei lähe faktiliselt püroviinamarjahappe hapendumise bilanssi, kuna 3-dal reaktsioonil eraldub veemolekul. Seega liidetakse faktiliselt $3H_2O$. Vesinik, mis võetakse dehüdraaside poolt ühelt või teiselt ühendilt reakts. 1,5,7,8 ja 10) hapendatakse vastavate fermentsüsteemide (tsütokroom- või polüfenoolsüsteem) poolt õhu hapnikuga H_2O-ni. Selleks kasutatakse 5 hapnikuaatomit. Kõiki tsüklis toimuvaid muutusi kokku võttes saame järgmise valemi:

$$C_3H_4O_3 + 3H_2O + 5O \longrightarrow 3CO_2 + 5H_2O.$$

Toodud valemist on näha, et õhuhapnik, mis aktiveeritakse tsütokroom- või polüfenoolsüsteemide poolt, kasutatakse eranditult püroviinamarjahappe ja vee vesiniku hapendamiseks.

Esitatud kaasaja seisukohad vee osavõtust püroviinamarjahappe hapendumise vahepealsetest reaktsioonidest aeroobse hingamise protsessis on suurima vene füsioloogi ja biokeemiku akad. P a l l a d i n i poolt omal ajal arendatud ideede hiilgavaks tõendiks. Tema poolt loodud taimede hingamise teoorias on antud veele tähtis koht. Ta näitas esimesena, et vee hapnik võtab osa orgaanilise aine hapendamisest hingamisprotsessis.

Kui eespool esitatud püroviinamarjahappe hapendumine valemis taandada vesi, siis saame järgmise valemi:

$$C_3H_4O_3 + 5O = 3CO_2 + 2H_2O.$$

Kuna on teada, et ühest glükoosimolekulist selle anaeroobse lagunemise protsessis moodustub kaks püroviinamarjahappe-molekuli, ja et fosforglütseriinaldehüüdi hapendumisel fosforglütseriinhappeks igalt hapenduvalt molekulilt võetakse 2H, mis hapenduvad õhuhapnikuga samuti kuni veeni, siis võime kasutatavate ja moodustuvate ainete balansi kooskõlastada ja kirjutada kokkuvõttena hariliku aeroobse hingamise summaarse valemi:

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

Kirjeldatud süsivesikute dissimilatsiooni nn. "generaalne" tee taimeorganismis sisaldab endas heksoosside fosforileerimise, kahe trioosimolekuli tekkimise, nende edaspidise muutumise kuni püroviinamarjahappe tekkimiseni ja selle edaspidise muutumise aeroobse hingamise protsessis. See esineb kõikide kõrgemate taimede ja loomade juures. Krebsi tsükli esinemist kõrgemate taimede juures tõestavad järgmised tähtsamad faktid:

1) selle tsükli happed ja nende muundumisi katalüseerivad fermendid on leitud taimedest;

2) selle tsükli happed muutuvad kergesti üksteiseks;

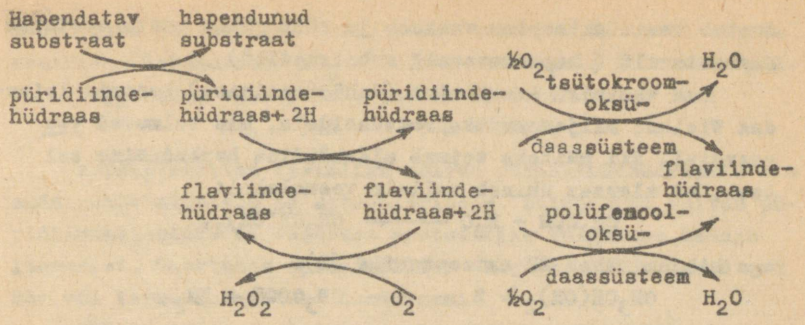
3) püroviinamarjahappe infiltratsioonil suureneb selle tsükli hapete hulk;

4) sidrunhapet tekib kõige rohkem siis, kui infiltreerida taime oblikäädikhappe ja püroviinamarjahappe segu.

Kuid on olemas ka süsivesikute hapendusliku lagunemise kõrvalteid. Nii Pseudomonas Lindneri juures toimub kohe pärast glükoos-6-fosfaadi tekkimist tema anaeroobne dehüdreerimine, mille tulemusena moodustub 6-fosforglükoonhape. See dekarboksüleerub hiljem pentoosiks. Viimane laguneb etüülalkoholiks ja 3-fosforglütseriinaldehüüdiks, mis hapendub edasi varem kirjeldatud viisil.

12. HINGAMISE JA KÄÄRIMISE REDOKSREAKTSIOONE KATALÜSEERIVAD FERMENDID. HINGAMISTEOORIAD

Hingamise ja käärimise redoksreaktsioone katalüseerivad järgmised põhilised fermentsüsteemid:



Tuletame meelde, et bioloogiline hapendumine võib toimuda järgmiste reaktsioonitüüpide abil:

1) hapenduvalt ainelt vesiniku äravõtmisega;

2) veemolekuli lisandumisega ja järgneva kahe vesiniku äravõtmisega ning hapniku jätmisega hapendatava aine koosseisu;

3) hapenduvale ainele hapniku lisamisega;

4) elektronide äraandmisega.

Kui vaadelda glükoosi kogu dissimilatsiooni käiku hingamisprotsessis - selle anaeroobsest faasist kuni püroviinamarjahappe moodustumiseni ja edasi aeroobset faasi, siis võib kergesti näha, et igas esimeses ja teises staadiumis tekkinud ühendi hapendumine algab dehüdreerimisega - vesiniku äravõtmisega antud ühendilt vastavate dehüdraaside abil.

Dehüdreerimise (vesiniku aktiveerimise) teooria töötati üksikasjalikumalt välja W i e l a n d i poolt. Wielandi järgi dehüdraasid aktiveerivad ja kannavad hingamissubstraadi (AH_2) labiilse vesiniku üle aktseptorile (B). Hapendatav aine muutub vesiniku poolest vaesemaks (hapendub) ja aktseptor - rikkamaks (taandub):

$$AH_2 + B \xrightarrow{\text{dehüdr.}} A + BH_2$$

Edasine hapendumine seisneb selles, et aktseptorile ühinenud vesinik reageerib hapnikuga, mille tulemusena moo-

dustub vesi. Aktseptor vabaneb ja võib jälle võtta vesiniku doonaatorilt (hapendatavalt substraadilt).

Oma vesiniku äravõtmise (dehüdreerimise) teooria laiendas Wieland hiljem redoksprotsessidele, mis toimuvad vee osavõtul. Nii näiteks toimub aldehüüdide hapendumine sel teel, et alguses ühineb sellele veemolekul:

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

aga hiljem läheb 2H aktseptorile (B):

$$CH_3CH(OH)_2 + B \longrightarrow CH_3COOH + BH_2.$$

Katalüseeritavaks protsessiks on siin vesiniku äravõtmine, mida Wieland nimetas vesiniku aktiveerimiseks.

Aktiveeritud vesinik on võimeline energiliselt taandama isegi molekulaarset hapnikku, kusjuures esialgu tekib H_2O_2 ja hiljem vesi. Mürgise vesinikülihapendi kogunemist rakkudes takistab neis alati esinev ferment katalaas, mis lagundab vesinikülihapendi ($2H_2O_2 \longrightarrow 2H_2O + O_2$). Tekkinud hapnik ühineb uuesti aktiveeritud vesinikuga.

Dehüdraasid jaotatakse oma tegevuse iseloomu järgi anaeroobseteks ja aeroobseteks. Aeroobsed dehüdraasid on võimelised vesiniku üle kandma vahenditult molekulaarsele hapnikule, anaeroobsed dehüdraasid aga mingisugusele vahepealsele aktsepterile, kusjuures viimase osa võib etendada aeroobne dehüdraas. Kõik dehüdraasid on kahekomponendilised fermendid - proteiidid.

Anaeroobsed (püridiin) dehüdraasid on fermendid, millede aktiivseks grupiks on vitamiin PP (nikotiinhappe amiid, püridiinrõngas). Peale selle võtab nende molekulide ehitusest osa adeniin, riboos ja fosforhape. Anaeroobsed dehüdraasid jagatakse kahte gruppi. Ühtede kofermendiks (aktiivseks grupiks) on difosforpüridiinnukleotiid (DPN), mida nimetatakse ka koensümaasiks (Ko I) e. kodehüdraasiks, teistel - trifosforpüridiinnukleotiid (TPN e. Ko II).

Püridiindehüdraasid on suure reaktsioonivõimega redoksfermendid, mis etendavad tähtsat osa hingamis- ja käärimisprotsessides, aga ka süsivesikute muundumisel lihastes. Vii-

masel ajal omistatakse nendele üha suuremat tähtsust ka vee vesiniku ülekandmisel CO_2 taandamisprotsessis fotosünteesil.

Hapendades substraadi, taanduvad dehüdraasid ise:

$$AH_2 + DPN \longrightarrow A + DPNH_2.$$

Aktsepteeritud vesinikku võivad püridiindehüdraasid üle anda reale ainetele ja aktseptoritele. Siinjuures sõltub püridiinnukleotiidide tegevuse spetsiifika valgulise kandja loomusest. Seostudes spetsiifilise valguga, moodustavad nad ühe või teise anaeroobse dehüdraasi.

DPN tegevust iseloomustavaks näiteks võib võtta 1,3-difosforglütseriinaldehüüdi dehüdreerimise. Selle tulemusena 1,3-difosforglütseriinaldehüüd hapendub 1,3-difosforglütseriinhappeks; ferment aga taandub ($DPNH_2$). Anaeroobsel hingamisel ja alkoholilisel käärimisel annab $DPNH_2$ oma 2H üle püroviinamarjahappe lagunemisel tekkinud atseetaldehüüdile. Selle tagajärjel atseetaldehüüd taandub etüülalkoholiks, aga ferment regenereerub. Piimhappelisel käärimisel $DPNH_2$ taandab püroviinamarjahappe piimhappeks.

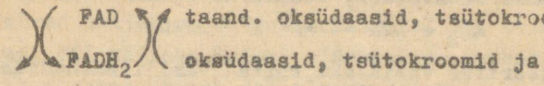
On teada 15 mitmesugust fermenti, millede prosteetiliseks grupiks on fosforpüridoksaal (B_6-vitamiin). Kuid sõltuvalt valgulisest komponendist üks nendest fermentidest katalüseerib amiinohapete ümberamineerimist, teised amiinohapete dekarboksüleerimist, kolmandad indooli tekkimist trüptofaanist jne.

Bioloogilise hapendumise käigus on püridiindehüdraasid esimesteks substraadi vesiniku aktsepteriteks, kuid ei ole seda võimelised edasi andma otseselt õhuhapnikule. Aeroobsel hingamisel annavad püridiindehüdraasid 2H flaviinfermentidele, mis kannavad selle üle õhuhapnikule või teistele vahepealsetele aktseptoritele. Flaviinfermendid kuuluvad juba aeroobsete dehüdraaside hulka (vt. skeem lk. 35).

Flaviinfermentide prosteetiliseks grupiks on vitamiin B_2(riboflaviin). Neid fermente nimetatakse ka flaviinproteiidideks. Selle grupi tähtsamaks fermendiks on flaviinadeniindinukleotiid (FAD). Viimane kujutab endast adenüülhapot (AMP), mis on seotud fosforhappe kaudu riboflaviinfosfaadiga.

Flaviinfermentidele on vesiniku donaatoriks püridiindehüdraasid, aga aktseptoriks oksüdaasid, tsütokroomid ja õhuhapnik:

$$\begin{array}{lcl} DPNH_2 & FAD & \text{taand. oksüdaasid, tsütokroomid, } H_2O \\ DPN & FADH_2 & \text{oksüdaasid, tsütokroomid ja } O_2 \end{array}$$



Aeroobseid dehüdraase, mis võivad aksepteeritud vesinikku üle anda ainult <u>õhuhapnikule</u>, nimetatakse <u>oksüdaasideks</u>. Sellisel hapendumisel võib moodustuda vesi või vesinikülihapend:

$$AH_2 + \tfrac{1}{2}O_2 \xrightarrow[\text{daas}]{\text{oksü-}} A + H_2O \quad \text{või} \quad AH_2 + O_2 \xrightarrow[\text{daas}]{\text{oksü-}} A + H_2O_2.$$

Bioloogilise hapendumise teooria oksüdaaside kaasabil on loodud B a c h i poolt. Tema teooria aluseks on hapniku aktiveerimine ja ülihapendite tekkimine. See toimub hapniku otsesel ühinemisel autooksüdaabli ainega:

$$A + O_2 = A\begin{array}{l} \diagup O \\ \diagdown O \end{array}.$$

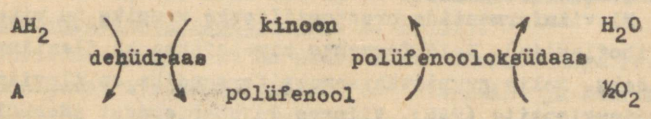
Tekkinud ülihapend on võimeline hapendama selliseid raskesti hapenduvaid aineid, mis õhuhapnikuga ei hapendu.

Kõige tähtsam oksüdaasidest on <u>polüfenooloksüdaas</u>. Ta sisaldab aktiivses grupis Cu (0,2%) ja selle tegevuse aluseks on Cu valentsi muutumine.

Polüfenooloksüdaasi esineb rikkalikult teetaime lehtedes, kartuli mugulates, õuntes jt. Kartuli hingamisest toimub 70% polüfenooloksüdaassüsteemi abil.

Kartuli mugulate, õunte ja paljude seente lõikepindade tumenemine õhu käes on seotud sellega, et hapniku rikkalikul juurdepääsul hapenduvad polüfenoolid kiiresti kinoonideks.

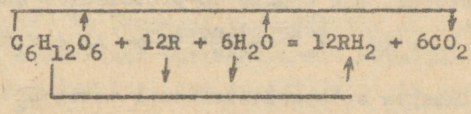
Polüfenooloksüdaasi osavõtt redoksreaktsioonidest toimub järgmiselt:



$$\begin{array}{ccccc} AH_2 & & \text{kinoon} & & H_2O \\ & \text{dehüdraas} & & \text{polüfenooloksüdaas} & \\ A & & \text{polüfenool} & & \tfrac{1}{2}O_2 \end{array}$$

Vastavalt skeemile võetakse dehüdraaside poolt hapendatavalt substraadilt 2H ja antakse kinoonile, mis taandub polüfenooliks. Polüfenooloksüdaas hapendab polüfenooli õhuhapniku abil uuesti kinooniks. P a l l a d i n nimetas taimedes esinevaid polüfenoole (harilikult värvitud) hingamiskromogeeniks ja nende hapendumisel tekkivaid vastavaid kinoone (harilikult värvilised) hingamispigmentideks.

Palladini poolt loodud hingamisteooria aluseks on vee osavõtt redoksprotsessidest. Oma teooria põhiseisukohad esitas Palladin järgmiste võrranditena:



$$\text{I} \quad C_6H_{12}O_6 + 12R + 6H_2O = 12RH_2 + 6CO_2 ,$$

$$\text{II} \quad 12RH_2 + 6O_2 = 12R + 12H_2O .$$

Palladini järgi toimub glükoosi hapendumise esimene etapp (anaeroobne) ilma vaba hapniku osavõtuta. Selles etapis hingamissubstraat laguneb CO_2 moodustumisega. Substraadi ja vee vesinik aktsepteeritakse dehüdraaside abil hingamispigmendi (R) poolt, mis muutub taandudes hingamiskromogeeniks (RH_2). CO_2 näol eralduva hapniku allikaks ei ole välikeskkond, vaid substraat ja vesi.

Seega Palladini järgi toimub hingamise esimene etapp vee kui ühe tähtsama faktori otsesel osavõtul. Vesi esineb sel juhul üheaegselt taandajana ja hapendajana. Nimelt võtab vee vesinik osa hingamispigmendi taandamisest ja tema muutmisest kromogeeniks. Vee hapnik kasutatakse süsiniku hapendamiseks ja selle viimiseks ülimal määral hapendatud seisu.

Aktiivsete vesiniku aktseptorite olemasolu rakus kergendab üsna tugevalt veemolekuli lagunemist bioloogilistes tingimustes. Bioloogilise hapendumise iseärasuseks on see, et ta kaasneb tingimata taandumisega, kusjuures need mõlemad võivad toimuda vee arvel, või nagu Palladin väljendas "märjal teel".

Teises etapis (aeroobses) toimub vesiniku aktseptori

regeneratsioon. Raku poolt vastuvõetud hapnik kasutatakse oksüdaaside kaastegevusel kromogeeni vesiniku hapendamiseks. Seejuures moodustub vesi ja kromogeen muutub uuesti pigmendiks, mis on võimeline hingamissubstraadi vesiniku edaspidiseks ülekandeks.

Tähtsat osa vesiniku ülekandes hingamisprotsessis etendab askorbiinhape. Askorbiinhape esineb kõikides taimedes. Ta hapendub erakordselt kergesti, andes ära 2H ja muutub dehüdrovormiks.

Askorbiinhappe (AH) hapendumine võib toimuda askorbiinoksüdaasi osavõtul, mis kuulub Cu-proteiidide hulka;

$$AH\,H_2 + \tfrac{1}{2}O_2 \xrightarrow{\text{askorbiinoksüdaas}} AH + H_2O.$$

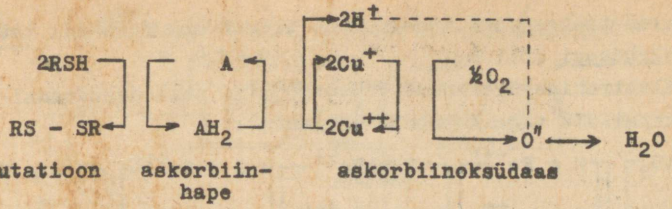
Askorbiinhappe auteoksüdatsioonil tekib H_2O_2, mille arvel toimub proksüdaasi abil teiste ühendite hapendamine.

Väga sageli on aga askorbiinhappe muutused seotud teiste fermentide ja ainete redoksmuutustega. Kaudselt võib askorbiinhape hapenduda kinoonide ja teiste oksüdaaside tegevusel tekkinud hapendunud produktide hapendaval tegevusel. Kinoonid taanduvad seejuures, aga askorbiinhape muutub hapendudes dehüdrovormiks, mis võib uuesti olla dehüdraaside poolt toodava vesiniku aktseptoriks.

Dehüdroaskorbiinhappe taandumine võib toimuda ka sulfhüdriilset (SH) gruppi sisaldavate ühendite (glutatioon, tsüsteiin) abil. Andes vesiniku askorbiinhappele, ühinevad selliste ainete kaks molekuli disulfiidse (- S - S -) sideme abil.

Oksüdaaside tegevuse mehhanism seisneb selles, et substraadi dehüdreerimisel ühendavad nad endaga elektroni, taandades kahevalentse vase ühevalentseks. Andes elektroni hapnikule, aktiveerivad nad selle ja muudavad koos sellega hapniku võimeliseks ühendama vesinikioone.

Järgmine skeem kujutab vesiniku ja elektronite ülekannet süsteemis "glutatioon - askorbiinhape - hapnik":



Tähtis koht hingamise redoksreaktsioonide katalüüsis kuulub tsütokroomoksüdaassüsteemile. Nagu näitasid W a r b u r g i uurimised, kuuluvad tsütokroomid hemiinühendite gruppi - nad on raua ja porfüriini kompleksühendid. Oma ehituselt on porfüriin lähedane klorofüllile ja koosneb neljast lämmastikku sisaldavast pürrooltuumast. Hemiini tsentris on raua-aatom. Hemiin võtab osa ka katalaasi ja peroksüdaasi ehitusest.

Tsütokroomoksüdaassüsteem etendab vahepealse lüli osa taandatud püridiin- või flaviindehüdraaside ja õhuhapniku vahel. Tsütokroomid on avastatud K e i l i n i poolt kõikidest organismidest, väljaarvatud obligatoorselt anaeroobsed bakterid, milledele hapnik on mürgiks.

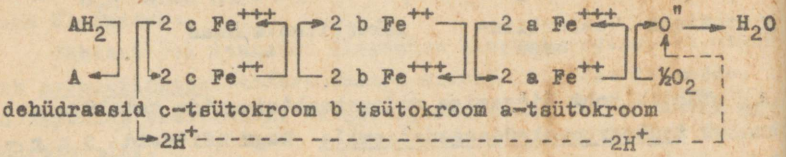
Tsütokroomoksüdaassüsteem koosneb tsütokroomidest ja tsütokroomoksüdaasist. Viimane aktiveerib õhuhapniku ja hapendab sellega taandatud tsütokroomi.

On kindlaks tehtud 10 mitmesugust tsütokroomi, milledest tuntumad on c, b ja a. Kõik nad kujutavad endast proteiide, millede aktiivseks grupiks on hemiin. Tsütokroomid esinevad hapendunud ja taandatud vormides. Seejuures muutub Fe valentsus.

Tsütokroomide tegevus elavas rakus seisneb selles, et selle hapendunud vorm võtab elektroni vesinikuaatomilt. Viimane pärineb hapenduvalt substraadilt ja esineb taandatud püridiin- või flaviinfermentides. Selle tulemusena muutub vesinik prootoniks (H^+), aga tsütokroom läheb hapendatud vormist taandatud vormi ($Fe^{+++} \longrightarrow Fe^{++}$). Edasi antakse vesinikult võetud elektron hapnikuaatomile. Viimane aktiveerub ja reageerib ioniseeritud vesinikuga, moodustades vee.

Taandatud tsütokroomi hapendumine toimub aga fermendi tsütokroomoksüdaasi abil.

Elektronide ülekannet tsütokroomide abil dehüdraasidelt hapnikule võib kujutada järgmiselt:



Koos täielike oksüdaasidega, s.o. niisugustega, mis võivad otseselt aktiveerida õhuhapnikku, on taimedes levinud mittetäielik oksüdaas - peroksüdaas. Peroksüdaas hapendab neid või teisi ühendeid ainult vesinikülihapendi või mingisuguse orgaanilise ülihapendi abil, milledes hapnik on osaliselt juba aktiveeritud. Molekulaarse hapnikuga ta ei reageeri. Reaktsioon polüfenooliga toimub järgmiselt:

polüfenool + H_2O_2 $\xrightarrow{\text{peroksüdaas}}$ kinoon + H_2O.

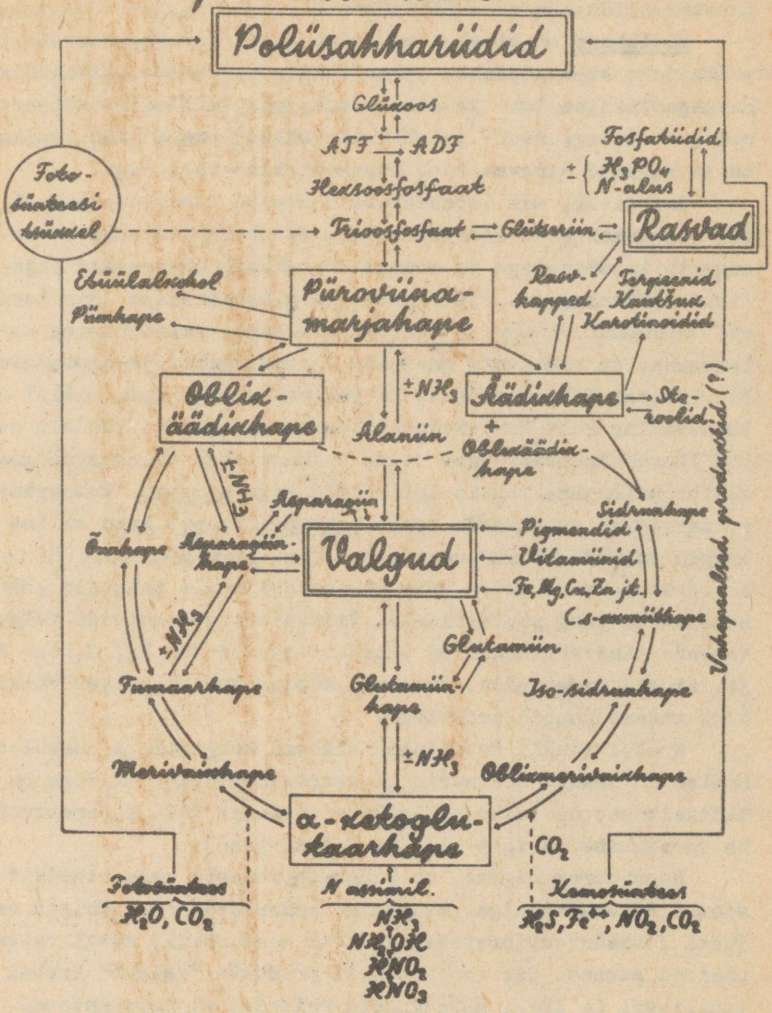
Kirjeldatud redoksfermendid etendavad tähtsat osa ka fotosünteesiprotsessis.

13. HINGAMIS- JA AINEVAHETUSPROTSESSI SEOS

Hingamine on üheks tsentraalsemaks organismi füsioloogiliseks protsessiks, millega on seotud kogu organismi energia- ja ainevahetus. Hingamisprotsessis vabaneb energia ja tekivad labiilsed vaheproduktid, mis on erakordselt tähtsateks lähtematerjalideks orgaaniliste ainete biosünteesiprotsessides (joon.79).

Nii näiteks on fosforglütseriinaldehüüd glütseriini biosünteesi lähteaineks, aga püroviinamarjahappe hapendus-likul dekarboksüleerimisel tekkinud äädikhape annab alguse kõrgmolekulaarsetele rasvhapetele. Viimased koos moodustavad rasvad. Rasvadele N-aluse ja fosforhappe liitumine viib protoplasma kilede ehitusest osavõtvate lipoidide tekkele. Rasvade dissimilatsioonil toimuvad aga vastupidised protsessid, mis omakorda viivad süsivesikute tekkele.

Hingamise ja ainevahetus-protsessi seos.



Joon.79.

On tarvis rõhutada, et aktiivne atsetaat on ka taimepigmentide (klorofüll, karotinoidid), kautšuki, terpeenide ja steroolide sünteesi lähteaineks.

Äädikhape on aineks, mis seob süsivesikute, rasvade ja valkainete ainevahetuse. Selle kondenseerumisel oblikäädikhappega tekivad tri- ja dikarboonhapped, milledest ketohapped (α- ketoglutaar- ja oblikäädikhape) seovad süsivesikute ja rasvade ainevahetuse lämmastikainevahetusega.

Ammoniaak, mis vabaneb amiinohapete desamineerimisel või omastatakse väliskeskkonnast, astub reaktsiooni mitmesuguste ketohapetega ja moodustab valkude sünteesiks vajalikud amiinohapped. Asparagiin- ja glutamiinhape, mis tekivad oblikäädik- ja α-ketoglutaarhappe amineerimise tulemusena, on vastavate amiidide - asparagiini ja glutamiini biosünteesi lähteaineteks. Ka püroviinamarjahape, millel on tsentraalne koht hingamisprotsessis, on samuti tihedalt seotud lämmastikvahetusega. Selle amineerimise tulemusena moodustub niisugune tähtis amiinohape nagu alaniin. Fumaarhappe amineerimise tulemusena tekib asparagiinhape. Need amiinohapped võivad ümberamineerimise, transpeptidatsiooni ja teiste reaktsioonide kaudu anda alguse paljudele teistele amiinohapetele ning peptiididele. Viimastest moodustuvad valgud. Valkude ainevahetusega on tihedalt seotud Fe, Mg, S, Cu, Zn jt. ainete omastamine, kuna nad moodustavad ühinedes valkudega mitmesuguseid proteiide.

Krebsi tsükli ketohapped alluvad kergesti karboksüleerumise ja dekarboksüleerimise reaktsioonidele, millega on tihedalt seotud taimede süsinik-toitumine (CO_2 heterotroofne seondamine ja võib-olla ka fotosüntees).

Nagu varem nägime, on hingamisprotsess väga tihedalt seotud fotosünteesiga. Hingamise anaeroobne faas kulgeb paljuski fotosünteesiprotsessiga ühte teed mööda, kuigi vastupidises suunas. Osa fotosünteesi produkte "valgub" Krebsi tsüklisse. On isegi niisuguseid väiteid, et fotosünteesi ajal kulgevad Krebsi tsükli reaktsioonid kella osutile vastupidises suunas, hingamise ajal aga kella osuti suunas. Val

guses lülitub tööle "mehhanism", mis võimaldab taimel saada energia ja orgaaniliste ainete biosünteesiks vajalikud vaheproduktid väliskeskkonnast, asendades sellega valguse ajal lehtede hingamise.

Kõik toodud faktid näitavad, et hingamisprotsess on väga tihedalt seotud kogu organismi elutegevusega. Seetõttu pole ka ilma hingamiseta elu.

Teine peatükk

TAIMEDE MINERAALNE TOITUMINE

1. TAIMEDE MINERAALSE TOITUMISE MÕISTE JA ARENGU PÕHIETAPID

Taimekudede keemiline analüüs avastab peale C, H, O ja N ka rea nn. tuhaelemente. Nende hulka kuuluvad K, Ca, Fe, Mg, P, S, Cl, Na, Si jt. Tuhaelementideks nimetatakse neid seepärast, et nad taimede põlemisel ei lendu, vaid jäävad tuhka. Kõik tuhaelemendid saadakse taimede poolt mullast katioonide või anioonide näol ja selles suhtes on nad sarnased lämmastikuga, mida taim saab samuti mullast.

Taimede mineraalse toitumise probleem haarab: 1) mineraalelementide omastamise taimede poolt ja 2) nende liikumise, muundumise ning ringkäigu taimes.

Tuhaelementide tähtsus taimes on suur ja mitmekesine. Need nendest kuuluvad vahenditult orgaaniliste ainete koosseisu (P, S, Mg, Mn), teised võtavad eluprotsessidest osa katalüsaatoritena (Fe, Cu) ja kolmandad on vajalikud plasma kolloidide püsivuse säilitamiseks (K). Taimele vajaliku toitelemendi puudumine teeb võimatuks taime normaalse elutegevuse, selle vähesus aga põhjustab saagi languse. Vaatamata sellele, et tuhaelementide arvele tuleb taime kuivkaalust keskmiselt ainult 5 %, reageerib taim väga tugevasti nende vähesusele mullas. Tuhaelementide vähesuse otseseks tagajärjeks on organismi biokeemilise tegevuse häiritus, mis omakorda põhjustab taime produktiivsuse vähenemise.

Klassikalise mineviku päevist kuni fotosünteesi avastamiseni 19. sajandil valitses teaduses ettekujutus, et taimed ehitavad oma keha maa mahladest. See seisukoht oli formuleeritud Aristotelese poolt, kes õpetas, et taimedel, erinevalt loomadest, ei ole seedimiselundeid, neid organeid asendavat

muld, kus toimub taimedele vajaliku toidu seedimine. Need seisukohad olid kooskõlas praktikute sajandite jooksul omandatud kogemustega, sest juba iidsest ajast peale osati vahet teha hea ja halva mulla vahel. Nad teadsid ka hästi, millise tähtsusega on saagile põldude väetamine sõnnikuga. Seepärast ei kutsunud see seisukoht mitmete sajandite jooksul esile mingisuguseid kahtlusi.

Õpetus taimede õhutoitumisest andis sellele naiivsele ettekujutusele lõpliku hoobi. Täpsete katsetega tõestati, et taim ehitab kuni 95 % oma kehast vee elementidest ja õhust saadava CO_2 arvel. Jäi selgitada, kust võetakse ülejäänud osa.

Taimede mineraalse toitumise õpetuse teaduslikud alused rajati 19. saj. keskel, põhiliselt Liebigi poolt. Ta purustas kõigepealt 19. saj. algul populaarselt levinud huumuse teooria, mille järgi taimes sisalduvad orgaanilised ained on pärit mulla huumusest. Liebig näitas, et taimed saavad mullast aineid mitte orgaanilisel, vaid mineraalsel kujul.

Liebigi järgi moodustab mullaviljakuse aluse selle mineraalainete sisaldus; kogu mullatoitumise tähtsuse viis ta mineraalainete omastamisele. Liebig väitis, et oma nõuded lämmastiku järele katavad taimed õhus sisalduvate ammoniaagi ja lämmastikhapendi jälgedega.

Boussingault' katsetega näidati, et taimed saavad mullast mitte ainult mineraalaineid, vaid ka lämmastikku. Ta tõestas, et lämmastikväetised on sageli sama tähtsad kui mineraalainedki.

Liebigi vaated mineraalelementide kohta, mis täiendati Boussingault' seisukohtadega lämmastiku küsimuses, moodustasid agrokeemiliste teadmiste aluse, millega teadus astus 19. saj. teise poolde. Mineraalelementide kasutamise efektiivsus oli tõukeks muldade toiteväärtuse uurimiseks, orgaaniliste ja mineraalväetiste kasutamiseks ja mullatoitumise küsimuste uurimiseks tervikuna. Teadmiste edasist progressi sellel alal soodustasid erakordselt edusammud, mida saavutati mikrobioloogias 19. saj. lõpul. Need näitasid mikroorganismide suurt tähtsust ainete ringluses looduses. Kunstlike kultuuride abil

selgitati taimedele vajalikud elemendid ja hiljem viimaste tähtsus taimedes. Seesama meetod etendas otsustavat osa mineraalväetiste kasutamisel.

Venemaal algas mineraalväetiste kasutamine alles möödunud sajandi lõpul. Mineraalväetisi veeti välismaalt sisse ja nad olid väga kallid. Selle aja eesrindlikud õpetlased eesotsas Timirjazeviga pühendasid palju jõudu mineraalväetiste kasutamise propagandale. Vene teadlastest on Prjanišnikov uurinud viljakalt taimede lämmastiktoitumist enam kui poole sajandi jooksul. Kossovitš selgitas tähtsamaid forfortoitumise küsimusi.

Rida tähtsaid seisukohti taime mineraalse toitumise kohta lahendati P. A. Kostõtševi ja Dokutšajevi poolt. Mineraalse toitumise küsimus tervikuna esitati akad. Viljamsi poolt, kes töötas välja heinavälja külvikordade süsteemi, mis rahuldab täielikumalt taimede vajadusi mineraalelementide järele.

Kaasajal on mineraalse toitumise alal põhiprobleemiks mineraalainete omastamise ja liikumise mehhanismi ning mineraalainete ratsionaalse kasutamise võtete läbitöötamine. Esimese küsimuse uurimise alal on saavutanud tunduvaid edusamme välismaalased Lundegårdh, Meson, Maskell, Filis ja nõukogude füsioloogid eesotsas Sabiniga. Ratner uurib üksikasjalikult mineraalse toitumise küsimusi mullas seoses väetiste kasutamisega. Školnik selgitab edukalt rea aastate jooksul taimede toitumist mikroelementidega. Põllumajanduses on leidnud laialdast kasutamist granuleeritud väetised ja taimede juureväline väetamine.

2. TAIMEDE MINERAALNE KOOSSEIS

Taime kuivaine elementaarset koostist võib väljendada järgmiste arvudega:

C - 45%, O - 42%, H - 6,5%, N - 1,5% ja tuhka 5%.

Kõik orgaanilised ained sisaldavad C, O, H ja N. Neid elemente nim. organogeenideks, s.o. põhilisteks elusaine

moodustajateks. Nende arvele langeb taimedes 95 % kogu kuivaine hulgast. Kuid peale kuivatatud taimematerjali põlemist jääb järele veel tuhk, mis moodustab samuti elusa mateeria vajaliku koostisosa. Tuha sisaldus mitmesugustes taimeosades on väga erinev. Kõige vähem leidub tuhka puidus (1 %). Seemnetes leidub tuhka ca 3 %, rohttaimede juurtes ja vartes 4 - 5 % ning lehtedes 10 - 15 %. Suhteliselt palju tuhka on puu koores - ca 7 %. Nagu näeme, on tuhka kõige rohkem nendes taime osades ja kudedes, mis koosnevad peamiselt elavatest rakkudest. Toodud arvud on vaid keskmised. Taime tuha hulk sõltub nii välistingimustest kui ka taime omadustest, samuti ka taime vanusest. Mida kuivem on kliima ja mida rikkam on muld soolade poolest, seda kõrgem on taimede tuhasisaldus. Mitte ainult erinevate liikide, vaid ka ühe ja sama liigi taimede organites allub tuhk väga suurtele kõikumistele. Nii näiteks kartuli lehtedes võib leida 5 - 13 % tuhka, peedi lehtedes - 11 kuni 21 %, naeri lehtedes - 8 kuni 15 %, olenevalt mulla koostisest ja niiskusest. Üldiselt võib öelda, et mida rikkam on muld soolade poolest ja mida kuivem on kliima, seda rohkem sisaldavad taimed tuhkainet, kuigi otsest proportsionaalsust seejuures pole märgata.

Tuha keemiline koosseis osutub väga keerukaks ja mitmekesiseks. Liialduseta võib öelda, et pole olemas ainsatki elementi, isegi kõige haruldasemate hulgast, mida pole leitud ühe või teise taime tuhast. Ja veel enam: paljud haruldased elemendid, mis on Maa koores laiali pillatud analüüsi teel avastamatute pisihulkadena, kogunevad just taimedesse võrdlemisi suurtes kogustes. Nii näit. kogunevad broom ja jood merevetikatesse. Mais on võimeline kontsentreerima oma kudedes kulda. Paljud asparaagused ja teised nn. seleentaimed on võimelised koguma oma kudedes seleeni. Seepärast mõned geoloogid, näit. akad. Vernadski, omistavad organismide võimele,- koguda enesesse haruldasi elemente - silmapaistva osa nende elementide ringkäigus looduses.

Mitmesuguste elementide sisaldus taimedes tehakse kindlaks keemilise analüüsi teel. Põhilise osa nendest moodustavad

K, Ca, P, S, Mg, Si, Na, Al, Cl jt. Need elemendid, nimetatuna makroelementideks, moodustavad taime elavast ainest 0,1 - 0,01 %. Kogustes 0,01 - 0,0001 % sisalduvad taimedes mikroelemendid - Fe, Mn, Cu, Zn, Br, B, Mo jt. Lõpuks veel vähemates hulkades leidub taimedes ligi pooltesistkümmend elementi, nagu Ni, J, Hg, Ag, Pb jt. Neid nimetatakse ultramikroelementideks.

3. MINERAALELEMENTIDE VAJADUSE KINDLAKSTEGEMISE METOODIKA

Ühe või teise elemendi olemasolu konstateerimisest taime tuhas ja isegi nende protsendilise hulga kindlakstegemisest on vähe, et otsustada, kuivõrd vajalikud on nad taimedele.

Küsimus ühe või teise elemendi vajadusest taime toitumiseks otsustatakse spetsiaalsete katsetega taime kasvatamisel kunstlikult koostatud toitesegudel, s.o. kunstlike kultuuride meetodi abil.



Joon.80. Vesikultuur.

See meetod seisneb selles, et loodusliku mulla asemel, millel on üsna ebakindel ja täpselt raskesti määratav koosseis, kasvatatakse taimi kunstlikus keskkonnas, mille kõik komponendid on täpselt teada ja arvesse võetud. Niisuguseks kunstlikuks keskkonnaks võib olla puhas ja hästi läbipestud räniliiv või isegi plaatinalõigud, kuid lihtsamateks ning sobivamateks on osutunud vesikultuurid. Viimasel juhul asetsevad taime juured mitte mullas, vaid vees milles on lahustatud kõik taimedele vajalikud elemendid (joon.80).

Katsed vesikultuuridega korraldati esimesena Knopi poolt peaaegu 100 a. tagasi. Ta koostas toitelahuse keemilistest sooladest. Toitesegu valmistati destilleeritud vees. Iga lahus erines teisest mingisuguse ühe elemendi puudumisega. Nii puudus ühes K, teises - N, kolmandas - P jne. Iga segu asetati klaasnõusse, milles kasvatati ühesugust taime. Taime edasise arengu järgi otsustati sellest toitesegust väljalülitatud elemendi tähtsuse üle (joon.81).



Joon.81. Tubakataime vesikultuur täielikul toitelahusel ja üksikute elementide puudusel: 1 - kõik soolad peale N; 2 - ilma P; 3 - ilma K; 4 - ilma Ca; 5 - ilma Mg; 6 - täielikul toitelahusel; 7 - ilma B; 8 - ilma S; 9 - ilma Mn; 10 - ilma Fe.

Selliste uurimustega näidati, et taimede mineraalseks toitumiseks on vajalikud N, K, Ca, Mg, P, S ja Fe. Kui kõrvaldame nendest elementidest kasvõi ainukesegi, siis taim ei arene: täpsemini - ta areneb ainult niivõrd, kuivõrd lubavad seda seemnetes peituvad tagavarad. Nende elementide hulgas on ka N, mis kuidagi pole tuhaelement, sest ta põlemisel lendub. Tal on mineraalelementidega niipalju ühist, et teda peab lisama toitelahuste hulka.

Knop koostas mineraalelementidest kunstlikele kultuuridele erakordselt lihtsa lahuse, mis hiljem sai tema nime. See lahus on nüüd üks tarvitatavamaid ja koosneb 1 l vee kohta: 1g $Ca(NO_3)_2$, 0,25g KH_2PO_4, 0,25g $MgSO_4$, 0,125g KCl ja Fe_2Cl_6 jäljed.

TRÜ Raamatukogu

Suure tähtsusega on taimede kasvatamisel vesi- ja liivkultuuridel vajaliku keskkonna pH säilitamine (joon.82).



Joon.82. Vesinik-ioonide kontsentratsiooni mõju suhkrupeedi kasvule vesikultuurides.

Enamik taimi vajavad neutraalset või nõrgalt happelist keskkonda. pH reguleerimine on vajalik seepärast, et anioonid ja katioonid, mis sisalduvad toitelahuses, tarvitatakse erineva kiirusega. Seetõttu toitelahuse reaktsioon võib muutuda. Sellest seisukohast lähtudes eristatakse kahte gruppi sooli : füsioloogiliselt happelisi ja füsioloogiliselt aluselisi sooli. Esimese hulka kuulub enamik ammooniumsooli, näit. ammooniumsulfaat - $(NH_4)_2SO_4$. Selle soola juures katioon (NH_4^+) omastatakse taime poolt intensiivsemalt kui anioon (SO_4''), sest taimel on N järele suurem vajadus kui S järele. Selle tulemusena koguneb H_2SO_4, mis mõjub taime juurtele mürgiselt. Lämmastikhappe soolad, eriti täiilisalpeeter, kuuluvad põhiliselt füsioloogiliselt aluseliste soolade hulka. $NaNO_3$ -st kasutatakse Na^+ halvemini kui NO_3^-. Seepärast see lahus kutsub taime kasvamisel esile keskkonna pH tõusu. Kõikidest lämmastikhappe sooladest on kõige neutraalsem ammooniumsalpeeter (NH_4NO_3), millel anioon ja katioon kasutatakse enamvähem ühesuguse kiirusega. Prjanišnikov andis sellise toitelahuse, mille reaktsioon taime kasvades ei muutu, kus 1 l vee kohta võetakse 0,24g NH_4NO_3, 0,172g $CaHPO_4.2H_2O$, 0,6g KCl, 0,06g $MgSo_4$, 0,344g $CaSo_4.2H_2$, 0,025g $Fe_2Cl_6.6H_2O$.

Anioonide ja katioonide erinev kasutamine ei ole vastuolus selle seisukohaga, et anioonid ja katioonid lähevad rakku võrdsetes hulkades. Vastasel korral protoplasma ja välislahuse kokkupuute pinnal tekiks tunduv elektriline potentsi-

aal, mis takistaks ioonide edaspidist omastamist. Ei tule unustada, et soolade omastamisele mõju avaldavas hingamisprotsessis tekib HCO_3^- anioon ja H^+ katioon, mis vahetatakse vastava kasutatava iooni vastu. Seepärast aniooni energilisemal kasutamisel (vaadeldakse füsioloogiliselt aluseliste soolade juures, lahuses või mullas) kogunevad aluselise reaktsiooniga süsihappe soolad; katiooni energilisemal kasutamisel (vahetatakse H^+ vastu) koguneb mullas vaba hape.

Füsioloogilise happesuse tõusu kahjulikku mõju toitelahuses võib ära hoida selle sagedase vahetamisega. Muldkultuurides ja põllutingimustes see harilikult neutraliseeritakse lubjaga.

Tuleb rõhutada, et mõistetel füsioloogiliselt happeline ja aluseline ei ole midagi ühist aluseliste ja happeliste soolade keemilise mõistega. Näiteks füsioloogiliselt väga happeline sool $(NH_4)_2SO_4$ on keemilisest vaatepunktist täiesti neutraalne.

Kuna eespool räägitud toitekeskkondades, mis sisaldasid suhteliselt vähe mineraalelemente, saadi enamike põllukultuuride normaalne kasv, siis ülejäänud taime koosseisus esinevatele elementidele ei pööratud tähelepanu. Neid loeti sageli ülearusteks või igal juhul mittevajalikeks. Nende ülearuste hulka kuulusid näit. Na, Cl, Si, Al jt., mida leidub alati taimedes tunduvates hulkades. Seega selgitati ühtlasi, et ühe või teise elemendi suhtelise hulga järgi ei saa mingil määral otsustada selle vajaduse üle. Nii näiteks võib toitelahusest kergesti välja jätta Na, Cl, ja Si, kuigi nad esinevad taime tuhas üsna suurtes kogustes. Samal ajal tingimata vajaliku Fe väljajätmine põhjustab kohe kloroosi ja märgatava kasvu pidurduse.

Teaduslik nimekiri taimele tingimata vajalikest elementidest piirdus poole sajandi jooksul nelja organogeeni (C, O, H, N) kõrval kuue mineraalelemendiga (K, Ca, Mg, Fe, S ja P). Ja seda seepärast, et niisuguste elementide vajadus, nagu Mn, B, Cu jt., kaeti täielikult nende kaduvalt väi-

keste hulkadega, mis oli lisandina vajalike elementide soolades. Mikroelementide vajadus selgitati alles hiljem täiesti puhaste toitesoolade kasutusele võtmisega.

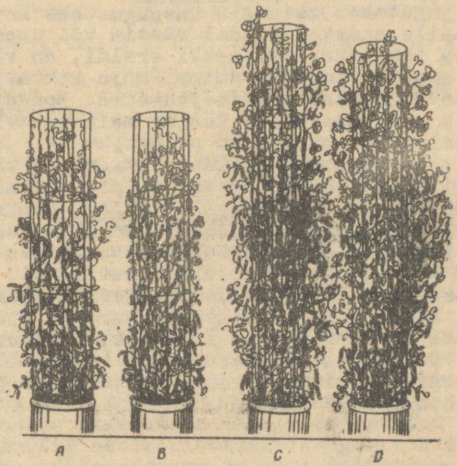
Aegamööda hakkas kogunema fakte, mis osutasid sellele, et paljud ülearusteks tunnistatud elemendid võivad etendada üsna tähtsat osa taime elus. Näiteks Rolen näitas juba 1870. a., et mõningate hallitusseente kasvu soodustab Zn olemasolu. Taimede kasvatamisel eriti hoolikalt puhastatud toitekeskkondades selgitati, et ainult varem loetletud kuue elemendiga toitelahustes ei saa normaalset kasvu. Hea kasvu saamiseks oli vajalik viia toitekeskkonda veel lisaelemente (Mn, Zn, Cu, B, Co, Mo), kuigi väga väikestes kogustes. Täiendavaid elemente toitelahustes hakati nimetama mikroelementideks. Mikroelementide hulka võib kanda ka Fe, sest ka seda on taimedele vaja väikestes kogustes (jäljed). Ja kuigi Fe vajadus taimedele selgitati juba tunduvalt varem kui teiste mineraalelementide vajadus, siis seda ainult seepärast, et selle puudumine põhjustab kergesti silmapaistva taime kloroosi.

Alles hiljuti kasvatati taimi vesikultuurides ainult ühtede või teiste teaduslike küsimuste lahendamiseks. Kuid viimastel aastatel on taimi hakatud kasvatama vesikultuurides ka toetmise ülesandel. Sel eesmärgil ei kasvatata taimi enam klaasnõudes, vaid betoneeritud basseinides, millest vool ab aeglaselt läbi toitelahus.

4. TAIMEDE TOITEVAJADUSE JA MULLAVILJAKUSE MÄÄRAMISE MEETODID

Mulla keemiline uurimine ei anna vastust sellele, kuivõrd on keemilisel teel avastatud elemendid taimedele kättesaadavad. Puhtkeemiliste mullaanalüüside puuduste tõttu pöördume teistsuguste meetodite poole, kus mullaviljakuse näitajateks on taimed ise. Põhiliseks seesuguseks meetodiks on vegetatsioonimeetod. Vegetatsioonimeetodi rajajaks loetakse Boussingault'd. Selle meetodi täiendamisel etendasid tähtsat osa Wagneri, Sachsi, Hellriegeli, Kossovitši ja Prjanišnikovi tööd. Vegetatsioonimeetodi aluseks on taimede kasvatamine looduslikel muldadel erilistes klaas- või tsinkplekkanumates, millede suurus võib olla vastavalt vajadusele vä-

ga erinev. Niiskus hoitakse mullas kindlal tasemel (60 - 70 % täielikust veemahtuvusest) igapäevase vee juurdevalamisega kuni määratud kaaluni. Iga anum täidetakse täiesti ühesuguse ja hästi läbisegatud mullaga. Anumad asetatakse vagonettidele, millega nad söidutatakse hea ilmaga välja lahtisele väljakule, vihma ja tuulise ilma puhul aga selleks ehitatud klaasist vegetatsioonimajja. Mulla toiteväärtuse kindlakstegemine toimub järgmiselt: teatud anumatesse (tavaliselt 2-4 korduses) viiakse täisväetis. Samasugune arv anumaid ei saa aga mingisuguseid väetisi. Need kaks varianti jäävad kontrolliks, kusjuures esimene märgib taimede maksimaalset arenemist, teine - minimaalset. Ülejäänud anumatesse viiakse aga mingisugune üks element või elementide kombinatsioon. Katse kestab terve vegetatsiooniperioodi ning selle lõpul võrreldakse erinevatelt variantidelt saadud taimede saake. Kui mingisugune element või nende kombinatsioon tõstab saaki, siis sellest ongi mullas puudus (joon.83).



Joon.83. Mitmesuguste väetiste mõju hernele. A - nõu väetisteta; B - väetatud täiilisalpeetriga; C - väetatud K- ja P-sooladega; D - täisväetis. Salpeetri lisamine ei avalda mingisugust mõju, kuna mügarbakterite tegevuse tagajärjel heinal pole N- puudust.

Vegetatsioonimeetod võimaldab uurida üksikute isoleeritud faktorite mõju juhul, kui kõik teised faktorid hoitakse konstantsed. Ta võimaldab teostada vaatlusi kasvu ja arengu kohta tingimustes, mis on kunstlikult reguleeritavad vastavalt püstitatud ülesandele. Muldkultuuride abil uuritakse harilikult küsimusi taime ja mulla vastastikuse mõju valdkonnast. Katsetes aga, milledega lahendatakse puhtfüsioloogilisi küsimusi, kasutatakse peamiselt liiv- ja vesikultuure.

Kuid vegetatsioonimeetodi kasutatakse suure eduga ka niisuguste taimefüsioloogiliste küsimuste uurimiseks, nagu veemajandus, põuakindlus, soolakindlus jne.

Heade tulemuste saamiseks on vaja rangelt kinni pidada katse rajamise reeglitest: ühesugune külvimaterjal, ühtlane väetamine, niisutamine ja valgustamine. Viimane saavutatakse nõude perioodilise ümberasetamisega.

Vegetatsioonimeetod annab väga väärtuslikke näpunäiteid mullas olemasolevate taimede toiteainete kohta ja selle kohta, missuguseid kindlaid toiteelemente on tarvis mullale lisandada. Kuid samal ajal ei võimalda vegetatsioonikatsete kunstlikkus selle abil lahendada niisuguseid küsimusi, nagu väetiste efektiivsus loodusliku konkreetse struktuuri ja omadustega muldades, teatud agrotehnika kompleksi tingimustes jne. Ka on juured anumates koondatud palju väiksemale mullakogusele kui põllutingimustes. Seepärast täpsemaks määramiseks kasutatakse põllulappide meetodit, s.o. põldkatseid. Selleks jagatakse katseala ühesugusteks katselappideks. Igale lapile antakse kindel väetis või nende kombinatsioon. Arvutades iga katselapi saaki eraldi, on võimalik teha järeldusi meie poolt loodud faktori mõju kohta. Seda meetodit kasutatakse laialdaselt katsejaamades. Boussingault ütles, et kasutades seda meetodit, küsime meie taimelt eneselt, millest temal antud mullas on puudus.

Ka selliste katsete läbiviimisel on vajalik, et tingimused, millistes kasvatatakse taimi, oleksid täiesti identsed ja erineksid ainult selle faktori suhtes, mille mõju antud juhul uuritakse. Uurides taime mitmesuguseid näitajaid, võime sel teel saada ettekujutuse uuritava faktori mõjust. Seetõttu on vajalik, et üksikud katselapid oleksid võimalikult ühesugused nii valguse, reljeefi, mulla ehituse ja viljakuse, niiskuse jne. poolest. Suurema täpsuse saavutamiseks esineb üks variant mitmes korduses, kusjuures iga kordus asetseb võimalikult mitmesugustes katsepõllu osades. Näitajad arvutatakse mitme korduse keskmistena ja töötatakse ümber variatsioon-statistiliselt.

TAIMEDE MINERAALNE TOITUMINE LOODUSLIKES MULDADES JA TOITAINETE OMASTAMISE MEHHANISM

5. MINERAALELEMENTIDE OMASTAMINE MULLAST

Looduslikes muldades on taimede mineraalne toitumine palju keerulisem kui kunstlikes kultuurides. Siin tuleb taimel kohata erinevate elementide väga suure mitmekesisusega, mis on tihedas vastastikuses toimes üksteisega. Ka on ainult väike osa mullas leiduvatest mineraalsooladest vees lahustu-

nud. Palju suurem osa sooladest on adsorbeeritud mulla kolloidosakeste poolt või esineb tahkel kujul - vees lahustumatute mineraalidena või orgaaniliste ainetena.

Juba ammu on selgitatud, et kõige rammusamastki mullast saadud lahus sisaldab eneses nii vähe toitesooli, et see ei kindlusta taimede normaalset arenemist. Siit selgub, et taimedel peab olema võime kasutada nii adsorbeeritud kui ka lahustamatuid mineraalsooli.

Mulla võimet adsorbeerida ja tugevasti kinni hoida lahustunud aineid nimetatakse tema neelamisvõimeks, kolloidset mulla osa aga, mis seda võimet põhjustab, mulla neelamiskompleksiks. Mitmesuguste ainete neeldumine mullas, eriti katioonide neeldumine, on üksikasjalikult uuritud Gedroitsi poolt. Ta eristab 5 liiki neelamisvõimeid: 1) mehhaanilist, 2) füüsikalist, 3) füüsikalis-keemilist, 4) keemilist ja 5) bioloogilist.

Mehhaaniline neelamisvõime on mullale omane samuti nagu igale poorsele kehale ja seisneb selles, et muld hoiab endas kinni pisiosakesi, mis temast läbikurnuvast sogasest veest jäneda suspensioonina mulda jäävad.

Füüsikaline neelamine on selle nähtuse tulemuseks, et mulla tahke faasi kokkupuute pinnal mullalahusega tekib pindpinevus, mis kutsub esile lahustunud ainete kontsentratsiooni tõusu tahkete mullaosakeste pindadel. Niisugune ainete külgetõmbamine tahkete kehade pindade poolt kannab üldiselt adsorptsiooni nimetust ja seda kasutatakse näiteks laialdaselt mitmesuguste lahuste puhastamiseks kondisöe abil. Mida peenemad on mulla osakesed, seda suurem on nende pindade summa ning seda tugevamad on adsorptsiooninähtused. Mullaosakeste pindade ligidal on lahuse kontsentratsioon kõige suurem ja muutub nende pindadelt kaugenedes nõrgemaks.

Kõige suurema tähtsusega on taimede toitumisel füüsikalis-keemiline e. asenduslik mulla neelamisvõime. See seisneb selles, et muld võib mõne osa katioonidest, mis leiduvad tema tahketes osades - ümber vahetada ekvivalentsete katioonide hulgaga, mis sisalduvad mullaosakestega kokkupuutuvas lahuses. Sel korral neeldunud katioonid kaovad mullalahusest ning lähevad üle mulla tahketesse osakestesse, kuna nende asemele läheb lahusesse vastaval hulgal teisi katioone. Sellisteks asenduslikeks katioonideks on sageli Ca ja Mg, milledega soolakupinnastes ühineb veel Na, kuid hapudes muldades vesinik ja Al. Mulla seos nendega on tugev ja neid võib mullast kätte saada ainult teiste katioonidega väljatõrjumise teel.

Keemilist neeldumist võib tähele panna neil juhtudel, kui mulda viidud aine annab mullalahuse ainetega lahustu-

matuid ühendeid. See esineb näit. H_3PO_4 soolade viimisel mulda, milles on rikkalikult kaltsiumisooli, seejuures tekib raskesti lahustuv trikaltsiumfosfaat - $Ca_3(PO_4)_2$.

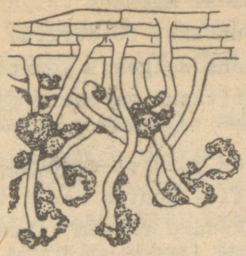
Bioloogiline neeldumine on mullas elutsevate mikroorganismide (bakterite, seente jt.) elutegevuse tagajärjeks. Omandades katioone ja anioone ning viies neid sel teel mulla reaktsioonide ringist välja, soodustavad nimetatud organismid ühtede või teiste ühendite mobilisatsiooni, mis satuvad uuesti ainete ringkäiku pärast nende organismide surma.

Mulla neelamisvõime, eriti füüsikalis-keemiline ja füüsikaline on väga suure tähtsusega taimede toitumisel mineraalainetega. Selle abil toimub näiteks mulda viidud väetisaine K-ja NH_4 - ühendite kinnitumine mullaosakeste külge. See takistab nende väljauhtmist, kuid jätab need samal ajal taimedele omastatavasse vormi, kuna neid võidakse uuesti välja tõrjuda neelamiskompleksist asendusreaktsioonide abil. Viies katioonid neeldunud olekusse, takistab füüsikalis - keemiline neeldumine ka mullalahuse kontsentratsiooni ülemäärast tõusu. Teatud tingimustes avaldab mulla neelamisvõime taimedele ka negatiivset mõju. Nii esineb leetunud muldades mulla neeldumiskompleksis Al, mis on taimedele mürgine. Soolakumuldades põhjustab kõrge Na esinemine soola tekkimist, mis on taimedele samuti kahjulik. Neid mulla halbu omadusi saab aga parandada lupjumise ja kipsi lisamisega mulda.

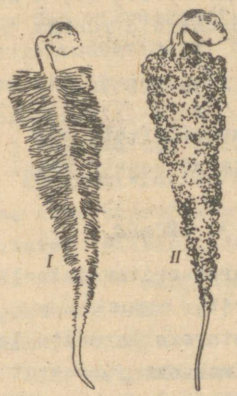
Mineraalainete omastamine mullast toimub:

1) vahetusadsorptsiooni teel vesilahusest, 2) kontaktneeldumise abil ja 3) raskesti lahustuvatest ühenditest juureeritiste ja mikroorganismide kaastegevusel.

Oma olemuselt on soolade omastamine taime juurte poolt mullast teatud määrani vahetusreaktsioon juurerakkude ja mulla neeldumiskompleksi vahel, mis toimub mullalahuse vahendusel. Niisugused vahetusreaktsioonid muutuvad tunduvalt kergemaks, kui andev ja imev pind asetsevad teineteisega võimalikult ligistikku. See teostub mullas asetsevate taimede juurte juures sel teel, et juurekarvakesed liibuvad harilikult väga tihedasti mullaosakeste külge. Seepärast on noored ja tihedasti juurekarvakestega kaetud juured mullast välja-



Joon.84. Juurekarvakeste kleepumine mullaosakeste külge.



Joon.85. Sinepitaime idandid: I - kasvatatud niiskes õhus, II - kasvatatud mullas, kus mullaosakesed, mis on kleepunud juurekarvakeste külge, moodustavad nn. muldtupe.

võtmise korral nagu kaetud mulla tupega ja neid pole võimalik ilma vigastuseta vabastada nende külge liibunud liivaterakestest (joon. 84 ja 85).

Real juhtudel hoitakse neeldunud katioonid mullaosakeste poolt nii tugevasti kinni, et nad ei lahustu mullalahuses. Kuid mullaosakestele liibunud juurekarvakesed omastavad katiooni otse nende kiledest, ilma mullalahuse vahenduseta (kontaktneeldumine). Nimelt sisaldavad mulla kolloidid neeldunud olekus rea katioone. Taimede kolloidid sisaldavad samuti adsortptsioonisidemete abil seotud katioone ja H^+. Nende kahe süsteemi vahel võib toimuda otsene vahetus: näiteks taim, neelates K^+ või Ga^{++}, annab selle vastu H^+.

Niisugusel tihedal kokkupuutumisel on veel teine tähendus. Taimede juured osutuvad sel teel võimelisteks ise lahustama lahustamatuid või raskesti lahustuvaid aineid. Seesuguse taime juurte võime avastas juba Sachs üsna lihtsate ja väga demonstratiivsete katsetega. Mullasse asetatakse rõhtsuunas hästi poleeritud marmorplaat ning istutatakse selle kohale mõni taim, soovitav liblikõieline. Mõne aja pärast, kui juured on juba hästi arenenud ja osa nendest, kohates oma teel marmorplaati, on tihedasti selle külge liibunud,



Joon.86. Marmorplaadi-tükike taimejuurte söövitusjälgedega.

võetakse plaat mullast välja ja pestakse puhtaks. Poleeritud pinnal võib näha selgesti juurte kohtadele sööbitatud vaondeid (joon. 86).

Taimede juurtel on aktiivne võime mullale, muutes raskesti lahustuvad ühendid rohkem lahustuvateks. Nii eraldub taimede hingamisprotsessis CO_2, mis lahustub vees lahustumatuid ja raskesti lahustuvaid ühendeid. CO_2 mõjul lähevad näiteks raskesti lahustuvad fosforühendid rohkem omastatavasse vormi:

$$Ca_3(PO_4)_2 + 2CO_2 + 2H_2O = 2CaHPO_4 + Ca(HCO_3)_2.$$

Levinenumaks fosforväetiseks on superfosfaat, mis tekib H_2SO_4 või taime juurte poolt eritatud hapete mõjul fosforiidist:

$$Ca_3(PO_4)_2 + 2H_2SO_4 = Ca(H_2PO_4)_2 + 2CaSO_4.$$

On tehtud kindlaks, et taimede juured eritavad veel rida orgaanilisi (sidrun-, õun-, viin- jt.) happeid, mis soodustavad samuti mulla raskesti lahustuvate ühendite lahustumist. Kuid siinjuures erinevad taimed oma juureeritiste happesuse poolest. Ühtedel (lupiin, tatar) on happeline juureeritis, mistõttu nad on võimelised kasutama P-allikana fosforiiti. Teised (enamik kõrrelisi) pole aga võimelised kasutama fosforiiti.

Raskesti lahustuvate ühendite lahustamisel etendavad olulist osa veel füsioloogiliselt hapud soolad, nagu näit. $(NH_4)_2SO_4$, kus katiooni energilisema neeldumise tõttu tõuseb keskkonna happesus. Nii võivad kõrrelised kasutada vees lahustumatuid fosforiite sel juhul, kui lämmastik viiakse mulda $(NH_4)_2SO_4$ kujul; salpeetriga väetamise korral ei suuda kõrreliste juured lahustada fosforiiti (Prjanišnikov).

On tõestatud, et taimed võivad omastada osa mullas olevaid orgaanilisi aineid, lõhustades nad eelnevalt juurte

poolt eritatud fermentide abil. Ka ei ole juuresüsteem mitte ainult toitainete omastamise organiks. Siin toimub toiteainete ümbertöötlemine ja rea tähtsate orgaaniliste ühendite süntees.

Tähtsaks teguriks mulla mineraalainete lahustamisel on mulla mikroobide tegevus. Mikroobide arvu 1 g mullas arvestatakse sadade miljonitega ja isegi miljarditega. Üldine mikroobide massi kaal keskmise viljakusega mulla künnikihis on 6-7 tonni ha kohta. See on hulk, mis asub pideva arengu ja paljunemise seisundis. Kui võtta mikroobide generatsioonide arvuks vegetatsiooniperioodi jooksul 10 - 20, siis on kerge näha, et iga päev mullas moodustuv orgaanilise aine hulk on suur. See mikroorganismide suur hulk rikastab mulda oma elutegevusproduktidega. Esiplaanile tuleb asetada ained, mis on lämmastikfikseerijate, ammonifitseerijate, nitrifitseerijate ja orgaanilisi aineid (tselluloos, fosfororgaanilised ühendid) lagundavate bakterite elutegevuse tulemuseks.

Mulla mikrofloora kujutab organisme, mis kuuluvad suuremas osas saprofüütsete vormide hulka. Kasutades oma toiduallikatena mitmesuguseid orgaanilisi jäänuseid, teostavad nende jääkide mineraliseerimist mulla mikroorganismid. See on protsess, mis on otsustava tähtsusega taimede toitumisel ja ainete ringluses.

Mikroorganismide tähtsuse hindamisel on tarvis arvestada ka nende võimet sünteesida mitmesuguseid orgaanilisi aineid. Siinjuures mitte ainult lihtsad, vaid ka üsna keerulised mikroorganismide elutegevuse produktid omastatakse taimede poolt. Need ühendid avaldavad tugevat ja mitmekülgset mõju taimede arengule. Taimede juured eritavad pidevalt mulda orgaanilisi aineid, olles seepärast nagu mikroobide kogunemise tsentrumiteks. Just risosfääris on koondunud suur osa baktereid, seeni ja vetikaid, milledega kõrgemad taimed on seotud väga keerukate suhetega. Nende suhete aluseks on ühelt poolt juureeritised ja teiselt poolt mitmesugused mikroorganismides sünteesitud füsioloogiliselt aktiivsed ained (vitamiinid, heteroauksiin jt.) ning mikroobide poolt teostata-

va orgaaniliste ainete lagundamise produktid.

Mikroobide kogunemise tulemusena tekib juurte ümber bakteriaalne risosfäär. Nii Timonini andmetel on bakterite arv noorte nisu ja kaerataimede juurte vahetus ligiduses 11-28 korda suurem kui ülejäänud mullas. Seepärast võib arvata, et mulla bakteriaalne risosfäär etendab taimede toitumises palju suuremat osa, kui seda arvati seni. Katsed, kus taime juured arenesid steriilses keskkonnas, näitasid, et sellised taimed arenesid nõrgalt. Kuid kahjuks ei ole meil veel meetodeid, mis võimaldaksid mulda steriliseerida ilma selle omaduste põhjaliku muutmiseta. Seepärast me ei tea ka täpselt, millest selline nähtus on tingitud.

Viimasel ajal on eraldatud bakterid, mis lagundavad energiliselt mulla orgaanilisi fosforühendeid. Need preparaadid leiavad nüüd praktilist kasutamist tööstuslikult toodetava bakterväetise fosforbakteriini näol. On eraldatud ka silikaatbaktereid, mis vabastavad kaaliumi mulla silikaatidest.

6. MULLA CA-SISALDUSE JA H-IOONIDE KONTSENTRATSIOONI MÕJU TAIMEDELE

Väga suure mõjuga taimede arenemisele on mulla kaltsiumisoolade, eriti $CaCO_3$ sisaldus. Nendesse soolaadesse suhtumise järgi võib taimi jagada kahte suurte rühma: kaltsiofiilseteks ja kaltsiofoobseteks taimedeks. Mõlemad rühmad on ühendatud teineteisega rea üleminekuvormide abil, kusjuures ainult äärmised esindajad erinevad teineteisest järsult. Muidugi on see erinevus puhtfüsioloogiline. Mingisuguste anatoomiliste ja morfoloogiliste tunnuste poolest need rühmad ei erine.

Kõrgemate taimede hulgas on täielikke kaltsiofoobe väga; enam-tuntud on siin lupiinid, söödav kastan ja rabataimed. Sammaldest ei talu lupja turbasamblad.

Kuna kaltsium osutub kõrgematele taimedele tingimata vajalikuks elemendiks, siis on esimesel pilgul arusaamatu, kuidas võivad üldse esineda taimed, mis ei talu mullas lup-

ja. Ja tõepoolest leidub ka lupja põlgavate taimede tuhas täiesti normaalne hulk CaO. Tuleb siiski pidada silmas, et suurem või väiksem lubjasisaldus mullas kutsub esile rea muutusi mulla keemilistes ja füüsikalistes omadustes. Nimelt suuremal lubjasisalduvusel omandavad mullad neutraalse või nõrgalt leelise reaktsiooni, mis soodustab bakterite tegevust, kuna aga hapudes muldades on ülekaalus seente arenemine. On huvitav märkida, et vesikultuurides vajavad kõik taimed oma normaalseks arenemiseks tingimata vastava hulga Ca^{++} lahustesse viimist, ning et küllaldasel lahuse hapustamisel taluvad ka kõige tüüpilisemad kaltsiofoobid üsna hästi kõrgeid lubja hulki. Niiviisi osutub taimede suhtumine lubjasse tihedalt seotuks nende suhtumisega H^{+} kontsentratsioonisse mullas.

Mulla happesus jaguneb potentsiaalseks ja aktiivseks happesuseks. Esimene määratakse tiitrimise abil, teine potentsiomeetriliselt või vastavate indikaatorvärvidega, mis muudavad oma värvi sõltuvalt keskkonna reaktsioonist. Aktiivset happesust põhjustavad mullalahuses leiduvad vabad H-ioonid, kuna potentsiaalset happesust põhjustavad neeldunud H-ioonid. See osa potentsiaalsest happesusest, mis on määratav soolade vesilahustega mullale mõjumisel (asendamisel), nimetatakse asendushappesuseks. Seepärast mulla pH (vesinikiooni kontsentratsiooni negatiivne logaritm vastupidise märgiga) määratakse kas vesilahuses või 1 n KCl leotises. Esimeses leitakse aktiivne happesus, teises aga peale selle veel asendushappesus.

Mullas kõigub pH 3 ja 11 vahel. Esimesel juhul on meil tegemist tugevalt hapu mullaga, teisel - leelise mullaga. Mustmullad on rikkad karbonaatidest ja on leelise reaktsiooniga, leetmullad aga hapud mullad.

Ühed taimed kasvavad paremini ühe pH, teised teise pH ühiku juures. Sageli on juba taimede liigilise koosseisu järgi võimalik kaunis suure täpsusega määrata mulla reaktsiooni (indikaatortaimed).

Ka kultuurtaimedel on eri nõuded pH suhtes. Nii annavad

kaer, rukis ja kartul head saaki pH 5–6 juures, nisu, oder, peet ja lutsern aga õnnestuvad paremini neutraalse või nõrgalt leelise mullareaktsiooni juures. Taime koed, mis asetsevad erineva happesusega tingimustes, erinevad tugevalt oma protoplasma oleku poolest. pH muutumine avaldab tugevat mõju protoplasma kolloidide hüdratatsioonile ja ioonide adsorptsiooni- ning desorptsiooniprotsessidele. Happesuse tõus soodustab rohkem anioonide ja aluseline keskkond katioonide neeldumist.

Otsese mõju kõrval avaldab H^+ kontsentratsioon raku protoplasmale rida kaudseid mõjutusi, millede tähtsus on nähtavasti otsesest mõjust veel suurem. Nimelt sõltub pH-st mulla mikroorganismide tegevus ja mineraalainete lahustuvus mullas. Keskkonna pH-st sõltub eriti Fe, Mg, H_3PO_4 jt. ainete omastamine. Asenduslike katioonide asendamine H-ga suurendab järsult Al ja Fe toksilisust, sest nad muutuvad sel viisil liikuvaiks. Aluselises keskkonnas väheneb Ca, Mg, Mn, Cu ja fosfaatide lahustuvus. Mõningate taimede kloroos, kui need kasvavad lubjarikastel ja leelistel pinnastel, on seletatav mitte leelise reaktsiooniga, vaid raua puudusega, kuna raud läheb leelises keskkonnas lubja ja fosfaatide mõjul üle lahustumatusse vormi. Raua suhtes tundlikud vetikad ei arene happelistes vesistutes, kus Fe on toksiline. Neis arenevad vetikad, mis vajavad palju rauda.

Seega on pH mõju taimedele mitmeti seotud teiste katioonide juuresolekuga. Eriti suur mõju kuulub siin Ca-le, mida tuleb vaadata kui kõige tugevamat vesiniku füsioloogilist antagonisti. Näit. Ca juuresolekul areneb lutsern normaalselt pH 5 juures, mis kaltsiumi puudusel on täiesti ebasoodne. Nisu juurte kasv toimub Ca keskkonnas pH4 juures kaks korda paremini, kui Ca puudusel pH 5,3 juures. Üsna olulist mõju avaldab pH mulla mikrofloora (lämmastikfikseerijad, nitrifitseerijad jt.) tegevusele.

7. VÄETISE KASUTAMISE FÜSIOLOOGILISED ALUSED

Nagu nägime, on mitmesuguste taimede tuha koostis erinev. Ka erineb taimede raskesti lahustuvate ühendite kasutamise võime. Seetõttu vajavad mitmesugused kultuurid erinevaid toitaineid. Nii vajab näiteks kartul eriti kaaliumväetisi, kõrsviljad - fosforväetisi. Peale selle veab inimene oma põllumajanduslikul tegevusel põllult ära koos saagiga palju tuhaelemente. Siinjuures mitmesugused kultuurid kurnavad mulda erineval määral.

Mitmesuguste põllukultuuride poolt mullast omastatud mineraalelementide hulk keskmise saagi puhul on toodud järgnevas tabelis.

Kultuurid	Saak (ts/ha)	Kilogrammides			
		N	P	K	Ca
Nisu tali	32	125	76	150	61
Nisu suvi	32	138	64	195	62
Kaer	25	126	79	129	38
Hernes	18	123	49	89	151
Kartul	300	151	56	273	128
Peet	400	165	73	404	101

Et ei esineks mullaviljakuse langust, seepärast on tarvis hoolitseda selle eest, et põllult äraviidud mineraalelemendid antakse mulda tagasi. Selle nõude formuleeris esmakordselt Liebig ning nimetas seda "tagastamise seaduseks".

Liebig rõhutas seda fakti, et igal aastal viiakse saagiga mullast ära suured toitainete kogused. Ta püstitas nõude, mille järgi tuleb mulda tagastada mineraalelemendid, mis sealt saagiga ära viiakse. Kogu oma progressiivse tähtsuse juures kannatas Liebigi seadus ka ühekülgsuse all. Nimelt ta mõistis seda tähttäheliselt ja arvas, et mulda tuleb tagasi anda eranditult kõik mineraalained, mis põllult ära

viiakse. Varsti aga selgus, et tagastamise seadus selle liiga sirgjoonelises tõlgenduses on ekslik.

Nii on mullale vaja tagastada mitte ainult mineraalelemendid, vaid ka lämmastikained. Siinjuures palju elemente pole vaja mulda tagasi viia, kuna ta sisaldab neid lõpmatute tagavaradena (Mg, S, Na, Si). Seepärast hoolitsetakse kaasajal mullale peamiselt N, P ja K tagastamise eest. Ainult mõnedel juhtudel lisanduvad nendele Ca, Mn, Cu jt. elemendid.

Oma elu mitmesugustel perioodidel omastab taim toitaineid erineval hulgal. Üldreeglina võib mainida, et enamik üheaastaseid taimi omastab suurema osa arenemiseks vajalikest toitainetest õitsemisele eelneval perioodil. Mõningatel taimedel, nagu näiteks maisil, on õitsemise ajaks kogutud varresse juba kõik edaspidiseks arenemiseks vajalikud soolad, mistõttu nende edaspidine juurdetulek peaaegu lakkab.

Üksikud elemendid tulevad erinevatel arenemisperioodidel taimesse samuti ebaühtlaselt. Nii näit. Arendti andmetel tulevad K ja Ca kaerataimedesse peamiselt vegetatsiooni esimesel perioodil, kuna aga Mg omandamine on väga ühtlane.

Küllalt suurt erinevust mitmesuguste elementide omastamise iseloomus võib tähele panna erinevatel taime tüüpidel. Nii näiteks on kaerataimel juurdekasvukõver algul väga kõrge ja langeb seejärel järsult, kuna hernetaimel, vastupidiselt tõuseb pidevalt peaaegu arenemisperioodi lõpuni. Need nähtused on ühenduses sellega, et kaeral jääb kasvamine peaaegu seisma juba pöörise ilmumisega, kuna aga hernel on õitsemine venitatud väga pikale ajale ning uued lehed ja õied ilmuvad veel siis, kui osa viljadest on juba valminud.

Vegetatsiooniperioodi lõpul võib üheaastaste taimede juures ilmneda tuhkainete tunduv kadu. Näiteks Andre jt. autorite andmetel võib K kadu ulatuda kuni 1/3 maksimaalsest hulgast, Ca - 1/5, Mg - 1/10 jne. On võimalik, et osa sellest kaost läheb väljauhtumise arvele, kuid pole kahtlust, et tähtsat osa etendab siin ainete tagasivool juurte

kaudu mulda.

Mullaviljakuse ja taimede poolt kasutatavate mineraalainete selgitamine on vajalikuks eelduseks kunstväetiste kasutamisel. Kunstväetiste all, erinevalt "naturaalväetistest", milledeks on sõnnik ja orgaanflised jäägid, mõistetakse mitmesuguseid mineraalühendeid. Erinevalt naturaalväetistest, mis sisaldavad endas kõiki taimedele vajalikke elemente, on kunstväetised ühekülgsed ning sisaldavad ainult ühte või kahte elementi. Seepärast näiteks kaaliväetise kasutamine pinnasel, mis on vähe viljakandev fosfori vähesuse tõttu, ei vii kuigi tunduvalt saagi suurenemisele. Seega kunstväetiste kasutamine on tihedalt seotud miinimumseadusega, mis püstitati esmakordselt Liebigi poolt ja mille töötas üksikasjalikumalt hiljem välja Hellriegel. Selle seaduse kohaselt määrab saagi suuruse mullas esinevatest vajalikest elementidest selle elemendi hulk, mida mullas on kõige vähem, s.t. mis esineb miinimumis. Praktikud nimetavad seda "kitsaks kohaks". Ei ole raske mõista, mis juhtub, kui suurendame piirava faktori hulka: paralleelselt selle suurenemisega suureneb ka saagi suurus. See kestab seni, kuni see faktor ei ole enam piiravaks. Faktori hulga edasine suurenemine ei anna enam efekti.

Nii näiteks leidis Hellriegel ühes oma katsetest, et vegetatsiooninõu mullasse 28 mg lämmastiku lisamisel suurenes saak 2,99 g, 56 mg - 5,7 g, 112 mg - 10,8 g, 224 mg - 21,07g, s.t. kõige selle aja vältel, mil lämmastik oli miinimumis, iga lämmastikannuse kahekordistamine suurendas ka saaki 2 korda.

Edasi on miinimumis juba mõni teine faktor, mille suhteline hulk on väiksem kõikidest ülejäänutest. Siinjuures ühe faktori hulga suurendamine põhjustab suurema nõudmise ka ülejäänud faktorite suhtes. See on ilmekalt näha järgmisest tabelist:

Katse tingimused	Mullaniiskus %-des täielikust veemahtuvusest			
	20	40	60	60
	Nõud väetiseta		Väetatud	
Saak nõrgal valgustamisel	88	185	208	223
Saak keskmisel valgustamisel	95	218	274	350
Saak tugeval valgustamisel	110	320	403	589

Nagu näeme, ei mõju üksikud faktorid mitte sõltumatult teineteisest nagu arvas Liebig, vaid nende vahel võib tähele panna keerulisi vastastikuseid mõjusid ja et taimele pole kaugeltki ükskõik, missuguses vahekorras ta saab vajalikke elemente. Me teame näiteks, et N-hulga suurendamine tõstab taime vajadusi fosfori ja kaaliumi suhtes ja et taimede nõudlikkus mineraalainete suhtes varieerub tugevasti sõltuvalt klimaatilistest tingimustest, eriti niiskusest.

Seepärast on võimalikult suurema saagi saamiseks täiesti mitteküllaldane anda ainult miinimumis esinevaid elemente. Tarvis on rahuldada kõik taime vajadused.

Liebigi poolt püstitatud miinimumseadus etendas tähtsat osa väetisõpetuse arendamisel ja on selle teadlase suurimaks teeneks. Hiljem hakati miinimumseadust rakendama mitte üksi saakide mõjustamisel mineraalväetiste doseerimisega, vaid ka kõikide teiste tegurite puhul, mis määravad taimede arenemise (valgus, CO_2, vesi, t^0 jne). Sellise laiendatud ja mõnevõrra ümbertöötatud kujul on miinimumseadus saanud Blackmani poolt formuleeritud piiravate tegurite seaduse aluseks.

Väetisainete viimine mulda ei avaldu mitte üksnes taimes üldise tuhkaine ja lämmasiku hulga suurenemises, vaid ka üldises orgaaniliste ainete hulga suurenemises, millest suurema hulga moodustavad süsivesikud. Need ei sisalda enestes ei mineraalelemente ega lämmastikku. Seepärast tuleb eriti katioonide mõju seletust saagi tõstmisel otsida nende toimes eluprotsessidele, mis võtavad osa orgaanilise aine

kogunemisest taimes. Mineraalelemendid võtavad tegelikult osa elusa protoplasma uute masside moodustamisest. See on kehtiv eriti K, Mg ja P kohta, mida leidub rohkesti embrüonaalsetes kudedes.

Kuna oma arenemise esimestes faasides kasutab taim peamiselt seemnes peituvaid mineraalainete tagavarasid ja kuna orgaanilise aine juurdekasv on siin suhteliselt veel väike, siis ka mineraalainete vajadus nendes faasides on väike. Kuid see tõuseb kiiresti kuni taime üldmassi kõige energilisema suurenemiseni, mis toimub taime õitsemise ja viljade loomise perioodil.

Tavaline väetiste andmisviis mullale enne viljade külvi, selle laialipildumine mullale ning äkkega või kultivaatoriga kergelt mullasse viimine ei vasta täielikult taimede vajadustele. Seesuguse väetamisviisi juures osutub kasutatud väetiste koefitsient harilikult väga madalaks - taimed kasutavad mitte rohkem kui 1/3 - 1/2 antud väetisest, kuna ülejäänud jääb mulda kasutamatult. Niisuguse nõrga väetisainete kasutamise põhjuseks on see, et paljud väetisained suure mullahulgaga segatult astuvad mulla mineraalainetega raskesti kättesaadavaisse või hoopiski kättesaamatuisse ühendeisse. Niiskemas kliimas osa väetistest - eriti N-väetised - uhutakse mullast välja veel enne, kui taimede juured suudavad neid ära kasutada. Seevastu kuivemas kliimas kuivavad ülemised mullakihid veel enne, kui juurestik jõuab areneda ning juured tungivad sügavamatesse ja niiskematesse mullakihtidesse, selle tulemusena osa mullasse viidud väetisest jääb kasutamatult püsima kuivadesse mullakihtidesse. Ka saavad niisugusel väetamisviisil taimed maksimaalse hulga väetisainetest seemnete idanemise ajal ning idandite kasvamise esimestel faasidel, mil nad kõige vähem neid vajavad ning mil suured väetisainete annused osutuvad taimedele isegi kahjulikuks, kuna kõrge soolade kontsentratsioon takistab idanemist. Taimede jõulisema kasvu ja väetisainete kasutamise ajaks on kättesaadavate toitainete hulk juurestiku piirkonnas juba tunduvalt vähenenud.

Akadeemik Viljams on juba ammu täiesti õigesti väitnud, et väetada pole mitte vaja mulda, vaid taime ja et ainult nii toimides võib saavutada enam ratsionaalsemalt väetisainete kasutamist ning suuremat saakide tõusu. Seepärast antakse kergesti lahustuvaid ja väljauhutavaid väetisi taime kasvu hilisematel arenemisjärkudel, aga ka granuleeritult.

Granuleeritud superfosfaadi kasutamine on suure tähtsusega. 1-5 mm läbimõõduga granulid kujutavad endast küllalt tugevaid struktuuriühikuid; järkjärgulisel lahustumisel tagab granul taime juurte pideva ühesuguse varustamise toitainetega. Superfosfaat granuleeritakse ka seepärast, et peenendatud olekus seotakse fosfor kiiresti mulla poolt taimedele kättesaamatuiks ühendeiks.

Sõltuvalt tekkest, koostisest ja mõju iseloomust, jagatakse väetised järgmistesse gruppidesse: 1) tekke järgi: mineraalsed, orgaanilised, orgaanilis-mineraalsed ja bakteriaalsed; 2) koostise järgi: üksik- ja kompleks- (e. täielikud) väetised; 3) mõju järgi: otsesed ja kaudsed väetised.

Mineraalväetised saadakse, kas sünteetiliselt (NH_4NO_3) või töötuslikul teel looduslikest mineraalainete lademetest (Maardust fosforiit, Solikamskist KCl jne).

Orgaanilisteks väetisteks on paljud põllumajandusliku tootmise jäägid (sõnnik), siis turvas ja mõningad sideraatväetistena kasutatavad liblikõielised.

Orgaanilis-mineraalväetiste näitena võiks olla granuleeritud superfosfaat, mis kujutab endast peenendatud superfosfaadi, sõnniku, linnusõnniku või turba segu.

Orgaanilised ja orgaanilis-mineraalväetised on oma toitainete koostiselt kompleksed, s.o. sisaldavad kõiki põhilisi toiteelemente. Mineraalsed väetised on kas kompleks- /$(NH_4)_2HPO_4$/ või üksikväetised (KCl).

Kui väetise koostisosad on taime otseseks toiteallikaks, nimetatakse väetist otseseks. Nendel juhtudel, kui väetis ei avalda taimele otsest mõju, vaid kasvukeskkonna muutuse (pH, neeldumiskompleksi jne) kaudu, siis räägitakse kaudsest väetistest. Niisuguseks kaudseks väetiseks happelistel muldadel

on lubi, aluselistel - kips.

Viljams rõhutab, et väetiste kõige ratsionaalsemaks viisiks on mineraalväetiste kasutamine koos orgaanilistega.

Lõssenko soovitab väetisi anda orgaanilis-mineraalsete kompostidena, mis koosnevad huumuse või turba, lubja ja superfosfaadi (fosforiidi) segust. Ka mineraalväetiste kasutamisel tuleb arvestada seda, et taimed ei vaja mitte ühte, vaid kõikide mullas vähestes hulkades esinevate mineraalelementide kompleksi.

Väetamise tähtaegade järgi jaotatakse väetised põhi-, külviaegseteks- ja pealtväetisteks. Põhiväetised antakse suurtes hulkades sügisesel mulla harimisel, külviaegsed väetised aga antakse koos seemendamisega. Esimesel juhul kasutatakse väetisi, mis säilivad kaua mullas või nõuavad kaua aega mineraliseerumiseks (sõnnik), teisel juhul - kiiresti mõjuvaid. Pealtväetisena kasutatakse väga kiiresti mõjuvaid ja kergesti väljauhutavaid N-väetisi väikestes hulkades, millega tagatakse nende ühtlane mõju kogu vegetatsiooniperioodi jooksul.

Nagu näitasid spetsiaalsed uurimised, taimede vajadus mineraalelementide järgi on vegetatsiooniperioodi jooksul erinev. Pealtväetamine võimaldab kõige täielikumalt varustada taime erinevatel kasvufaasidel.

Pealtväetise erijuhuks on juureväline väetamine, mis leiab viimastel aastatel üha laialdasemat kasutamist. See seisneb taime maapealsete osade pritsimises toitainete lahustaga, mida tehakse sageli lennukite abil. Sel juhul satuvad väetised mitte mulda, vaid põhiliselt taime lehtedele. Siit nad omastatakse taime poolt.

Juurevälisel väetamisel võivad väetisainete doosid olla väiksemad, ilma et see vähendaks efekti. Erilise tähtsusega on see meetod mikroelementide kasutamisel, millede väikeste hulkade mulda viimine on raskendatud.

Taimede juurevälist väetamist saab sageli ühendada võitlusega taimehaiguste ja -kahjuritega. Selleks viiakse toitelahusesse, millega taimi pritsitakse, veel vastav mürkkemikaal.

8. MINERAALAINETE OMASTAMISE MEHHANISM

Mineraalse toitumise alal valitses mitmete aastakümnete jooksul vaade, mille järgi mineraalainete omastamist taimede poolt reguleerivad ainult difusiooni ja osmoosi seadused. Arvati, et mineraalained omastatakse koos veega, kusjuures liikumapanevaks jõuks, mis põhjustab soolalahuste imendumise ja nende tõusu mööda vart, peeti transpiratsiooni. Selle vaate järgi lahjendatud lahus saabub taime peaaegu muutumatul kujul. Transpiratsiooniprotsessi ennast vaadeldi kui ühte mineraalse toitumise vajalikku osa.

Juba Timirjazev astus välja selle seisukoha kriitikaga, märkides, et transpiratsiooniprotsessi ei või vaadelda põhilise ja seda enam veel ainukese mineraalse toitumise regulaatorina. Hilisemad uurimised näitasid, et küsimus on tunduvalt keerulisem ja et mineraalained ei saabu ega kogune taimedes kaugeltki mitte proportsionaalselt taimest läbimineva veega. Näitlikud on ses suhtes katsed, mis on teostatud tubakaistandikes Kuubal. Hea tubaka saamiseks varjutatakse seal tervete hektarite viisi taimi marliga. Sealjuures väheneb tugevalt taime poolt kasutatav vee üldhulk, kuid taimede poolt kogutud mineraalainete hulk osutub isegi suuremaks kui varjutamata taimedel.

Eriti hea on võrrelda vee ja mineraalsoolade omastamist vesikultuuride juures. Mitmete uurijate rohkearvulised katsed näitasid, et peaaegu kunagi ei lähe toitelahus taime samas kontsentratsioonis, millisena ta esineb väliskeskkonnas: tugevalt lahjendatud lahustest omastatakse mineraalained energilisemalt, kui vesi ja lahus muutuvad lahjemaks. Vastupidi, küllalt kontsentreeritud lahusest võtab taim rohkem vett kui mineraalaineid ja toitelahus muutub tugevamaks. Juurte võimet omastada ioone mitte nendes suhetes, millistena nad on lahuses, nimetatakse valivuseks. Kui juurtel ei oleks valivat võimet, siis kaks eri liiki taime, kasvatatuna ühes ja samas keskkonnas, peaksid olema sama mineraalse koosseisuga. Kuid seda ei juhtu juurte valiva võime tõttu.

Ühtedes ja samades tingimustes erinevad elemendid omastatakse taimede poolt erinevalt.

See muidugi ei tähenda, et transpiratsioonil ei oleks mingisugust tähtsust mineraalainete omastamisel ja edasiliikumisel. Põhiline mineraalainete hulk liigub edasi just transpiratsiooni vooluga, seepärast võtab transpiratsioon mineraalainete edasitoimetamisest otseselt osa. Kuid mineraalainete saabumine juurtesse toimub sõltumatult transpiratsioonist ja sõltub vähe transpiratsiooni ööpäevastest kõikumistest. Nagu näitasid Huberi tööd, on mineraalainete kontsentratsioon öötundidel transpiratsiooni tõusvas voolus suurem. Sel ajal on transpiratsioon ise väiksem. Päeval, kui transpiratsioon on intensiivsem, on vees sisalduvate mineraalainete kontsentratsioon väiksem. Need tõsiasjad osutavad sellele, et mineraalainete tõus tüves toimub suures osas koos transpiratsiooni vooluga, kuid mineraalainete esialgne omastamine juure noorte elavate rakkude poolt toimub harilikult sõltumatult vee omastamisest.

Kaua aega valitses teaduses arvamine, et mineraalained liiguvad taime peamiselt difusiooni mõjul. Nad saabuvad rakku kontsentratsiooni erinevuse tõttu rakus ja mullalahuses ning seda senikaua, kui kontsentratsioonid pole võrdsed. Et aga mineraalainete omastamine taime poolt ei lakkaks kontsentratsiooni suurenemise tõttu, selleks arendati kujutlusi, mille järgi nad seotakse rakus. Nii näiteks suhkru ladestamisel tagavaraks kartuli mugulates töötatakse see kiiresti ümber vees lahustumatuks tärkliseks. Seepärast suhkru kontsentratsioon kasvava mugula rakkudes jääb küllaltki madalaks, ega takista uute hulkade juurdevoolu. Et endale paremini ette kujutada ainete tungimise ja selle ümbertöötamise vahelist sõltuvust, võib tuua Timirjazevi katse kolloodiumkotikesega. Läbi kotikese tungib vesi kergesti, raskemini soolad ja kolloidaalsed ained peaaegu üldse mitte. Kui niisugune kott täita veega ja panna see näiteks rauakloriidi lahusesse, siis tuleb sool kotikesse ainult nii kaua, kuni selle kontsentratsioonid välislahuses ja kotikeses pole

võrdsed. Mingisugust soola kogumist kotikeses ei toimu. Kui aga võtta vee asemel tanniini kolloidne lahus, mis annab rauaga kolloidse iseloomuga värvitud lahuse (tindi), siis see seob kotti tungivad raua ioonid. Selle tulemusena Fe-iooni kontsentratsioon kotis on alati suurem kui välislahuses. Lõppude-lõpuks võib kotike välislahusest koguda rauda ja see koguneb kotikeses tindi näol.

See ainete saabumise ja kogunemise üldine skeem, mis harilikult esineb looduslikes tingimustes, ei ole maksev alati. Esineb juhuseid, kus rakus koguneb kergelt lahustuvaid ühendeid suurtes kontsentratsioonides ja just sellisel kujul, millisena nad saabuvad rakku. Nii näiteks koguneb maltsas ja teistes umbrohtudes palju nitraati, kusjuures selle kontsentratsioon ületab tunduvalt viimase mullalahuses.

Eriti näitlik on vabade anorgaaniliste ioonide rikkalik kogunemine veetaimedes. Nii näit. Hoagland, analüüsides mägevee vetika Nitella rakke, avastas selles järgmised ioonide hulgad: Cl - 106 milliekvivalenti liitris, Na - 79, K - 58. Samal ajal selle tiigi vesi, milles kasvasid vetikad, sisaldas Cl - 1 milliekv./l, Na - 1,2, K - 0,05. Seega Cl-iooni kontsentratsioon oli vetika rakumahlas 100, Na - 66, K - 1160 korda suurem kui ümbritsevas vees, vaatamata sellele, et need ioonid asetsesid ka rakumahlas vabas olekus.

Analoogiline olukord esineb ka merivetikate rakkudes. Nagu teada, koguneb nendes tunduvas hulgas Br ja J, millede hulk merevees on tühine. Neid fakte võib seletada ainult lähtudes seisukohast, mille järgi juurte neelav võime on tihedaimalt seotud kogu organismi elutegevusega, tema ainevahetusprotsesside kõikide lülidega. Viimane vaade on leidnud viimastel aastatel küllaltki põhjalikku eksperimentaalset kinnitust. Toodud vaate järgi toimub mineraalelementide neeldumine nende adsorptsiooni alusel juure kudede poolt, kusjuures energia allikaks selles protsessis on hingamine. Seega mineraalainete omastamine pole puhtpassiivne osmootne füüsikaline protsess, vaid aktiivne füsioloogiline protsess, mis nõuab oma kulgemiseks energiat. Viimase aja tööd (Sabinin)

tõestasid täie kindlusega kõige tihedama seose mineraalainete omastamise ja hingamisprotsessi vahel. Üheks näiteks võiksid olla Potapovi ja Stankovi andmed. Autorid uurisid maisil H_3PO_4 omastamise ööpäevast käiku ja juuresüsteemi hingamist. Selgus, et H_3PO_4 omastamise maksimum on ajal, kui ka juuresüsteemi hingamise aktiivsus saavutab oma ööpäevases kõikumises maksimumi. Juuresüsteemi hingamise ja H_3PO_4 omastamise kõverad ühtivad. Siit järeldasid autorid, et taimede mineraalse toitumise ööpäevane perioodilisus määratakse hingamise perioodilisusega ööpäeva jooksul. Hingamise ja mineraalainete omastamise seose heaks illustratsiooniks on ka Stewardi andmed. Ta asetas kartuli mugula kettakesed KBr lahusesse, millest juhtis läbi erineva hapniku sisaldusega õhku. Hapniku partsiaalrõhu suurenemisega õhus tõusis ühtemoodi nii hingamine kui ka mineraalainete omastamine kettakeste poolt. Nende kõverad peaaegu ühtisid.

Veel veenvamad tulemused saadi odra juurtega vesikultuurides, mis pandi KBr lahustesse. Kui seejuures läbi lahuse lasta vahetpidamata õhuvool, siis sidusid juuresüsteemid ööpäevas 56–75 milliekvivalenti KBr nendest eraldatud 1 liitri mahla kohta. Kui aga läbi lahuse lasta lämmastiku vool, siis seoti kõigest 2–9 milliekvivalenti ja hoolikalt hapnikust puhastatud lämmastiku puhul üldse mitte. Suhkru lisamine KBr lahusele suurendas tunduvalt K ja Br sidumist juurerakkude poolt; seda seepärast, et suhkur on vajalikuks hingamissubstraadiks.

Uurimised näitavad, et mineraalainete omastamine surutakse alla hingamise mürkide poolt. Nii näiteks KCN mõjul väheneb juurte neelav tegevus kontrolliga võrreldes 40–60%. Selline efekt esines ka väga lühikese ekspositsiooniaja (1 min.) korral. Seepärast on tõenäoline, et hingamise energia kasutatakse juba kõige esimestel mineraalelementide omastamise momentidel. Andmed osutavad sellele, et mineraalelementide adsorptsioonil kasutatakse ATP makroenergeetilisi fosfaatsidemeid.

Kuigi hingamise ja mineraalioonide omastamise vahelise seose iseloom pole selge, arvatakse, et siin kuulub tähtis

koht ka H^+ ja HCO_3^- ioonide vahetusele väliskeskkonna ioonide vastu. Viimased moodustuvad hingamisprotsessis ja kogunevad protoplasma pinnale. Aga kuna hingamisintensiivsus sõltub hingamissubstraadi olemasolust, mis omakorda määratakse fotosünteesi intensiivsusega, siis sellega tõestub ühtlasi täiesti kindel ja tihe seos fotosünteesi ja selle mineraalainete omastamise vahel.

Kui juure rakkudes on küllaldane hulk mineraalelemente, eriti nende saabumisel maapealsetest osadest juurtesse, mis ilmekalt esineb taimede vananemisel, siis võib vaadelda ka mulla katioonide vahetumist rakust väljuvate K^+ või Ca^{++} vastu. Üldse ei tule vastuvõetud ioone vaadelda tugevalt taimes seotuna, mis ei ole võimelised väljuma ja vahetuma väliskeskkonna ioonide vastu. Mineraalelemendid on tugevalt seotud ainult sel juhul, kui nad annavad komplekssseid orgaanilis-mineraalseid ühendeid, näiteks nagu klorofüllis seotud Mg. Need ioonid aga, mis asuvad protoplasmas vabal kujul või siis adsorbeeritakse kolloidsete mitsellide pinnale, nagu peaaegu kõik K-ioonid ja ka tunduv osa Mg-ioone, võivad võrdlemisi kergesti rakust väljuda. Mullas asetsev taime juurestik mitte ainult ei võta mullast mineraalaineid, vaid eritab ka välja ja vahest, näit. vegetatsiooniperioodi lõpul, üsna tunduvates hulkades. Nende eritiste koosseis on küllalt mitmekesine. On näiteks teada, et eritatud CO_2 hulk võib Kossovitši järgi ulatuda kaalu järgi kuni 1/8 - 1/5 taime kogukaalust vegetatsiooniperioodi lõpul. Süsihape tõstab siinjuures vee lahustuvat võimet, mistõttu mullas olevad mineraalained on taimedele kergemini omastatavad.

Peale CO_2 eraldavad taimed terve rea ühendeid, millest tuleb kõigepealt nimetada orgaanilisi happeid, suhkruid jt. Orgaaniliste ainete eksosmoos on näidatud Sulovi katsetega. Juureeritiste arvele tuleb 2-5 % taime poolt sünteesitud ainetest. Üheks juureeritiste tähtsaks komponendiks on fermendid.

Katsed märgitud aatomitega näitavad, et ioonide vahetus toimub ka sel juhul, kui nende sisaldus taimes ei muutu. Need

katsed näitavad adsorptsiooniprotsessi dünaamilist iseloomu.

Katioonide ja anioonide omastamise esimeseks etapiks tuleb lugeda nende adsorptsiooni plasma biokolloidide pinnale. See adsorptsioon kannab vahetusadsorptsiooni iseloomu, s.o. plasmasse saabuvad ioonid vahetatakse selle poolt väliskeskkonda eritavate ioonide vastu. Kõige sagedamini on selliseks vahetusiooniks hingamise tagajärjel moodustuv HCO_3^- ja H^+. Seepärast on hingamine ja selle substraadi süntees fotosünteesiprotsessis mineraalainete omastamise vajalikuks tingimuseks.

Adsorptsiooninähtustele on omane erakordselt suur kiirus, millega nad toimuvad, erandina difusiooni- ja osmoosinähtustest, mis nõuavad oma kulgemiseks küllalt pikka aega. Katsed taime juuresüsteemi asetamisega teatud soola- või värvilahusesse näitavad, et esimene neeldumisetapp toimub peaaegu momentaalselt. Ioonide neelamine elavate rakkude poolt toimub niivõrd kiiresti, et isegi momentaalsel taimeobjektide asetamisel elektrolüütide lahustesse, seovad need tunduva osa oma neelamisvõimest ka väga nõrkadest lahustest.

Esialgse väga kiire ioonide adsorptsiooni järele saabub 10–15 min. jooksul protsessi aeglustumine ja edaspidi toimub õige aeglane ioonide adsorptsioon sedavõrd, kuivõrd toimub adsorbeeritud ioonide desorptsioon raku sisemusse. Kaasaja uurimiste seisukohalt lähtudes on kogu elektrolüütide neelamine taimeraku poolt aktiivne protsess, mis on tihedalt seotud taime füsioloogiliste protsessidega. See toimub ainete adsorptsiooniga plasmolemmi poolt, nende desorptsiooniga mesoplasmasse ja sidumisega rohkem või vähem labiilseteks ühenditeks protoplasmas.

Küsimus ei lõpe veel mineraalelementide omastamisega juurerakkude protoplasma poolt. Need peavad hiljem liikuma läbi endodermi ja peritsükli keskcilindri parenhüümrakkudesse. Siin haaratakse nad transpiratsioonivoolu poolt, millega koos nad liiguvad lehtedesse, kust võtavad osa seal toimuvatest sünteesiprotsessidest. Osa nendest läheb protoplasmast vakuooli, võttes osa osmootse rõhu ja turgori tekkest.

Erakordselt keeruline ja veel vähe lahendatud on küsimus, kuidas satuvad mineraalained soontesse. Olemasolevad andmed lubavad oletada, et ioonide edasikandumine parenhüümrakkudest kujutab endast nende desorptsiooni protoplasma poolt.

Desorptsioon, mis on samuti väga kiire, kujutab endast aktiivset füsioloogilist protsessi, mis on seotud kogu raku elutegevusega ja eriti hingamisega. Katsed näitavad, et kui juured asuvad lahuses, millest puhutakse läbi õhk, siis nad eraldavad pidevalt soontesse väliskeskkonnast saabuvaid mineraalelemente. Kui aga õhu asemel puhuda lämmastikku või CO_2, siis mineraalainete saabumine soontesse katkeb kohe. Siinjuures on vaja märkida, et aktiivselt töötava juuresüsteemi korral sooni täitvate ioonide kontsentratsioon võib olla isegi suurem juuri ümbritsevast lahusest. See fakt osutab sellele, et protsessi aluseks on ioonide aktiivne sekretsioon soontega külgnevate rakkude poolt, aga mitte passiivne difusioon ümbritsevast lahusest.

Ioonide omastamine toimub küllalt kiiresti. Katsed Na radioaktiivse isotoobiga näitasid, et kahe tunni pärast peale juurte asetamist isotoopi sisaldavasse lahusesse võib seda avastada taime soontes. Mitmesuguste radioaktiivsete elementide (P,K,Br jt.) kasutamine lubas kindlaks teha veel ühe tähtsa fakti ja nimelt: kuigi mineraalained liiguvad koos tõusva transpiratsioonivooluga, seda enam energiliselt omastatakse nad mitte transpireerivate, vaid taime kasvavate osade poolt. Need radioaktiivsed isotoobid leiduvad kõige suuremates kontsentratsioonides kasvukuhikutes, kõige nooremates puhkevates lehtedes, kasvavates viljades. Nad esinevad nendes taimekudedes ja organites, kus toimub hingamisprotsess kõige intensiivsemalt, kuid mitte nendes, mis kõige tugevamini transpireerivad. Seega mineraalainete ülemineku soontest elavatesse kudedesse vaadeldakse samu seaduspärasusi, nagu nende saabumisel mullalahusest taime juurtesse.

Mis puutub mineraalainete liikumise teedesse taimedes, siis kaasajal olemasolevate andmete põhjal võib lugeda tões-

tatuks, et mineraalained liiguvad taimes nii puitu mööda üles kui ka niineosasid mööda alla. Kui taimes on mineraalaineid vähe, siis nähtavasti võivad nad liikuda üles ka koore elavaid kudesid mööda. See on näidatud P^{32} kasutamisega. Ainete liikumise aluseks elavates rakkudes on adsorptsioon, mitmesuguste ainete sidumine protoplasma poolt. Siinjuures toimub puidu ja koore vahel energiline mineraalainete vahetus. Juhtkimpude mitmesuguste osade hingamisintensiivsuse määramine näitas erakordselt aktiivset hapniku neelamist floeemielavate kudede poolt. Ainete liikumise sõltuvus adsorptsioonist on tõestatud Kursanovi poolt katsetes lämmastikainete omastamisega kõrreliste kõrte poolt. Need katsed näitasid, et amiinohapete liikumine kõrt mööda üles on seotud juhtkudede adsorptsioonivõime muutustega, mis suureneb samas suunas.

Tuleb lisada, et taimed on võimelised rahuldama oma nõudeid mineraalelementide järele ka juureväliselt.

Juba 100 a. tagasi näitas Boussingault , et taimed omastavad mineraalaineid lehtede kaudu, kui neid pritsitakse vastavate lahustega. Taime lehtede pritsimist raua preparaatidega tunti juba ammu kui edukat vahendit võitluses kloroosi vastu. Täie kindlusega on näidatud, et lehtede kaudu vastuvõetud N,P,K,Mg,Cu jt. kasutatakse taimede poolt samal määral kui juure kaudu (Matskov). Juureväline toitmine - see on efektiivne vahend taime nõudluste rahuldamiseks toitainete järgi, mis tõstab taime saaki.

Taime tähtsamate füsioloogiliste protsesside - mineraalse toitumise, hingamise ja fotosünteesi tihe vastastikune seos on üheks paremaks näiteks sellest, kuivõrd vajalik on uurida taimes toimuvaid protsesse tihedas vastastikuses seoses ja sõltuvuses.

MINERAALELEMENTIDE FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS TAIMEDES

Füsioloogilisest vaatekohast võiks jagada taime keha moodustavaid elemente kolme gruppi: 1) elemendid, mida saadakse taime poolt veest (O,H); 2) element, mida saadakse peamiselt õhust (C); ja 3) elemendid, mida saadakse mullast (lämmastik ja tuhkelemendid). Mullast saadavaid elemente võib keemilise loomuse järgi jaotada kahte gruppi: 1) metalloidid (N,S,P), mis saabuvad taime vastavate anioonide kujul ja 2) katioonide kujul omastatavad metallid - K, Ca, Mg, Fe jt.

Oma funktsioonide poolest erinevad need grupid küllaltki tunduvalt. Lämmastik kujutab endast samasugust elava materia ehitamiseks vajalikku elementi nagu C, H, O. Ta on valgumolekuli tähtsaimaks koostisosaks. Aga valgud, nagu teame, moodustavad protoplasma kõige olulisema osa, ilma milleta ei ole elu võimalik.

S ja P, mis saabuvad taime väävel- ja fosforhappe anioonide kujul, annavad edaspidi rea keerulisi ühendeid orgaaniliste ainetega, eriti valkude, süsivesikute ja rasvadega. Nad moodustavad elava plasma niisugused tähtsad komponendid, nagu nukleotiidid, fosfatiidid, süsivesikute fosforestrid jne. Seepärast tuleb neid lugeda elava aine ehitamiseks tingimata vajalikeks elementideks. Nende osavõtt valkude ehitusest lähendab neid lämmastikule.

Teine olukord on aga metallidega. Nad esinevad taimedes põhiliselt vabal või nõrgalt seotud katioonide kujul. Eriti iseloomulik on see kaaliumile, millest 90-98% taimes ioonsel või adsorbeeritud vormis. Teda võib kergesti eraldada taime kuivainest vees lihtsa leotamise teel. Kaaliumi tähtsus seisneb peamiselt raku kolloidide püsivuse säilitamises.

Kuid see elementide jaotamine pole täiesti täpne. Mõningad metallorgaanilised ühendid kuuluvad raku organoidide

tähtsaimate koostisosade hulka ja etendavad nendes erakordselt tähtsat osa (Mg klorofüllis, Fe ja Cu fermentides). Mn, Mg, Co, Ca ja Al aktiveerivad mõningate fermentide tegevust. Teisest küljest aga H_3PO_4 esineb ka anorgaanilisel kujul (lehtedes on 50% fosforist vaba happe kujul). Kuid üldjoontes siiski mineraalainete jaotamine kahte suurde rühma vastab üsna lähedalt nende osale taime elus. Ei tohi ainult unustada, et üks ja sama element võib ühtede ühenditena kuuluda ühte, teiste ühenditena teise rühma.

9. ANIOONIDE FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS TAIMEDES

Kuna lämmastik omastatakse aniioonide (NO_3^-, NO_2^-) kui ka katiooni (NH_4^+) kujul, siis võib seda elementi siia gruppi paigutada ainult tinglikult. Kuid et lämmastiku tähtsus on valgumolekulide komponendina erakordselt suur, siis käsitleme teda hiljem eraldi.

Fosfor. Fosfor võetakse mullast ortofosforhappe aniooni PO_4''' kujul. Tuleb märkida, et taimedele on kättesaadavad mitte ainult anorgaanilised, vaid ka mõningad orgaanilised fosforühendid. Heaks fosfori omastatavaks vormiks on suhkrute ja nende laguproduktide mitmesugused fosforestrid. On tõestatud, et tsüklilise alkoholi inosiidi fosforester - fütiin $[(C_6H_6(OH_2PO_3)_6]$ on taimede poolt omastatav. Fütiini kujul esineb fosfor ka taimes varuainena, moodustades aleuroonterade tähtsama koostisosa. Fosfatiidid (letsitiin, kefaliin) on taimede poolt raskesti omastatavad. Need peavad eelnevalt mikroobide abil lõhustuma. Glütseriin- ja heksoosfosfaadid omastatakse taimede poolt hästi, kuid nad lagundatakse enne juurte poolt eritatava fermendi fosfataasi poolt. Tuleb lisada, et taimede toitumisel etendavad need orgaanilised fosforühendid, samuti nagu lämmastiku ja väävligi puhul, teisejärgulist tähtsust, võrreldes nimetatud ühendite mineraalsooladega.

Katsetes P^{32}-ga on näidatud, et esimeseks ühendiks, mis tekib sojaoa toitumisel orgaaniliste fosfaatidega, on fruk-

toos-1,6-difosfaat ja mõningate orgaaniliste hapete estrid.

Kõikides orgaanilistes ühendites on fosfor ainult hapendatud vormis. Taimedes on fosforhape jaotatud ebaühtlaselt. Kõige rikkamad sellest on produktiivsed organid. Nii näiteks on seemnetes fosforit 5-10 korda rohkem kui vegetatiivsetes kudedes. Üldiselt on fosforit rohkesti nendes taime osades, kus toimub varuainete mobiliseerimine.

Fosfori tähtsus taimede ainevahetuses määratakse esmajärjekorras sellega, et ta kuulub nukleoproteiidide koosseisu. Viimastest on eriti rikas raku tuum, seemnete eod ja teised intensiivse füsioloogilise tegevusega taime organid. Nukleoproteiididest on rikkad ka taime meristemaatilised koed. Nukleotiidides deponeerunud energia kasutatakse mitmesuguste sünteetiliste reaktsioonideks. Just sellega seletatakse tihedat seost nukleotiidide ja taimekoe üldise elutegevuse taseme vahel, eriti valkude sünteesis. Fosfor, mis soodustab valkude sünteesiprotsesse, kutsub üheaegselt esile energilisema nukleoproteiidide tekke. Fosfor esineb ka fosfatiidides (letsitiinid, kefaliinid), mis on niisama vajalikud protoplasma koostisosad nagu valgudki. Nendele kuulub tähtis osa protoplasma osmootsete omaduste loomises.

Üks tsentraalsematest kohtadest kuulub fosforile suhkrute aktiveerimises hingamise ja käärimise protsessides. Osa fosforhapet (sageli kuni 50%) on taimes vabal kujul ja etendab väga tähtsat osa süsivesikute muundumises. Fosfor annab suhkrutega estreid, mis alluvad kergemini muutustele hingamis- ja käärimisprotsessis.

Ka rasvade ja lämmastiku ainevahetuse muundumised toimuvad organismis fosfori osavõtul. Fosfori tähtsus mitmesuguste ainevahetusprotsesside lülidele määratakse sellega, et ta on rea fermentide vajalikuks koostisosaks. Biokatalüsaatorite molekulis on fosfor ühinenud spetsiifiliste valkude ja vitamiinidega. Näiteks püroviinamarjahappe karboksülaasis esineb fosfor vitamiini B_1 estrina.

Fosforhape moodustab orgaaniliste ainetega nukleotiide (ATP jt.), millede bioloogiline tähtsus määratakse nende

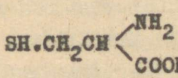
energiarikaste sidemetega. Fosfororgaaniliste ühendite energiarikaste sidemete abil toimuvad organismis energiamuundumised. Seega seisab fosfor elavate organismide energiavahetuse tsentrumis.

Uuemate märgitud aatomite meetodiga saadud andmete järgi võtab fosfor osa fotosünteesi esmaste produktide moodustumisest ja klorofülli molekuli sünteesist.

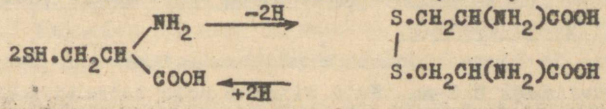
Väävel. Väävel omastatakse taime poolt ainult väävelhappe aniooni SO_4'' kujul. Vähem hapendatud S-ühendid on taimedele kättesaamatud ja sageli isegi mürgised (näit. SO_2'' ja H_2S). Kõige paremateks S-ühenditeks taimedele on H_2SO_4 lahustuvad soolad ja ka suhteliselt vähe lahustuv $CaSO_4$ (kips).

Kui fosfor esines peamiselt nukleoproteiidides, siis väävel esineb eranditult kõikides valkudes. Valkudes esineb väävel peamiselt amiinohapete tsüstiini, tsüsteiini, metioniini ja tripeptiidi glutatiooni kujul, milliseid taandatud väävli ühendeid võib taim ka otseselt omastada.

Tsüsteiinimolekulis esineb väävel sulfhüdriilse grupina:



Tsüsteiin on seotud redoksmuutuste abil tsüstiiniga, milles on väävel disulfiidses vormis (-S-S-):



SH gruppi sisaldavad ühendid võtavad aktiivselt osa taimede kasvul ja hingamisel toimuvatest redoksprotsessidest. On teada raskemetallide soolade (Ag, Hg jt.) mürgine mõju taimedele. Paljud autorid seletavad seda nende võimega asendada vesinik sulfhüdriilses grupis.

Peale aminohapete esineb väävel ka sibulates ja ristõielistes taimedes sisalduvates eeterlikes õlides ja glükosiisides. Tähtsaks S-sisaldavaks ühendiks taimedes on ka vitamiin B_1, mis on fermentide karboksülaaside aktiivseks gru-

piks. Osa väävlit on ka vabal aniooni SO_4'' kujul.

Väävli assimilatsioon taimede poolt väljendub omandatud sulfaadi taandamises ja aminohapete ning valkude sünteesis lehtedes otseste fotosünteesi produktide arvel. Viimastel aastatel saadud uued faktid näitavad, et S sisaldavad aminohapped moodustuvad osaliselt ka juurtes. SO_4'' taandamisprotsess avaldub eriti ilmekalt valmivates seemnetes. Nii ühes Mothesi katses tõusis väävli üldine sisaldus lupiini valmivates seemnetes peaaegu poole võrra. Siinjuures kogu väävel deponeerus valkudes. Kui valmimise alguses langes orgaanilisele väävlile 60% selle elemendi sisaldusest, siis valmimise lõpul see ulatus 84%-ni. Ka organismi vananedes koguneb sulfaatne väävel. Seega erinevalt fosforist, mis on taimedes ainult hapendatud kujul, teeb väävel läbi nii taandumisi kui ka hapendumisi. Viimasel ajal avastatud A-koensüümimolekulis on tsentraalse kohaga tietanoolamiini SH grupp, milles fikseerub bioloogilise hapendumise tagajärjel moodustuv energia. See energia kasutatakse kõrgemolekulaarsete rasvhapete sünteesiks ja ATF energiarikaste sidemete moodustamiseks H_3PO_4-st ja ADP-st. Siit tuleneb, et väävlit peab vaatama kui elementi, mille ühendid koos P-ga täidavad erakordselt tähtsat osa ainevahetuses. Nende elementide osavõtuga on seotud energiarikaste keemiliste ühendite tekkimine. Fosfori ja väävli osavõtuga on seotud energia kasutamine protoplasma tähtsamate elementide sünteesiks.

Taime- ja loomaorganismide mädanemisel eraldub väävel valgumolekulidest H_2S-na. Kuid viimane pole taimede poolt omastatav, olles taime juurtele isegi mürgine. Taimedele sobivaks hapendatud vormiks muutub väävel väävelbakterite toimel.

Olles absoluutselt vajalik, ei kogune väävel taimedes suurtes hulkades. Et mullas on väävlit küllaldaselt, siis looduslikus olukorras ei kannata taimed selle puudust ja tal pole vajadust selle salvestamiseks.

Teistest taimedes pidevalt esinevatest anioonidest tuleb märkida kloori. Tema tähtsus taimedes on hoopis teist-

sugune kui fosforil ja väävlil. Cl ei ole vaja lisada toitelahuste hulka, kuna ta pole üldiselt taimedele vajalik. Ainult mõned taimeliigid (tatar, suhkrupeet) arenevad Cl puudusel vähe halvemini. Mingisuguseid tähtsaid orgaanilisi ühendeid ta ei moodusta. Cl koguneb taimedes nähtavasti seetõttu, et NaCl esineb peaaegu kõikides muldades. Halofüüdid võivad koguda NaCl oma kudedes suurtes hulkades, kuid võivad harilikes tingimustes areneda ka ilma selleta. Soolastunud muldades tõstab NaCl rakumahla osmootset rõhku, mis on vajalik normaalse veerežiimi tagamiseks. Kuid nähtavasti väga väikesed Cl hulgad on vajalikud kõikidele taimedele, mistõttu teda võib paigutada mikroelementide hulka.

Teatud määral analoogiline on olukord ka Si-ga. Ta moodustab põhilise mulla mineraalide massi. Teatud osa sellest lahustub vees, kust ta satub juurte kaudu taimekudedesse, kogunedes tihti väga suurtes hulkades. Vesikultuurides võib toimuda taime kasv ka ilma Si-ta. Kuid looduslikes tingimustes kuulub sellele tähtis osa. Esinedes taime raku kestades, tagab ta selle tugevuse. Arvatakse, et Si takistab ka parasiitsete seente tungimist taimerakkudesse. Viimasel ajal hoolikalt puhastatud reaktiividega katsed plaatinast, eboniidist, aga ka parafineeritud nõudes näitasid, et väikesed Si hulgad on siiski taimede normaalseks kasvuks vajalikud. Seetõttu on teda vaja kanda mikroelementide hulka, kuigi mõnedes taimedes koguneb ta suurtes hulkades. Täiesti vajalik on Si aga ränivetikate normaalseks kasvuks.

10. KATIOONIDE FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS TAIMEDES

Katioonid on enamasti taimedes vabas olekus. Kunstlike kultuuride meetod näitas, et taime normaalseks kasvamiseks on tarvilik katioonide teatav kombinatsioon ja et ühtegi vajalikest elementidest ei või välja jätta toitelahustest ega ka asendada teisega. Järelikult peab igaüks nendest etendama mingit spetsiifilist osa taime elus.

Kiirel sammul edasiliikuv kolloidkeemiliste nähtuste uurimine hakkab juba selgitama katioonide füsioloogilist

tähtsust. Elektrolüütide viimine kolloidlahusesse muudab selle elektrilist tasakaalu, suurendab või vähendab kolloidosakeste laengut ja võib põhjustada nende sadestumist või vastupidi, suurendada kolloidide püsivust. Rakus toimuvad eluprotsessid: protoplasma liikumine, tema massi suurendamine toitumisprotsessis, rakkude kasv jne. - kõik nad on seotud kolloidsüsteemide püsivuse muutustega, soolide üleminekuga koatservaatideks ja tardeike ning vastupidi. Seepärast elektrolüütide olemasolu rakus kujutab endast nende protsesside tähtsaimat regulaatorit ja sõltuvalt nende kooosseisust ja kontsentratsioonist, võivad need protsessid toimuda mitmesuguse kiiruse ja suunaga. Kuna aga ioonide mõju kolloididele sõltub nende elektrilisest laengust ja spetsiifilistest omadustest, siis pole ime, et rakus toimuvate keerukate füüsikalis-keemiliste nähtuste kompleksiks on vajalik ka keeruline anioonide ja katioonide kompleks.

Juba ammu märgiti, et ühevalentsed ioonid (K, Na), suurendavad plasma hüdratatsiooni ja selle osakeste liikumist ning vähendavad viskoossust. Kahevalentsed ioonid vastupidi, eriti Ca, tihendavad protoplasmat, suurendavad selle viskoossust, vähendavad hüdratatsiooni jne. Seda ühe ja kahevalentsete ioonide vastupidist mõju võib kergesti vaadelda raku plasmolüüsi vormide järgi Ca ja K väga nõrkades lahustes. Veel tugevamini tihendavad protoplasmat kolmevalentsed Al-ioonid. Raskemetallide soolad aga kutsuvad juba täieliku protoplasma koagulatsiooni ja need avaldavad juba väga väikestes kontsentratsioonides mürgist mõju.

Erinev ja isegi vastupidine ühe- ja kahevalentsete ioonide füsioloogiline mõju avaldub eriti ilmekalt nende antagonismi nähtuses. Ühe või teise metalli täiesti puhaste soolade mõju uurimine viis tähtsale järeldusele, et niisugused soolad avaldavad alati taime- ja loomaorganismile tugevat mürgist mõju. Erineva märgiga laetud ioonid segavad teineteist adsorptsioonil, seepärast lahused mitmesuguste ioonide seguga pole üldiselt taimerakule nii mürgised. Selle nähtuse tegid kindlaks Ringer (1883) ja Loeb (1898). Loeb näitas

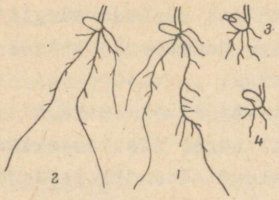
veenvalt, et kui merekala (Fundulus) viljastatud munarakud arenevad merevees, mis on mitmete soolade segu, normaalselt, siis puhtas NaCl lahuses, mis vastab selle kontsentratsioonile merevees, nad surevad. Seda puhaste soolade mürgist mõju võib aga vähendada ükskõik millise merevee koostisse kuuluva iooni lisamisega.

Ioonide antagonism avaldub täiesti ilmekalt ka taime juurte arengus vesikultuurides. Seda uuris üksikasjalikult Osterhaut. Nii arenesid nisu juured puhtas $CaCl_2$ ja NaCl lahuses väga kiduralt. Aga lahuses, kus Na oli tasakaalustatud Ca-ga, arenesid juured palju paremini ja kõige paremini veel ühe kaaliumi-iooni lisamisel. Kõige suuremat antagonismi vaadeldakse ühe- ja kahevalentsete katioonide vahel, kuigi ka ühevalentsed ioonid vähendavad vastastikku teineteise mürgist mõju. Üldiselt võib öelda, et mida suurem on antud iooni valentsus, seda vähemas kontsentratsioonis ilmneb tema antagonistlik mõju.

Protoplasmas esinevad anioonid ja katioonid osutuvad teatud määral seotuks niivõrd labiilselt, et võivad edaspidi alluda adsorptsioonile tonoplasti poolt, kuid sama kergesti võivad need ioonid alluda vahetusadsorptsioonile välislahuse ioonide vastu. Taimeraku töötlemisel ühesuguste ioonidega võib peaaegu täielikult asendada antud iooniga kõik ioonid, mis asuvad protoplasmas labiilses olekus. Järelikult taimerakkude hoidmine mõne üksiksoola lahuses kutsub esile väga sügavaid muutusi protoplasma ioonide koosseisus. Seepärast on ka katioonide spetsiifilise tähtsuse uurimine raskendatud, kuna nad mõjuvad eraldi võetuna mürgiselt.

Valides üksikute ioonide mitmesuguseid kontsentratsioone, võime lõppude-lõpuks leida nende niisuguse kombinatsiooni, millede juures meie objektid arenevad võimalikult paremini. Niisugune optimaalne kontsentratsioon kannab tasakaalustatud lahuste nimetust. Loomadele ja merivetikatele on selliseks keskkonnaks merevesi, mis oma koostiselt on väga lähedane loomade verele ja lümfile. See andis Loebil võimaluse öelda, et meie kanname oma kehas osakese seda ookeani,

milles tekkis elu .



Joon.87.Nisu juurte kasv: 1 - tasakaalustatud lahuses ($NaCl+KCl+KaCl_2$); 2 - tasakaalustamata lahuses ($NaCl+CaCl_2$); 3 - $CaCl_2$ puhtas lahuses; NaCl puhtas lahuses.

Taimedele on selliseks tasakaalustatud lahuseks vesikultuuride puhul kasutatavad lahused (joon.87).

Lülitades toitesegust välja ühe või teise elemendi, võime üldiselt konstateerida, et taime areng surutakse tugevasti alla. Nii näiteks ühes katses tatraga saadi järgmised andmed: täielikul toitelahusel ületasid täiskasvanud taimed seemnete kaalu 138 korda, lahuses K-ta - 9,2 korda, ilma Ca-ta - 1,3 korda, ilma Mg-ta - 5,1 korda, ilma Fe-ta - 7,3 korda. Oleks viga järeldada, et need elemendid, millede puhul saadi väiksem kasvu pidurdus, oleksid vähem vajalikud. Põhjus võis olla selles, et neid võis seemnes olla suhteliselt rohkem. Üldiselt tuleb öelda, et neist spetsiifilistest funktsioonidest, mida etendavad katioonid,ja neist spetsiifilistest tagajärgedest, mida kutsub esile katioonide puudus, teame veel vähe ja see, mida teame, on ebakindel. Täiesti kindlalt võib aga öelda, et katioonide funktsioon on spetsiifiline ja mitte ükski nendest pole asendatav teisega, ka mitte perioodilisest süsteemist lähedase elemendiga.Nii näiteks K ja Na kuuluvad ühevalentsete metallide samasse gruppi ja on seoses sellega rea ühiste keemiliste omadustega, kuid teineteisega nad ei asendu. Nii pole vastastikku asendatavad ka Ca ja Mg. Vajadust ühe või teise elemendi järele võib rahuldada ainult antud elemendi lisamine keskkonda.

Kaalium. Kaalium on tihedalt seotud kogu protoplasma elutegevusega, sest kõige suuremad kaaliumi hulgad leiame meristeemis ja üldse noortes protoplasmarikastes organites.

Noorte taimeosade tuhas on kaaliumi kuni 50%. Taime vanemates osades võtab ülekaalu Ca. Siinjuures asub kaalium

taimedes peamiselt ioonsel kujul lahustunud või ainult labiilselt adsorbeerituna ja ei moodusta mingisuguseid püsivaid kompleksühendeid orgaaniliste ainetega. Seda kinnitab fakt, et kaaliumi võib välja pesta kuivatatud taime osadest, kuna aga enamikule teistele katioonidele on selleks vaja põletamist või töötlemist tugevate hapetega. Olgu lisatud, et hiljuti õnnestus radioaktiivse kaaliumiga näidata, et pöökpuu lehtedes on 30% kogu kaaliumist valkudega seotud. Kaaliumi sisaldus on suur süsivesikute poolest rikastes organites, nagu suhkrupeedis, kartuli mugulates, tärkliserikastes seemnetes jne. Suur nõudlus kaaliumi järele on just nendel taimedel, mis moodustavad rohkesti süsivesikuid. Siit võib järeldada, et kaalium võtab osa süsivesikute muundumisest. Sellele osutab ka kaaliumi rohkus palisaadkoe rakkudes, süsivesikute esmase sünteesi kohas. Üldiselt kontsentreerub kaalium taime kõige tegevamates osades: kasvukuhikutes, kus toimub konstitutsiooniliste ainete moodustumine, lehe mesofüllis ja tagavaramahutites, kus toimub ainete muundumine lahustuvast vormist lahustumatuks ja vastupidi. Kaaliumi puudus muudab süsivesikute ainevahetuse ilmet. Seejuures väheneb üldiselt suhkrute kogunemine. Kaaliumi osavõtt süsivesikute ainevahetusest ilmneb ka tema mõjust fotosünteesi produktide äravoolule lehtedest; märgitakse, et kaaliumi puudusel katkeb süsivesikute äravool lehtedest.

Kaalium suurendab rakumahla osmootset potentsiaali. Kuid võrreldamatult tähtsam on ühevalentse kaaliumi mõju protoplasma kolloidsetele omadustele. Kaaliumi mõjul muutub protoplasma vähem viskoosseks ja läbilaskvamaks. Ta suurendab protoplasma hüdrofiilsust ja selle vetthoidvaid jõude. Kaalium kui elektrolüüt, saabudes protoplasma kihti, kutsub esile selle kolloidsete osakeste laengu muutumise, mille tagajärjel toimub ka füüsikalis-keemiliste omaduste muutumine. Seega mõjudes keskkonnale, milles toimub protoplasma biokeemiline tegevus, avaldab kaalium ühtlasi mõju protoplasma sünteetilistele protsessidele. Just sellega seotakse kaaliumi positiivset mõju polümeersete ühendite (valgud, tärklis, ras-

vad) sünteesile ja koos sellega põllukultuuride üldisele produktiivsusele.

Kuna aga samasugust mõju võivad protoplasmale avaldada ka teised ühevalentsed katioonid, siis peab ka kaaliumi spetsiifilisel keemilisel aktiivsusel olema oma tähtsus. Arvatakse, et kaaliumil on täiesti asendamatu koht valgu hiiglamolekuli külgahelates, samuti nagu magneesiumil klorofüllimolekulis.

Kuna kaalium on taimes nõrgalt seotud, siis võib ta kergesti liikuda taime ühest osast teise. Nii leiame langevates lehtedes vähe kaaliumi, kuna aga kaltsiumi jääb sinna suurtes kogustes. Täites oma funktsiooni, mis on seotud noorte rakkude kasvamisega, ei ole kaalium vajalik vanemates rakkudes ja seepärast kasutab taim seda uuesti noortes osades. See ühe ja sama aine korduv kasutamine kannab reutilisatsiooni nimetust. Viimasele allub vähesel määral ka Mg ja metalloididest - N ja P; Ca, Fe ja S sellisele korduvale kasutamisele ei allu.

Üldiselt tuleb märkida, et kaaliumi puhul on uurijad olnud rohkem huvitatud selle kasutamise agronoomilisest lõppefektist, kui selle mõju seesmise loomuse selgitamisest, mistõttu viimast on veel vähe uuritud. Teame ainult, et kaaliumi on taimedele katioonidest vaja kõige rohkem ja seepärast avaldavad K-väetised taimedele soodsat mõju.

Naatrium. Hoopis teistsuguse kohaga taime elus on Na. Kuigi ta on sageli suurtes hulkades taime tuhas, kuid erilist tähtsust ta taime elutegevuses ei etenda ja seetõttu võib täielikult puududa toitelahusest. Ainult halofüüdid kasvavad paremini Na-soolade juuresolekul. Viimaste hulka kuulub kultuurtaimedest suhkrupeet, mille esivanemad kasvasid Vahemere kallastel soolastunud muldadel. Loomadele, erinevalt taimedest, on Na vajalik. Na tähtsus seisneb põhiliselt lihaste hoidmises normaalses ärritavuse seisundis. Rakusisesteks protsessideks pole Na ka loomadele vajalik; selleks on vajalik, nagu taimedelgi, kaalium.

Magneesium. Magneesiumi leidub taime tuhas tunduvalt vä-

hemas hulgas kui kaaliumi, kuid oma levikult on nad lähedased, esinedes peamiselt taime noortes organites. Siin MgO hulk ulatab 10-15%-ni mineraalainete üldhulgast. Tema füsioloogiline tähtsus on lähedane kaaliumile. Peale selle kuulub Mg rea tähtsate metallorgaaniliste ühendite koosseisu, millede hulgas on esmajärgulise tähtsusega klorofüll. Kuni 50% Mg võib olla taimedes seotud kujul.

Kaua arvati, et Mg tähtsus piirdub ainult klorofülliga. Kuid kindel vajadus Mg järele on ka klorofüllita organismidel. Näiteks Mg puudumisel toitekeskkonnas pidurdub hallitusseentel spooride teke. Käesoleval ajal võib lugeda tõestatuks, et Mg-ioonidele kuulub põhiline tähtsus fermentide kinnasside tegevuse aktiveerimises, mis teostavad fosforhappe jääkide äravõtmist ATF-lt ja selle ülekannet suhkrute (või selle tuletiste) ja mõningate amiinohapete molekulidele, mille tulemusena tekivad fosforestrid ja ADF.

Mg-ioonid katalüseerivad ka suhkrute difosforestrite tekkimist monofosfaatidest, aga samuti fosforhappe ülekandmist ühelt suhkru aatomilt teisele. Samuti on tõestatud Mg osavõtt Krebsi tsükli hapete fermentide (püroviinamarjahappe oksüdaas ja karboksülaas, merivaik- ja sidrunhappe dehüdraas jne.) aktiveerimisest.

Kõik esitatu räägib sellest, et magneesiumile kuulub tähtis koht keemiliste gruppide, eriti fosfaatjääkide ülekandereaktsioonides.

Kaltsium. Kõigepealt on vaja märkida, et klorofüllita organismid - seened, bakterid - ei vaja eriti Ca. Kõrgematel rohelistel taimedel on Ca eriti palju surevates osades, puu koores, vanades lehtedes jne. Üks tähtsam Ca funktsioon seisneb oblikhappe mürgise mõju neutraliseerimises. Oblikhape moodustub paljudes taimedes ainevahetuse kõrvalproduktina ja seepärast on kõikides taime kudedes väga levinenud lahustamatud kristallilised moodustised - oblikhappekaltsiumi kristallid. Kuid teatav Ca hulk on täiesti vajalik ka noorte kudede kasvuks; Ca väljalülitamisel toitekeskkonnast pidurdub tugevasti juuresüsteemi kasv.

Kultuurtaimedest vajavad Ca kõige rohkem liblikõielised. On näidatud, et keskkonnas, kus Ca on rikkalikult, arenevad liblikõielised heintaimed (ristik, lutsern ja eriti espartset) palju intensiivsemalt kui selle katiooni puudumisel.

Oma tegevuselt protoplasmale on Ca vastupidine K-le. Sel ajal, kui K soodustab dispeersuse tõusu ja tugevdab protoplasma biokolloidide hüdratatsiooni, avaldab Ca koaguleeruvat ja veetustavat mõju. Protoplasma vanuselised muutused, tema biokolloidide vananemine, mis on seotud selle dispeersuse ja veesisalduse vähenemisega, on kahtlemata seotud Ca hulga muutustega.

Suur tähtsus kuulub Ca-le mullahappesuse neutraliseerimises, mis avaldab soodsat mõju nitrifitseerijate, lämmastiku seondajate ja teiste mulla kasuliku mikrofloora esindajate elutegevusele. Ca-ioonid mõjuvad boori, Mn jt. mikroelementide omastamisele. Eriti tähtis on Ca mõju ammooniumsoolade kasutamisele. Ca juuresolekul NH_4^+ toksilisus väheneb.

11. MIKROELEMENTIDE FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS TAIMEDES

Viimase 50 a. jooksul paelub uurijate tähelepanu nn. mikroelementide grupp, mis sisaldub taime kudedes väga väikestes hulkades, kuid on siiski erakordse füsioloogilise aktiivsusega. Mikroelementide puudusel tekivad taimes rasked häired kasvus ja arengus, kõrvalekalded normist ja immuniteedi vähenemine. Ei ole kahtlust selles, et mikroelementide kõrge bioloogiline aktiivsus on põhjustatud nende osavõtust organismi ainevahetusprotsessi lülidest.

Mikroelemendid on taimedele vajalikud väga väikestes hulkades. Doosside suurendamisel muutuvad mikroelemendid taimedele kiiresti mürgisteks. Varem vaadeldi mikroelemente puhtstimulaatoritena, eitades igati nende vajalikkust taimeorganismi normaalseks elutegevuseks. Nüüd on aga selgitatud, et mikroelemendid on niisama vajalikud taimedele nagu makroelemendidki, ja et erinevus nende vahel on ainult kvantita-

tiivne.

Mikroelementide tähtsus taimedele ei ole täielikult selgitatud. Seepärast võib tuua ainult mõningaid üldisi jooni mikroelementide tähtsuse kohta taimedes: 1) mikroelemendid mõjuvad protoplasma füüsikalis-keemilistele omadustele; 2) mõningad nendest moodustavad orgaanilis-mineraalseid ühendeid, mis etendavad tähtsat osa reas biokeemilistes protsessides; 3) mikroelemendid mõjuvad süsivesikute ja valkude ainevahetusele ja 4) võtavad osa fermentide ehitusest.

Boor. Mikroelementidest kõige põhjalikumalt on uuritud boori. Selle vajadus ristõieliste, tsitruseliste, lina, tubaka jt. taimedele on näidatud rohkearvuliste töödega. Eriti tundlikud boori puuduse vastu on lina ja suhkrupeet. Suhkrupeedil areneb boori puudusel südamemädanik. Lina ei õnnestunud kaua aega kultiveerida vesikultuurides, sest harilikes reaktiivide segus on boori vähe. Ainult H_3BO_3 lisamisel võib saada selle kultuuri normaalse kasvu vesikultuurides.

Üldiselt vajavad kaheidulehelised taimed boori rohkem kui üheidulehelised. Siinjuures üheiduleheliste vegetatiivne mass reageerib vähe boori olemasolule.

Boori tähtsaks omaduseks on tema soodus mõju reproduktiivsetele organitele. Teda sisaldub rohkesti tolmukates ja tolmuterade idanemine toimub paremini boori olemasolul.

Boor avaldab soodsat mõju ainult väikestes kontsentratsioonides (mõni mg/l).

Edasine boori hulga suurendamine avaldab juba negatiivset mõju. Üldse on huvitav märkida, et boori negatiivset mõju tunti varem kui tema positiivset mõju. Mulla väetamiseks kasutatakse boorhapet 3 kg/ha. Põllutingimustes on boor eriti vajalik põldude lupjamisel, kuna ta vähendab lubja ülikülluse kahjulikku mõju ja soodustab ülejäänud väetiste paremat kasutamist.

Boor on võimeline andma suhkrute, estrite, oksühapete, glütseriinide, pürodoksiini (vitamiin B_6), pürokateiini jt. orgaaniliste ühenditega terve rea boor-orgaanilisi ühendeid, mis etendavad eriti tähtsat osa suhkrute muundumise protses-

sides.

Boor moodustab suhkrute ja teiste orgaaniliste ühenditega suure liikumisvõimega ioniseeritud ühendeid. Üldse kaldutakse viimasel ajal andma boorile sellist tähtsust orgaaniliste ainete liikumisel, nagu fosforil on taime energiavahetuses.

Raud, vask, tsink. Fe, Cu ja Zn, ühinedes spetsiifiliste valkudega, moodustavad rea fermentseid süsteeme. Nii annab Warburg rauale hingamisprotsessides esmajärgulise tähtsuse. Ta kuulub hingamisfermentide tsütokroomoksüdaasi, tsütokroomide, tsütokroomperoksüdaasi, katalaasi ja peroksüdaasi aktiivsuse gruppi. Cu on paljude hingamis- ja hapendusfermentide polüfenooloksüdaasi, askorbiinoksüdaasi, türosinaasi jt. tingimata vajalikuks komponendiks. Zn sisaldub karbohüdraasis, mis katalüseerib CO_2 hüdratatsiooni ja dehüdratatsiooni:

$$CO_2 + H_2O \rightleftarrows H_2CO_3.$$

Peale selle on Zn seotud niisuguste fermentide nagu fosfataasi, aldolaasi, tsütokroomoksüdaasi jt. tegevusega. Fe- ja Cu-fermendid katalüseerivad taime hingamise lõpulülisid - hingamissubstraadi vesiniku hapendamist hapnikuga. Hapniku sidumise võimel põhineb Fe tähtsus vere punaliblides. Siit tuleneb nende fermentide erakordselt suur tähtsus taimes toimuvates hapendusprotsessides. Fe-fermentide osavõtul toimuvad fotosünteesi biokeemilised reaktsioonid ja paljud teised redoksreaktsioonid rakkudes.

Cu ja Fe puudusel toitekeskkonnas tekivad taimes mitmesugused funktsionaalsed haigused, kõrvalekalded normaalsetest protsessidest. Üheks näiteks on kloroos, mis tekib eriti Fe puudusel. Viimane on põhjustatud klorofülli biosünteesi lakkamisest, mis toimub Fe-sisalduvate fermentide osavõtul.

Ka Cu puudusel tekivad taimedes olulised häired. See avaldub eriti ilmekalt teraviljade ja liblikõieliste kultiveerimisel turvasmuldadel, milledest paljud on Cu poolest väga vaesed. Teraviljad ei anna Cu-ta üldse seemneid. See-

pärast tuleb turvasmuldi peale P- ja K-väetiste väetada iga nelja aasta tagant ka vasega (25 kg/ha). Turvasmullal on kartul Cu suhtes vähem tundlik. See seletub viimase võimega omastada Cu raskesti lahustuvatest ühenditest. Head efekti avaldab Cu-väetis ka timuti jt. põldheinte saagile.

Viimaste aastate uurimised näitavad, et Cu avaldab head mõju ka põllukultuuride külvise leotamisel ja kasvavate osade pritsimisel. Eriti head on tulemused kartuli ja tomati lehtede pritsimisel, mis võimaldab edukalt võidelda lehemädaniku - Phytopthora vastu.

Terve rida funktsionaalseid haigusi tekib taimedes, eriti puudel ka Zn puudusel. Tsitruseliste, luuviljaliste jt. lehed jäävad väikeseks, lehtedel tekivad kollased laigud ja võradesse moodustuvad tuulepesad.

Mangaan. Mn füsioloogilise tähtsuse vaatlemisel tuleb arvestada, et selle elemendi tegevus on tugevasti seotud teistega. Ca-rikastes pinnastes võivad taimed sageli tunda Mn puudust. Teisest küljest võib Mn puudust teatud määral kompenseerida taimedele kättesaadava kaaliumiga.

Füsioloogilisest seisukohast väärib tähelepanu Mn ja Fe vastastikune mõju. Mn puudusel on suurem osa rauast rakus Fe^{++}-na, mis on mürgine. Mn üliküllusel on aga kogu Fe hapendatud, olles füsioloogiliselt mitteaktiivne (põhjustab kloroosi). Optimaalne Mn/Fe = 1/2 - 1/3. Erinevalt Fe-st ja Cu-st ei moodusta Mn ühendeid valguga. Mitte otseselt osa võttes fermendimolekuli ehitusest, on ta samal ajal rea fermentsüsteemide vajalikuks aktivaatoriks. Niisugune on Mn suhe enolaaside, karboksülaaside, fosfataaside ja peptidaaside suhtes.

Mn on funktsionaalselt seotud ka peroksüdaasidega mõningate substraatide hapendamisel. Näiteks Mn juuresolekul toimub kergesti dihüdrooksümaleiinhappe hapendamine peroksüdaasi abil. Mn tähtsus seisab siin selles, et ta soodustab oksümaleiinhappe taandatud vormi isehapendumist. Selle juures moodustuvad ülihapendid, mille hapnik kasutatakse peroksüdaasi poolt substraadi edaspidiseks hapendamiseks. Mn puu-

dusel seda substraati peroksüdaasi poolt üldse ei hapendata.

Koos hingamise allasurumisega kutsub Mn puudus esile fotosünteesi nõrgenemise, mõningate andmete järgi ka lämmastiku omastamise.

Pärast Bertrandi katseid hakati põlde väetama väikeste Mn hulkadega. Hiljem selgus, et Mn on enamikes muldades küllaldaselt või isegi ülearu. Seepärast kasutatakse kaasajal Mn-väetisi ainult Mn puudust kannatavatel muldadel.

Molübdeen. Kõige nõudlikumad selles suhtes on liblikõielised ja Brassica üksikud esindajad. Ta on vajalik ka mõningatele kõrrelistele, peedile jt. Mo puudusel omandavad lehed kahvatu, vahest kollakasrohelise värvuse. Need osutavad lämmastikainevahetuse, samuti ka veerežiimi häiretele. Terav vajadus Mo järele on ka mikroorganismidel, eriti nitraattoitumisel. Arvatakse, et Mo abil toimub lämmastiku taandamine (võtab osa nitraatide reduktaasi ehitusest). Nii näiteks lämmastiku seondajatel bakteritel toimub lämmastiku taandamine Mo juuresolekul mitu korda intensiivsemalt .

Viimastel aastatel on selgitatud, et Mo kuulub ühe tähtsaima flaviingrupi fermendi - ksantiinoksüdaasi ja proteolüütilise fermendi ning tõenäoliselt ka tsütokroomreduktaasi koosseisu.

L Ä M M A S T I K A I N E V A H E T U S T A I M E D E S

Kõikide teiste keemiliste elementide hulgas on taime elus erilise tähtsusega lämmastik. Lämmastiku füsioloogiline tähtsus on kõigepealt seotud sellega, et ta on kõikide valkainete, mis moodustavad protoplasma keemilise aluse, tingimata vajalikuks koostisosaks.

Ilma lämmastikuta pole võimalik elu, samuti nagu ilma C, H ja O-ta. Kuigi kvantitatiivselt jääb lämmastik maha nendest kolmest elemendist, mis moodustavad ligi 95% taime kuivkaalust (tema arvele tuleb ainult 1-3%), seda enam, taimede toitumises etendab lämmastik erakordselt tähtsat osa.

12. TAIMEDE LÄMMASTIKTOITUMISE ALLIKAD

Taime ümbritsevas õhkkonnas asetseb lämmastik vabal gaasilisel kujul, mis moodustab õhu koostisest mahu järgi 80%. Vaba õhu molekulaarne õhu lämmastik (N_2) on vahetus kontaktis nii taime lehtedega kui ka juurtega. Atmosfääris esineb väga väikestes hulkades ka seotud lämmastikku, peamiselt NH_3 näol. NH_3 tekib orgaaniliste jääkide mädanemisel. Õhus on lämmastikku ka oksüüdide kujul, mis tekivad elektriliste laengute mõjul, näiteks müristamisel. Mullas on N-ühendeid rohkem. Siin esinevad nad peamiselt ammooniumi-, lämmastikushappe- ja lämmastikhappesooladena, aga ka orgaaniliste ühendite ja huumuse näol.



Joon.88.Boussingault' katse päevalille kasvatamisega liivkultuuris: salpeetriga väetamisel (vasemal) ja ilma selleta (paremal).

Küsimus sellest, millised lämmastiku vormid võivad olla kasutatavad taime toitumiseks, lahendati kunstlike kultuuride meetodiga Boussingault' poolt möödunud sajandi keskel. Need katsed näitasid täie järjekindlusega, et N_2 on kõrgematele taimedele täiesti kättesaamatu - taimed pole võimelised seda erakordselt inertset gaasi siduma. Boussingault, kasvatades päevalille läbipestud ja läbikuumutatud liival mineraalainetega, kuid ilma N-ta, sai kääbustaimed. Need sisaldasid lämmastikku ainult niivõrd, kuivõrd seda leidus seemnes. Kui ta aga lisas liivale vajaliku hulga salpeetrit, kasvasid taimed normaalselt (joon.88).

Õhus leiduvaid lämmastikühendeid, nimelt ammoniaaki ja lämmastikoksüüde võidakse omastada nii taime lehtede kui ka juurte poolt. Kuid nende üldhulk on nii väike, et sellest ei piisa taimede toitumiseks. Seepärast rahuldavad taimed oma N-vajadused mullas leiduvate lämmastikühendite arvel.

Mullas leiduvaid lämmastikühendeid võib jagada kolme rühma: orgaanilised lämmastikühendid, amooniumsoolad ja lämmastikhappesoolad. Nende üldhulk pole kuigi suur ega ületa tavaliselt mõnda protsendi murdosa mullastiku üldisest kuivainest. Lämmastiku peamass esineb mullas orgaaniliste ühendite näol.

Taimedele kättesaadavaid liikuvaid lämmastikühendeid (nitraadid, ammooniumsoolad), milledega taimed vahenditult toituvad, on mullas väga vähe (1-2% lämmastiku üldtagavarast mullas). Peale selle allub nende anorgaaniliste ühendite sisaldus mullas väga suurtele kõikumistele. Näiteks nitraatide hulk, mida taimed energiliselt kasutavad, langeb vegetatsiooniperioodi ajal väga järsult, kuna ta tõuseb kevadel külvi eel või mustkesa mullas.

Küsimuse edasine täpsustamine, missugused lämmastikühendid - kas orgaanilised või anorgaanilised - taime poolt paremini ära kasutatakse, on küllalt raske. Nagu kõigil teada, tõstab orgaanilise lämmastiku mulda viimine näiteks sõnniku näol tunduvalt saake ja seepärast võiks arvata, et orgaaniliste ühendite kujul omastavad taimed lämmastikku väga hästi. Kuid juba see fakt, et väetamiseks tuleb kasutada kõdunenud sõnnikut, sunnib meid arvama, et lihtsamad ühendid peaksid igal juhul olema paremini omastatavad. Katsed muldkultuuridega ei või anda vastust sellele küsimusele. On ju igas mullas hiigelarvul mitmesuguseid mikroorganisme, mis hakkavad kohe lagundama igat mulda viidud orgaanilist ainet. Selle lagunemise lõppsaadustena esinevadki, nagu me üksikasjalikult edaspidi näeme, mullas leiduvad amooniumja nitraatsoolad. Seepärast ei saa orgaanilise aine mulda viimisel kunagi öelda, kas see omastatakse taime poolt muutumatul kujul või töötatakse bakterite poolt ümber ja alles

lagunemissaadused kasutatakse taimede poolt.

Selle küsimuse lahendamiseks on välja töötatud steriilsete kultuuride meetod, s.o. niisugune meetod, mille puhul taimede juured asetsevad täiesti bakterivabas keskkonnas (joon. 89). Lehed võivad seejuures asetseda harilikus õhus, sest on tähele pandud, et õhkkonnas asetsevatele taime osadele sattunud bakterid (parasiitsed välja arvatud) pole suutelised tungima taime kudedesse. Steriilsete kultuuride meetod on väga lähedane meetoditele, mida kasutatakse mikrobioloogias bakterite kultiveerimiseks. Ka siin eraldatakse steriilne toitekeskkond atmosfäärist vatist korgiga.



Joon.89. Maisi steriilne kultuur.

Steriilsete kultuuridega teostatud katsed näitavad, et taimed võivad arendada ja kasvada niisugustel N-allikatel, nagu mitmesuguste amiinohapete segu, karbamiid, asparagiin ja valgu hüdrolüsaadid. Nii näiteks on tõestatud, et tubaka eod, mis on eraldatud seemnetest, võivad omastada N-allikana amiinohapete segu, maisi idandid kasutavad asparagiini, oder - lüsiini ja tomati juured - glükokolli. Üsna huvitavad on andmed, mis näitavad, et paljud taimed võivad omastada otseselt karbamiidi, mis on viidud mulda suurtes hulkades sõnnikuga. See on tõestatud maisi, tubaka, tsitruseliste ja persiku juures. Taimed aga ei omasta vees lahustumatuid valke ja lipoide. Üldiselt omastatakse mineraalsed N-ühendid taimede poolt paremini kui orgaanilised. Sama on kehtiv ka kõrgmolekulaarsete süsivesikute kohta. Siin avaldub see tihe seos, mida vaadeldakse kõrgemate taimede toitumise ja mulla mikrofloora tegevuse vahel.

Orgaaniliste lämmastikühendite mineraliseerumine mullas toimub selliselt, et lõppude-lõpuks vabaneb NH_3. Valkude

amiinohapete, karbamiidi jt. orgaaniliste lämmastikühendite mineraliseerimist mullas nimetatakse ammonifikatsiooniks ja seda esilekutsuvaid organisme ammonifikaatoriteks. Valkude lagundamisel hüdrolüseerivad ammonifikaatorid kõigepealt valgud võimsate proteolüütiliste fermentide abil kuni amiinohapeteni. Vabad amiinohapped alluvad edaspidi desamineerimisele lõppkokkuvõttes NH_3 tekkimisega. Tekkinud NH_3 kas seotakse taime juuresüsteemi poolt või allutatakse hapendumisele nitrifitseerijate bakterite poolt kuni nitrititeni ja nitraatideni. Nitrifikatsioon vajab aeroobset keskkonda ja on väga sõltuv keskkonna reaktsioonist. Kuna see protsess seisneb leelise aine üleminekus tugevaks happeks

$$NH_3 + 2O_2 \longrightarrow HNO_3 + H_2O,$$

siis peab olema happe neutraliseerimiseks vajalikul hulgal alust. Keskkonna happelisemaks muutumisel nitrifikatsioon vaibub. Keskkonna neutraliseerivaks aineks on tavaliselt Ca. Nitrifitseerijate bakterite toimel moodustuvad nitraadid kasutatakse samuti, nagu ammooniumsooladki, taimede poolt lämmastikainete sünteesiks.

Anorgaanilistest N-ühenditest leidub mullas ammooniumja nitraatsooli. Nende N-ühendite suhted mullas sõltuvad tunduval määral mulla aeratsiooni tingimustest ja mulla reaktsioonist - hapus halvasti aereerivas mullas on ülekaalus ammooniumsoolad, neutraalses struktuurses hea aeratsiooniga mullas - nitraadid.

Tavalistes vesikultuurides annavad nitraatsoolad palju paremaid tulemusi, mistõttu arvati kaua aega, et ainult niisugusel kujul võivadki taimed lämmastikku omastada. Kuigi muldkultuurides andis häid tulemusi ka ammooniumühenditega väetamine (kõige sagedamini kasutati selleks ammooniumsulfaati), siis seletati seda nii, et mullas hapendatakse ammoniaak bakterite poolt lämmastikhappeks ja alles sel kujul satub ta taimesse.

Katsed steriilsete kultuuridega purustasid selle veendumuse. Taimede juuresüsteem on võimeline ammooniumsooli

otseselt omastama, ja küllaldasel lahjendamisel osutuvad nad taimedele sugugi mitte halvemaks lämmastikuallikaks kui lämmastikhappesoolad. Kuid kõrgemates kontsentratsioonides osutuvad ammooniumsoolad mürgisteks.

Küsimus ammooniumsoolade kasutamisest taimede poolt töötati üksikasjalikumalt läbi Prjaniśnikovi ja tema kaastööliste poolt. Ta näitas, et printsipiaalselt on ammooniumsooladega võimalik saada samasuguseid saake kui nitraatidegagi. Seepärast ammooniumsoolad, mis kujutavad kaasajal endast õhulämmastikku siduva lämmastikutööstuse põhilist produkti, võivad samuti olla heaks lämmastikväetiseks. Tarvis on ainult osata reguleerida neid tingimusi, mis soodustavad ammooniumsoolade kasutamist taimede poolt.

Prjaniśnikov tegi kindlaks, et üheks tähtsamaks faktoriks, mis määrab ammoonium- ja nitraatsoolade toiteväärtuse, on keskkonna reaktsioon: nõrgalt happelises keskkonnas (pH = = 5) ületavad nitraadid ammooniumsooli ja vastupidi: neutraalses keskkonnas (pH = 7) võivad ammooniumsoolad ületada nitraate. Suure tähtsusega on ka Ca- ja K-ioonide suhe keskkonnas. Ca soodustab NH_4^+ saabumist taime, kuna kaalium soodustab nitraatide omastamist. Taimede toitumisel ammooniumsooladega on Ca ioonide olemasolu vajalik seepärast, et tasakaalustada ühevalentsed NH_4 ioonid.

Lõpuks määravad taimede suhted ammoonium- ja nitraatsoolade suhtes ka taime enda seesmised omadused ja seisund. Süsivesikute puudusel katkeb ammooniumsoolade edaspidine ümbertöötamine ja kogunev NH_3 võib taimed mürgistada. Nitraatide kogunemine on vähem hädaohtlik. Seepärast kannatavad rikkalikul väetamisel ammooniumsooladega näiteks süsivesikute ja orgaaniliste hapete poolest vaesemad liblikõielised isegi tunduvate Ca-hulkade mulda viimisel. Samal ajal süsivesikute poolest rikkad kõrrelised tunnevad end suurepäraselt. Eriti huvitav on taimede suhe ammooniumnitraati. Kõrgema süsivesikute sisalduse korral omastab taim ammooniumi nitraadist paremini.

13. LÄMMASTIKU SIDUMINE LÄMMASTIKU SEONDAJATE BAKTERITE JA LIBLIKÕIELISTE TAIMEDE POOLT

Nagu varem nägime, on mullas taimede poolt kasutatavaid N-ühendeid väga vähe. Need täienduvad peamiselt orgaaniliste N-ühendite mineraliseerumisel. Peale selle toimub looduses pidevalt seotud lämmastiku üleminek molekulaarseks vormiks, näiteks põlemisel, aga samuti ka denitrifikatsiooniprotsessis. Viimane põhjustatakse põhiliselt fakultatiivse anaeroobi Bacterium denitrificansi poolt. Hapniku puudusel denitrifitseerijad bakterid kasutavad nitraatide hapnikku teiste ühendite hapendamiseks, mille juures nitraadid taanduvad N_2-ni. Nende protsesside tulemusena ähvardaks elusolendeid nendele erakordselt vajaliku seotud lämmastiku pidev vähenemine.

Lämmastiku progresseeruv vähenemine maakoores ei toimu seepärast, et elavate organismide hulgas on ka selliseid, mis on võimelised teostama erakordselt rasket orgaaniliste N-ainete sünteesi õhu N_2-st ja süsivesikutest. Niisuguseid organisme nimetatakse lämmastiku seondajateks. Looduses kuulub lämmastiku bioloogilise seondamise protsessidele erakordselt suur tähtsus. Neid võib oma tähtsuse järgi võrrelda fotosünteesiprotsessiga.

Suurem osa lämmastiku seondajaid elab mullas. Juba ammu pandi tähele, et mustkesaks jäetud muld muutub palju rikkamaks lämmastikühendite poolest ja et seotud lämmastiku kogunemine kujutab endast bioloogilist protsessi. See protsess lakkab antiseptiliste ainete mulda lisamisel. Eraldada mullast ja uurida niisuguse bakteri füsioloogiat õnnestus esmakordselt kuulsal vene õpetlasel V i n o g r a d s k i l (1893). See bakter osutus eoseid kandvaks kepikeseks, kes kutsus suhkrulahustes esile võihappelise käärimise ja sidus samal ajal molekulaarset lämmastikku. Vinogradski andis sellele bakterile nimeks Clostridium Pasteurianum (joon.90). Ta kuulub anaeroobsete bakterite, s.o. ainult ilma hapnikuta kasvavate bakterite hulka ning esineb mullas seepärast ala-

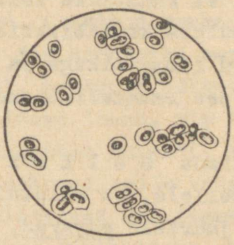


Joon.90.Clostridium Pasteurianum.

ti koos tavaliste saprofüütsete bakteritega, kes tema kolooniaid tihedalt ümbritsevad ja ahnelt hapnikku neelavad.

Lämmastiku seondamise aluseks on N_2-molekuli taandumine NH_3-ks. Selleks vajalikku aktiivset atomaarset vesinikku saab Clostridium tema enda poolt esilekutsuvast võihappelisest käärimisest, mille üheks produktiks ongi just erituv vesinik. Iga grammi kääritud süsivesiku kohta seondab Clostridium 2-3 mg molekulaarset lämmastikku.

Hiljem avastas kuulus mikrobioloog B e i j e r i n c k (1901) teise kõikjal levinud mikroobi, mida ta nimetas Azotobacter chroococcum (joon.91). Sellele mikroobile on vaja intensiivset hingamist ja ta töötab palju produktiivsemalt kui Clostridium, nimelt 1 g tarvitatud süsivesiku kohta seondab ta 15 mg N_2. Oma rakkude suuruse ja kuju poolest, samuti ka nendes leiduva pruunika pigmendi poolest erineb Azotobacter järsult tavalistest bakteritest ja läheneb mõnevõrra vetikatele. Ka leidub teda mullas palju sagedamini ja suuremal hulgal kui Clostridiumi.



Joon.91.Azotobacter Chroococcum.

Vabalt elavate lämmastiku seondajate hulka kuuluvad veel mõned rohevetikad (Nostoc, Phormidium), mis etendavad üsna tähtsat osa lämmastiku seondajatena mageveekogudes.

Kuna N_2 seondavad bakterid vajavad nii oma elutegevuseks kui ka N_2 sidumiseks orgaanilisi aineid, siis taime jäätmete või haljasväetise mulda viimine soodustab nende bakterite tööd ning aitab kaasa seotud lämmastiku kogumisele. Eriti energiliselt kulgeb nende mikroobide tegevus troopilistes ja

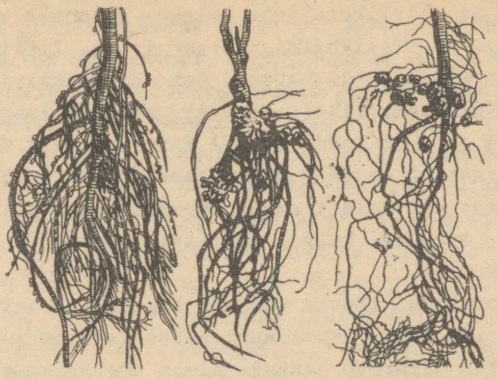
subtroopilistes maades, kus võib tihti saada pidevalt häid saake pinnastel, mis pole saanud mingisugust lämmastikväetist.

Kuid kesk- ja põhjalaiustel vabalt elavate mikroobide lämmastiku seondamise võime pole kuigi suur. Nad seondavad igal aastal ha kohta 20–40 kg N_2. See N_2 kogus harilikult ei kata neid hulki, mis viiakse mullast ära saagiga (ca 50 kg/ha) ja puudujäägi katmiseks on vaja viia mulda N-väetisi või kasvatada liblikõielisi taimi.

Juba ammu on agronoomid pööranud tähelepanu sellele, et liblikõieliste taimede kultuurid, eriti ristik, muudavad pinnase viljakandvamaks ning tõstavad selle kultuuri järele külvatud kõrreliste saake. Samuti on kindlaks tehtud, et seesuguse saagi suurenemise põhjuseks on mulla rikastamine lämmastikuga, mispärast liblikõielisi taimi hakati nimetama lämmastikku koguvateks taimedeks. Need tähelepanekud olid vastuolus B o u s s i n g a u l t ' täpsete katsetega, kes juba 19.saj. esimesel poolel tõestas, et kunstlike kultuuride tingimustes kõik taimed, nende hulgas ka liblikõielised, pole üldse võimelised toituma õhu lämmastikuga ja et nende taimede saakide suuruse määrab see lämmastikühendite hulk, mis viiakse toitelahusesse.

Seda vasturääkivust suutis selgitada H e l l r i e g e l (1886). Ta juhtis tähelepanu sellele, et muldkultuurides tekivad liblikõieliste taimede juurtele mügarad, mis puuduvad nii vesi- kui liivkultuurides (joon.92). Ja kuna need mügarad on täis baktereid, siis tekkis oletus, et nimelt bakterid omastavadki õhkkonna lämmastikku. Taimed varustavad neid lämmastikuvaba toitematerjaliga ja pärast seda kasutavad nende töövaeva. See oletus leidis kinnitust otse katseliselt, kui liivkultuurid infitseeriti vähese hulga mullaga, mis oli võetud liblikõieliste taimede alt. Samal ajal, kui kontrolltaimedel, mis polnud infitseeritud, ei olnud juurtel mingisuguseid mügaraid ega sidunud lämmastikku õhust, oli infitseeritud nõudes kasvavate taimede juurtel tekkinud rohkesti mügarakesi ja N hulk saagis ületas tundu-

valt selle hulga, mis oli viidud mullasse nitraadina.



Joon.92.Mügarad liblikõieliste taimede juurtel (vasakul - punane ristik, lillhernes; paremal - sojauba).

Liblikõieliste juuremügarad on õieti juurtel kasvajad, mis on tekkinud juure koore parenhüümrakkude paljunemise teel. Nad koosnevad suurtest rakkudest, mis on bakteritest tulvil. Bakterid pääsevad juuresse läbi juurekarvakese, kust nad pideva joana, mis koosneb lima abil ühendatud bakterite loendamatust hulgast, tungivad juure parenhüümkoe rakkudesse. Nad kutsuvad esile kohaliku parenhüümkoe lahustumise ning stimuleerivad ümbritseva koe kasvamist. Pundunud koe rakud täituvad bakteritega, kuid jäävad elusateks ning säilitavad suured tuumad. Seepärast pärast infitseerimist esialgu peatub taimede kasv mõnevõrra, kuid varsti hakkavad infitseeritud taimed paranema ning oma arengus kiiresti ette jõudma kontrolltaimedest. See toimub põhjusel, et vastavalt mügarate kasvamisele suureneb ka lehtedest sinna voolav lämmastikuvaba ainete hulk. Mügarbakterite sünteetiline tegevus muutub ikka järjest intensiivsemaks ja nad hakkavad välja töötama lämmastikurikkaid aineid niisuguses ulatuses, et sellest jätkub mitte üksi bakterite eneste vajaduste rahuldamiseks, vaid ka peremeestaime rikkalikuks toitmiseks. Kõik liblikõieliste taimede koed osutuvad seepärast eriti läm-

mastikurikasteks, millega on seletatav ka herne, aedoa, läätse, sojaoa jt. liblikõieliste taimede seemnete kõrge toiteväärtus, aga ka ristikheina, lutserni jt. liblikõieliste heintaimede kõrge söödaväärtus. Osa mügarbakterite poolt väljatöötatud lämmastikainetest difundeerub isegi juurest välja mulda ja võib leida teiste taimede poolt ärakasutamist. Täpsete katsetega on tehtud kindlaks, et näiteks liblikõieliste taimede külvamisel segus kõrrelistega, viimased sisaldavad palju suuremal hulgal lämmastikühendeid kui üksikult külvamise korral.

Vegetatsiooni lõpuks väheneb tugevasti rakkudes leiduvate bakterite hulk. Nähtavasti sureb nendest suurem osa ning lahustub mügarate rakkude elusa protoplasma mõjul, kuna lahustunud saadused imetakse ning omastatakse taime poolt. Pärast mügarate mädanemist satuvad ellujäänud bakterid mulda, kus jätkavad oma elu, kuid paljunevad seal siiski märksa aeglasemalt kui mügarates. Uus külvi korral infitseerivad need bakterid uuesti liblikõieliste taimede juuri.

Omavahelisi suhteid liblikõieliste taimede ja mügarbakterite vahel nimetatakse harilikult sümbioosiks, s.o. kahe organismi ühiseluks mõlemapoolsel kasusaamisel: bakterid saavad taimedelt viimaste poolt kergesti päikeseenergia abil sünteesitud süsivesikuid ja varustavad omalt poolt taimi lämmastikühenditega. Kuid neid omavahelisi suhteid, nagu iga teistki sümbioosi, võib vaadata ka kui isesugust parasitismi. Nimelt on alguses pealetungivaks pooleks bakterid, mis, nagu nägime, kutsuvad esile ajutise seisaku peremeestaimede arenemises, kuid mõnikord, kui taimed on nõrgad, ka nende hukkumise. Siis aga hakkab peremeestaim võtma ülekaalu ning imema endasse bakterite poolt sünteesitud N-ühendeid ja lõpuks võib taim baktereid isegi suurel määral "seedida".

Juuremügarates elutsevaid baktereid on eraldatud puhastesse kultuuridesse ja nad on saanud nimetuse Bacterium radicicola. Neid eristatakse mitut rassi, millest igaüks võib elada ainult teatava liblikõieliste taimerühma juurtel, mida nad suudavad infitseerida. Nii näit. võivad põldoa bak-

terid kergesti infitseerida vikki, kuid ei suuda infitseerida lutserni jne. Seepärast on tarvis uute liblikõieliste taimekultuuride soetamisel, näit. lupiini puhul viia koos seemnetega mulda ka neile taimedele vastavaid mügarbaktereid (joon.93). Niisugused "bakteriaalsed väetised" tõstavad tunduvalt vastavate kultuuride saaki. Seesuguste väetiste hulka kuulub üsna laialdaselt tuntud nitragiin - mügarbakterite preparaat. Mügarbakteritega väetamine võib osutada kasulikuks liblikõieliste taimede seemnete külvamisel kuivendatud soomuldadesse, kuna soomuldades tavaliselt puuduvad niisugused bakterid.



Joon.93.Mügarbakteritega infitseerimata (vasakul) ja infitseeritud (paremal) sojaoa taim.

Viimasel ajal on suuri edusamme saavutatud vabalt elavate lämmastiku seondajate bakter-preparaatide kasutamisel. Sellistest preparaatidest on tähtsaim azotogeen - azotobakteri preparaat.

Üks ha hästi väetatud ja haritud ristikupõldu seondab aastas 150-160 kg, lutsern - 300-400 ja lupiin - 160-170 kg vaba lämmastikku.

Mis puutub lämmastiku seondamise keemilistesse protsessidesse, siis pole nad veel lõplikult selgitatud. On aga kindlaks tehtud, et Bacterium radicicola on võimeline taandama N_2 ainult koostöös liblikõieliste taimede juurtega. Kultiveerituna puhaskultuurides, kaotavad need bakterid lämmastiku seondamise võime. Viimastel aastatel saadud andmed näitavad, et azotobakteritel on N_2 seondamise esimeseks produktiks, nagu seda oletasid juba K o s t ö t s e v ja V i n o g r a d s k i, NH_3. See on näidatud märgitud lämmastikuaatomiga. Kui keskkonda, kus areneb azotobakter, asetati $N^{15}H_3$ märgitud aatomiga, siis N_2 taandamine katkes ja NH_3 kasutati. Sealjuures ammoniaagi lämmastik

esines põhiliselt glutamiinhappes, vähem asparagiinhappes. Mõlemate hapete arvele langes 60–70% antud lämmastikust. Ülejäänud osa asetses arginiinis ja histidiinis. Kui anti vaba N_2^{15}, ka siis esines see glutamiinhappes.

Glutamiinhape tekib NH_3 reageerimisel α - ketoglutaarhappega järgmiselt:

$$NH_3 + HOOC.CO.CH_2CH_2COOH + 2H \rightleftharpoons HOOC.CHNH_2CH_2CH_2COOH + H_2O.$$

Glutamiinhape, mis võib alluda edaspidi dekarboksüdeerimisele, ümberamineerimisele ja teistele muutustele, võib anda alguse reale teistele amiinohapetele. Nähtavasti see lämmastiku sidumise skeem on ühine nii mügarbakteritele kui ka vabalt elavatele lämmastiku seondajatele. See tõestub ka glutamiinhappe eraldumisega mügarate poolt. Suurt huvi pakub hiljuti soomlase V i r t a n e n i poolt avastatud tõsiasi, mille järgi mügarates on vere hemoglobiini sarnane pigment, mis kergesti seob hapnikku. Ta esineb ainult efektiivselt töötavatel bakteritel. On tõenäoline, et hemoglobiin täidab hapniku ülekandja osa. Sellele osutavad faktid, et CO surub alla lämmastiku taandamise.

Mis puutub lämmastiku taandumisse kuni NH_3-ni, siis pole see lämmastiku seondajate juures veel teada.

14. LÄMMASTIKU RINGKÄIK LOODUSES

Liblikõieliste taimede võime siduda nende mügaraid asustavate bakterite vahendusel N_2 on erakordse tähtsusega nii lämmastiku üldises ringkäigus looduses kui ka põllumajanduses. Liblikõielised taimed on levinud kõikjal ja iga taime assotsiatsioonis kuulub nendele alati silmapaistev koht. Nende poolt seotud N_2 hulk osutub niivõrd suureks, et seda jätkub mitte ainult taime enda toitumiseks, vaid ka mulla üldise seotud lämmastiku suurendamiseks.

See liblikõieliste taimede võime rikastada mulda lämmastikuga võimaldab nende laialdase kasutamise põllumajanduses. Nende kultuuride soodus mõju järgnevate teraviljakultuuride saagile oli teada juba ammu enne Hellriegeli avastust.

Nii ühes klassikalises katses esimeses Euroopa põllumajanduslikus katsejaamas Rothamstedis (Inglismaa) avastasid L a w e s ja G i l b e r t, et kultuurides kahel täiesti ühesugusel maatükil, kus ühel kasvatati kümme aastat järgemööda nisu, teisel aga vaheldumisi nisu ja liblikõielisi taimi, võrdusid teiselt maatükilt saadud viis nisusaaki esimese maatüki kümmele nisusaagile. Peale selle oli teiselt maatükilt saadud veel viis saaki liblikõielisi taimi, millede kaudu oli põllult ära viidud veel seotud lämmastikku kaks korda rohkem kui viie nisusaagiga. Niiviisi teostavad liblikõielised taimed nagu imet: need taimed mitte ainult ise ei toitu hästi, vaid nad jätavad veel mulda kõige tähtsamat toitematerjali rohkem, kui seda leidus enne katse algust.

Taimekasvatust üldse võib vaadata kui niisugust tootmist, mille puhul mitte mingit väärtust omavatest toorainetest (CO_2, H_2O, N_2 ja päikeseenergia) luuakse väärtuslikke toitaineid ja tehnilisi materjale. Liblikõieliste taimede kultuur - see on veel ühe hinnata väärtusliku aineallika, nimelt õhkkonna N_2 kasutamine. Seetõttu, et liblikõieliste taimede kõik organid on lämmastiku poolest väga rikkad, kasutatakse neid sageli haljas - e. <u>sideraatväetisena</u>. See võte seisab selles, et lämmastikuvaesele pinnasele külvatakse mingisuguseid liblikõielisi taimi (näiteks mesikat) ning siis, kui need on kasvanud küllalt suureks, küntakse nad haljasväetisena mulda. Pärast seda teostatakse kõrsviljade külv, mis kasutavad ära liblikõieliste taimede poolt kogutud ja nüüd mullale edasi antud lämmastikku. Haljasväetise efekt vastab ca 20 tonnile sõnnikule ha kohta.

Kuid järjest intensiivistuva põllumajanduse tingimustes ei jätku ka sellest liblikõieliste taimede heategevast tööst (samuti ka mitte vabalt mullas elutsevate bakteritegi tööst) ja inimesel tuleb otsida teisi kiiremaid ning efektiivsemaid mulla lämmastikühenditega rikastamise teid. Kaua aega oli seesuguseks võtteks mulla rikastamine <u>täiilisalpeetriga</u>, mille hiiglasuured lademed asetsevad Täiilis, kust se-

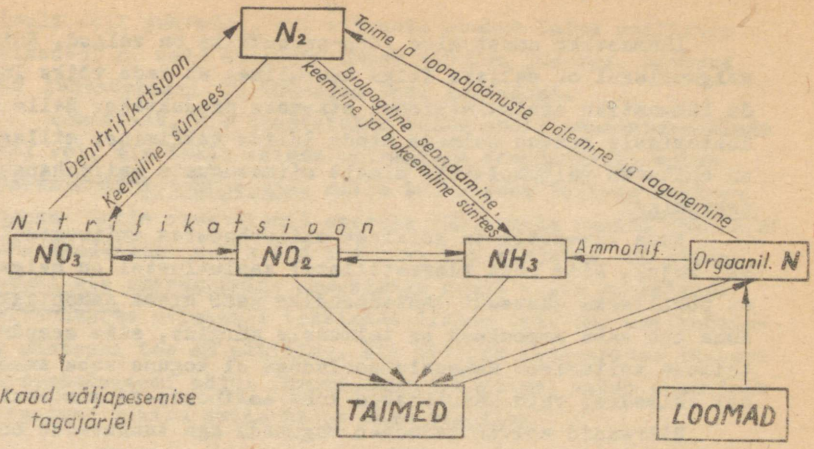
da veeti kogu maailma.

Oluliseks salpeetri paremuseks sõnniku ees on see, et ta on palju kontsentreeritum. Ühes tonnis sõnnikus on keskmiselt kõigest 4 kg lämmastikku; samasuguse lämmastiku hulga saamiseks salpeetrist on viimast tarvis võtta kõigest 20 kg, s.o. 50 korda vähem. Seepärast võiski seda vedada väga kaugete vahemaade taha. Teiselt poolt aga leidub sõnnikus peale lämmastiku veel teisi taimele vajalikke toiteaineid; peale selle parandab sõnniku kasutamine mulla struktuuri. Ka sõnnikus leiduv süsinik on taimede toitumisel suure tähtsusega. Seepärast kaasajal, mil kasutatakse nii laialdaselt mineraalväetisi, püsib mulla väetamine sõnnikuga ikka põlluharimise ühe põhilisema võttena lämmastikuvaestel pinnastel.

Salpeetrilademed hakkasid aga otsa lõppema ja see olukord oleks hakanud hirmutama inimkonda näljasurmaga, kui inimestele poleks appi tulnud nende poolt loodud tehnika. Juba mitu aastat enne Esimest maailmasõda töötati välja meetod lämmastikhappe saamiseks õhu lämmastikust kõrgepinge elektrivoolu abil. See menetlus leidis eriti laialdast levikut jugade poolt rikkas Norras, kus saadakse odavat elektrienergiat. Esimese maailmasõja ajal töötas saksa keemik H a b e r välja teise õhulämmastiku seondamise viisi, nimelt temale vesiniku külgeliitmise menetluse, järelikult sünteetilise NH_3 tootmise. Kaasajal toodavad väga paljud tehased miljonite tonnide viisi sünteetilist ammoniaaki.

Võttes kokku ka eelnevas küsimuses käsitletud materjali, võib lämmastiku ringkäiku looduses väljendada järgmise skeemina (joon.94).

Sünteetiliste lämmastikühendite õhust saamise võimalus keemilistes tehastes ei tohi viia muidugi liblikõieliste kultuuride mahindamisele, eriti ristiku, lutserni ja mesika suhtes, mis osutuvad ikkagi asendamatuiks külvikordades. Koos sellega aitavad liblikõielised parandada mulla struktuuri.



Joon.94. Lämmastiku ringkäik looduses.

15. VALKAINETE SÜNTEES TAIMEDES

Kui noored taimed toovad päevavalgele oma esimesed lehed, siis algab neis kohe fotosüntees ja suureneb kiiresti ka valkainete üldhulk. Mullast omastatavate orgaaniliste lämmastikainete, nitraatide ja ammooniumsoolade, aga samuti ka fotosünteesiprotsessis tekkivate süsivesikute arvel toimub taimedes üks tähtsamaid sünteetilisi protsesse - valkainete primaarne süntees, milleks loomad on võimetud. Võime valkainete primaarseks sünteesiks on peale roheliste taimede ka seentel ja eriti pärmidel. Nii on meil rida õnnestunud katseid valmistada väärtuslikke toitaineid pärmide kasvatamisel anorgaanilistel N-ühenditel.

Taimed on võimelised sünteesima kõiki valgu koosseisu kuuluvaid N-ühendeid otseselt anorgaanilistest N-ühenditest. Siinjuures fotosünteesijatel taimedel on ka C-allikaks CO_2, mistõttu nad ehitavad valgud täielikult anorgaanilistest ühenditest. See võime on ka kemosünteetikutel. Ülejäänud alamad taimed kasutavad valkude sünteesiks valmis C-allikaid.

Lämmastiku omastamise lõpp-produktiks on valgud. Kuid valgumolekul on selleks liiga keeruline, et teda võiks lugeda lämmastiku assimilatsiooni otseseks produktiks. Selle moodustamisele peavad eelnema nende lülide tekkimine, millest on ehitatud valgumolekul, nimelt mitmesuguste amiinohapete tekkimine.

Kuna lämmastik on kõikides amiinohapetes amiinogrupi NH_2 kujul, siis juba teoreetilistel kaalutlustel on selge, et põhiliseks sünteesi lähteühendiks peab olema ammoniaak. Kuna aga vaba ammoniaak on taimedele mürgine, siis seepärast taimede toitumisel ammooniumsooladega ei kogune vaba ammoniaak taimedes, vaid kasutatakse kohe amiinohapete sünteesiks.

Nitraadid võivad taimedes koguneda aga tunduvates hulkades, näit. tubakas ja tatras. On tõestatud, et nitraadid, enne kui nad astuvad reaktsiooni süsivesikute derivaatidega, alluvad taandumisele. B a c h arvas juba 1896.a., et nitraatide taandumise vaheproduktiks taimedes on hüdroksüülamiin (NH_2OH). Hilisemad katsed näitasid, et mõnede taimede mahl kutsub esile nitraatide kiire taandumise kuni hüdroksüülamiinini. Kui aga taime infiltreerida nitraate üheaegselt askorbiinhappega, mis on väga energiliseks taandajaks, siis hüdroksüülamiini tekkimine toimub eriti intensiivselt. Akad. P r j a n i š n i k o v annab järgmise nitraatide taandumise skeemi:

$$HNO_3 \longrightarrow HNO_2 \longrightarrow NH_2OH \longrightarrow NH_3.$$

Mõnedest bakteritest, näiteks Bacterium colist, on eraldatud fermendi preparaadid, mis taandavad nitraadid kuni ammoniaagini. See taandamine nõuab energiat, sest vastupidine protsess, mida toimetavad mullas nitrifitseerijad bakterid, kaasneb energia eraldumisega. Seda energiat kasutavad viimased kemosünteesiks. Taimed saavad aga selleks vajaliku energia üheaegselt toimuvast süsivesikute hapendamisest. Ka nitraatide taandamiseks vajaliku vesiniku donaatoriks on süsivesikud, mis töötatakse välja fotosünteesiprotsessis. Süsivesikud ise hapenduvad seejuures orgaanilisteks hapeteks.

Harilikult toimub nitraatide taandumine juba juurtes.

Ainult neil juhtudel, kui nitraate saabub taime sellistes hulkades, et neid ei jõuta ümber töötada juurtes, satuvad nad juhtsüsteemi ja tõusevad kuni lehtedeni.

Ammoniaak, mis omastatakse taime poolt ammooniumsoolade näol või, mis tekib taimes nitraatide taandamisel, astub reaktsiooni ketohapetega, mille tulemusena tekivad aminohapped. Selle reaktsiooni suurele tähtsusele osutas omal ajal juba akadeemik K o s t õ t š e v, kes kirjutas, et otsene ketohapete amineerimine ammoniaagi poolt - see on kõikide aminohapete primaarse tekkimise üldine tee. See aminohapete sünteesi tee on põhiline. Nii näiteks reageerides vastava fermentsüsteemi mõjul püroviinamarjahappega, annab ammoniaak niisuguse tähtsa aminohappe nagu alaniin:

$$CH_3CO.COOH + NH_3 + 2H \rightleftharpoons CH_3CHNH_2COOH + H_2O.$$

Eriti kergesti reageerib NH_3 oblikäädikhappe ja α-ketoglutaarhappega, andes vastavalt asparagiin- ja glutamiinhappe:

$$HOOC.CH_2CO.COOH + NH_3 + 2H \rightleftharpoons HOOC.CH_2CHNH_2COOH + H_2O$$

$$HOOC.CH_2CH_2CO.COOH + NH_3 + 2H \rightleftharpoons HOOC.CH_2CH_2CHNH_2COOH + H_2O.$$

Püroviinamarjahape, oblikäädikhape ja α-ketoglutaarhape on ise tähtsamateks süsivesikute dissimilatsiooni produktideks taimedes. Seepärast kirjeldatud ketohapete otsene amineerimine on suure tähtsusega kui tee, mis seob omavahel süsivesikute ja valkude ainevahetuse. Seda tähtsust suurendab veel see, et dikarboonamiinohapped võivad üle anda oma amiinogruppe ketohapetele fermentatiivse ümberamineerimise teel, näiteks glutamiinhape oblikäädikhappele:

$$HOOC.CH_2CH_2CH.NH_2 + COOH + HOOC.CH_2CO.COOH \rightleftharpoons$$

(amiinoferaas)

glutamiinhape — oblikäädikhape

$$HOOC.CH_2CH_2CO.COOH + HOOC.CH_2CHNH_2COOH$$

α-ketoglutaarhape — asparagiinhape

Glutamiinhape võib anda oma amiinogrupi ka püroviinamarjahappele, mille tulemusena tekib alaniin ja α-ketoglu-

taarhape. Asparagiin- ja püroviinamarjahappe omavahelise ümberamineerimise tulemusena tekib aga alaniin ja oblikäädikhape. Taimedes toimuvad eriti intensiivselt glutamiin- ja oblikäädikhappe või püroviinamarjahappevahelised ümberamineerimise reaktsioonid. Fumaarhape võib aga siduda NH_3 otseselt kaksiksidemele ja muutub seejuures asparagiinhappeks:

$$COOH.CH = CH.COOH + NH_3 \xrightleftharpoons{\text{aspartaas}} COOH.CH_2CHNH_2COOH.$$

Kahealuselised (dikarboon) orgaanilised happed on seega tähtsaks siduvaks lüliks mittelämmastik- ja lämmastikühendite vahel. Ise nad on süsivesikute mittetäieliku hapendamise produktid. Sellega leiab kinnituse juba ammu märgatud fakt, et valkainete süntees võib toimuda ainult küllaldase hapniku juuresolekul.

Viimasel ajal on selgunud, et amiinohapete ja valkude primaarne süntees taime lehtedes võib toimuda mitte ainult fotosünteesil tekkinud süsivesikutest, vaid vahenditult nendest lihtsamatest orgaanilistest ühenditest, mis tekivad fotosünteesil enne süsivesikuid.

Mis puutub NH_3-sse, siis Prjanišnikovi piltliku väljenduse järgi tuleb teda pidada alfaks ja omegaks valkainete muundumisel taimedes. Ta vabaneb amiinohapetest nende lõhustumisel ja on viimaseks lämmastikühendiks selles protsessis. NH_3 on aga ka esimeseks N-ühendiks, millega algab N-ainete süntees taimedes.

Katsed N^{15}-ga näitavad pidevat lämmastikühendite ainevahetust, mis toimub sama taime üksikute organite vahel. Ühes katses päevalillega kasvatati see vesikultuuris, mis sisaldas $(N^{15}H_4)_2SO_4$. N^{15} avastati sel juhul mitte ainult noortes kasvavates lehtedes, vaid ka vanades, mis olid kasvu lõpetanud juba ammu enne N^{15} omastamist. Järelikult, tunduv osa N^{15}, mis leiti vanadest lehtedest, said viimased noortest lehtedest N^{14} vastu vahetamise teel.

Idude poolt omastatud N^{15} avastati kohe amiinohapete, amiidide ja valkude koosseisus. Kõige kõrgem oli N^{15} sisaldus asparagiin- ja glutamiinhappes. Seega katsed märgitud

aatomitega kinnitavad dikarboonketohapete suurt tähtsust lämmastikainevahetuses.

Valgu sünteesi teed pole kaasajal täielikult selgitatud. Varem arvati, et valgu süntees võib toimuda ainult valguse käes. Z a l e s s k i uurimised näitasid, et valkainete süntees toimub ka pimedas. See võib toimuda igas taime organis, kus leidub vajalik hulk süsivesikuid ja lahustuvaid N-ühendeid. Zalesski pööras esimesena tähelepanu ka valkude sünteesi sõltuvusele hingamisest. Süsivesikud ei esine siin mitte ainult kui ehitusmaterjal, vaid ka valgu sünteesiks vajaliku energia allikana.

L i p m a n n (1949) väljendas arvamust, et valgu sünteesis etendab tähtsat osa ADF $\rightleftharpoons$ ATF süsteem. Seda kinnitab asjaolu, et fosforainevahetuse blokeerimine pidurdab valgu sünteesi. Ka võivad stafilokoki rakud sünteesida valku märgitud aatomitega amiinohapetest ainult ATF ja heksoosfostaadi juuresolekul. Kuid teiselt poolt pole organismis leitud fosforileerunud amiinohappeid. Kunstlikult organismi viidud fosforileerunud amiinohapped aga ei võta osa valkude sünteesist. Seepärast pole veel selge, kuidas ATF-is esinev energia võtab osa valkude sünteesist.

Viimasel ajal teostatud uurimised näitavad ribonukleiinhappe (RNH) üsna olulist tähtsust valkude sünteesis. Sellele osutab kõigepealt tihe seos RNH ja valkude sünteesi vahel rakus. Kasvavates osades, s.o. seal, kus valkude süntees toimub eriti intensiivselt, on leitud ka kõige rohkem RNH-d. Vastupidi, täiskasvanud organismi osades on RNH sisaldus suhteliselt väike isegi sel juhul, kui need on bioloogiliselt aktiivsed. Ka märgitud aatomite kasutamisel on õnnestunud avastada korrelatiivset seost valkude sünteesi ja RNH sisalduse vahel taimedes.

Terve rida töid on näidanud, et DNH ja nähtavasti ka RNH on liigispetsiifilise ehitusega.

Kaasajal on teaduslikus kirjanduses laialt levinud arvamine, et RNH on nagu matriitsiks, millel toimub ühe või teise valgu süntees. Selle matriitsi iga punkt on spetsiifili-

ses suguluses kindla amiinohappega. Selle tulemusena amiinohapped nagu kristalliseeruvad nukleiinhappemolekulil valjult kindlas järjekorras, mis vastab matriitsi struktuurile. Seepärast ühe või teise taime liigi amiinohapped omandavad kindla koosseisu ja amiinohapete järjestuse polüpeptiidses ahelas.

Kuna polüpeptiidse ahela süntees nõuab teatavat energiakulu, siis arvatakse, et selle süntees toimub järgmises järjekorras. Üksikud amiinohappemolekulid aktiveeritakse fosforileerimisega ATF arvel või toimub fosforileerimine ja aktiveerimine RNH enda mõjul. Edasi toimub amiinohapete sidumine RNH teatud punktides. Kõikide vajalike amiinohapete olemasolul tekivad amiinohapete vahel peptiidsidemed ja formeerub "provalk". Selles protsessis peavad etendama tähtsat osa fermendid. "Provalgu" formeerumise järele toimub selle eraldumise protsess RNH-lt. See nõuab täiendavat energiat ja eriliste katalüsaatorite osavõttu.

Juba 1879.a. näitas D a n i l e v s k i, et proteolüütilised fermendid võivad teostada mitte ainult valkude lagundamist, vaid ka sünteesi laguproduktidest. Hilisemad B r e s l e r i katsed näitasid, et nihutades fermentatiivse reaktsiooni tasakaalu kõrgete rõhkude kasutamisega sünteesi suunas, võib teostada valgusarnaste ühendite sünteesi pepsiini, trüpsiini ja papaiini abil.

Suur faktiline materjal näitab, et RNH võtab valgu sünteesist otseselt osa. Vähem eksperimentaalselt põhjendatud, kuid laialt teaduslikus kirjanduses levinud on vaade, mille järgi RNH-molekulide spetsiifiline ehitus determineeritakse mingil viisil tuuma desoksüribonukleiinhappe (DNH) poolt, mis on võimeline tekkima ("paljunema") ainult juba olemasolevatest molekulidest. Kaasajal kasutatava piltliku terminoloogia kohaselt väljendades antakse DNH-sse koondunud "informatsioon" alguses RNH-molekulile, aga seejärel toimub selle "informatsiooni" järgi valgu süntees.

Valkude spetsiifiline ehitus on kindlalt tõestatud. Aga valgud, nagu teada, omavad tugevaid katalüütilisi omadusi.

Seepärast suund, mida mööda kulgeb ükskõik missugune aine muutumine ainevahetuse protsessis, sõltub protoplasma valkude spetsiifilisest fermentatiivsest tegevusest. Sel teel realiseerub taimede ainevahetuse spetsiifika, mille poolest organismid erinevad üksteisest.

16. VALKUDE DISSIMILATSIOON JA AMIIDIDE TÄHTSUS

Valkude lagunemist on kerge jälgida idanevates seemnetes. Siin muutub ligi 2/3 kõikidest valkudest lihtsamateks ühenditeks. Nii leidis P r j a n i š n i k o v katses idanevate vikiseemnetega, et 10 päeva järel osutus kõikidest seemnete tagavaravalkudest mittelõhustatuiks 54%, 20 päeva pärast 40%, 30 päeva pärast 33% ja 40.päeval, kui idandid hakkasid juba surema - 32%. Koos sellega tõuseb ka proteolüütiliste fermentide aktiivsus. Nagu näitasid B a c h i ja O p a r i n i katsed, oli proteaasi aktiivsus 3.päeval idanemise algusest arvates 6 korda suurem kui mitteidanevatel seemnetel ja 8.päeval - 45 korda suurem.

Idanemisel toimuva valkude lõhustumise füsioloogiline tähtsus seisab selles, et viia neid kergesti liikuvasse normi, sest neid on vaja paisata tagavaramahutitest (endosperm, idulehed) taime kasvavatesse osadesse. Peale selle võetakse lagunemisega maha valkude spetsiifilisus, nad viiakse ehituskivideks, millest ehitatakse üles uutmoodi valgud.

Proteolüütiliste fermentide tegevusel võivad amiinohapped moodustada taimedes niiöelda sekundaarsel teel. Uute valgumolekulide ehitusel ei leia osa amiinohappeid endale otsest kasutamist, sest iga valk iseloomustub temale omase amiinohapete kombinatsiooniga, mistõttu selle ehitusse ei lähe kõik amiinohapped. Need "ülearused" amiinohapped lagunevad edasi fermendi desaminaasi abil orgaanilisteks hapeteks ja NH_3-ks. Siinjuures on kõrgemates taimedes põhiliseks hapenduslik desamineerimine, mis on vastupidine ketohapete otsesele amineerimisele:

$$R.CHNH_2COOH + \tfrac{1}{2}O_2 \rightleftharpoons R.CO.COOH + NH_3.$$

Kui valkude lagunemine toimub anaeroobsetes tingimustes, näiteks mikroorganismidel, siis desamineerimisel tekib rasvhape ja NH_3:

$$R.CHNH_2COOH + 2H \longrightarrow R.CH_2COOH + NH_3.$$

Võib toimuda ka redoksdesamineerimine, kus tekib keto- ja rasvhape:

$$R_1.CHNH_2COOH + R_2.CHNH_2COOH + H_2O \longrightarrow$$

$$R_1.COCOOH + R_2.CH_2.COOH + 2NH_3.$$

On olemas ka hüdrolüütiline desamineerimine, kus tekib oksühape:

$$R.CHNH_2COOH + H_2O \longrightarrow R.CHOH.COOH + NH_3.$$

Kõrgemate taimede juures põhiliselt esinev hapenduslik desamineerimine toimub tegelikult kahes faasis. Alaniini puhul kulgeb reaktsioon järgmiselt:

1) $CH_3CHNH_2COOH \xrightarrow{-2H} CH_3C = NH.COOH$ (imiinohape);

2) $CH_3C = NH.COOH + H_2O \longrightarrow CH_3CO.COOH + NH_3.$

Seepärast leiame seemnete idanemisel laguproduktide hulgas alati ka NH_3. Kuid ta ei kogune kunagi suurtes hulkades, sest suuremates kogustes on ta taimekudedele mürgine. Seepärast muudavad taimed NH_3 kohe orgaanilisteks N-ühenditeks. Kui antud taimekoes on küllaldane süsivesikute tagavara, siis NH_3 astub otsese amineerimise reaktsiooni ketohapetega ja annab amiin happed, mis kasutatakse valgu sünteesiks. NH_3 võib moodustada ka sooli vabade orgaaniliste hapetega. Kuid suuremal enamikul taimedel toimub desamineerimisel tekkinud NH_3 kahjutuks tegemine tema sidumisega dikarboonamiinohapetele, mille tulemusena tekivad amiidid.

Juba B o u s s i n g a u l t pööras tähelepanu faktile, et asparagiin koguneb suurtes hulkades idanevates seemnetes. Ta väljendas arvamist, et asparagiin on analoogiline sellele amiidile, mis koguneb loomade veres - karbamiidile (NH_2CONH_2). S c h u l z e näitas, et asparagiini koguneb

seemnetes rohkem, kui oli asparagiinhapet varuvalkudes ja et asparagiini kogunemine toimub teiste amiinohapete arvel. Prjaniśnikovi järgi oli asparagiinhappe hulk viki seemnete valgus 3%, kuid 40. idanemise päeval pimedas kuulus sellele 40% kogu idude N-st. Prjaniśnikovil õnnestus jälgida asparagiini sünteesi mitte ainult idanevates seemnetes olemasolevatest amiinohapetest, vaid ka väljastpoolt antud NH_3-st (seemnete idandamisel ammooniumsooladel). Siit on näha, et asparagiin pole ainult valkude otsene laguprodukt.

Asparagiin tekib asparagiinhappest järgmiselt:

$$COOH.CH_2CHNH_2COOH + NH_3 \longrightarrow CONH_2CH_2CHNH_2COOH + H_2O.$$

Analoogiliselt tekib glutamiinhappest glutamiin:

$$COOH.CH_2CH_2CHNH_2COOH + NH_3 \longrightarrow CONH_2CH_2CHNH_2COOH + H_2O.$$

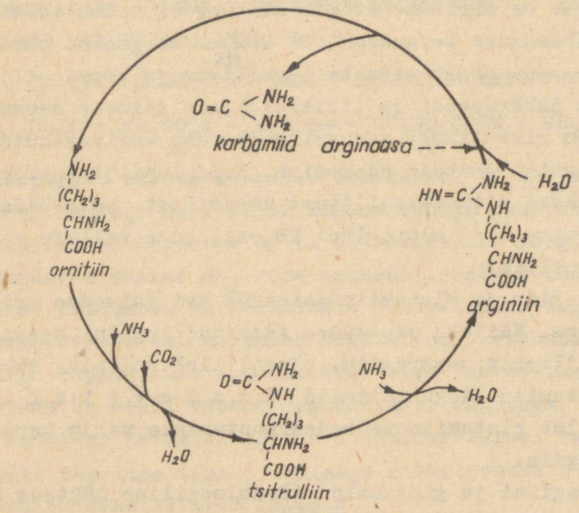
Huvitav on märkida, et see süntees ei toimu kõikides taimedes ühesuguse kergusega. Ta toimub kergemini süsivesikute ja rasvade poolt rikaste kõrreliste ja kõrvitsaliste seemnetes. Suhkrupeedi ja liblikõieliste taimede seemnetes, milledes on rikkalikult varuvalke ja vähe süsivesikuid, toimub asparagiini süntees raskemini. Kuid lupiini seemned, mis on väga vaesed mittevalgulistest ühenditest, pole üldse võimelised sünteesima asparagiini NH_3-st, kuna selleks ei jätku süsivesikahelaid.

Asparagiin ja glutamiin esinevad eri taimedes erinevates hulkades. Näiteks pimeduses idanenud lupiini seemnetes esineb põhiliselt asparagiin, päevalillel mõlemad, suhkrupeedil glutamiin. Nagu näitasid K r e t o v i t š i tööd N^{15}-ga, allub glutamiin taimedes muutustele palju kergemini kui asparagiin.

Asparagiini ja glutamiini füsioloogiline tähtsus seisneb selles, et 1) nende kaudu tehakse kahjutuks ja deponeeritakse NH_3, kuid 2) mitte vähemat tähtsust etendavad need amiidid dikarboonamiinohapete reservina ja 3) nende amiidide kaudu säilitatakse need ained edaspidise hapendumise eest, sest asparagiin- ja glutamiinhape alluvad kõige kergemini hapenduslikule desamineerimisele.

Asparagiini ja glutamiini on leitud ka loomaorganismides. Seega esineb sarnasus amiidide ainevahetuses loomade ja taimede vahel. See sarnasus saab veel silmanähtavamaks seetõttu, et on tõestatud loomaorganimis põhiliselt esineva karbamiidi olemasolu terves reas taimedes ja selgitatud selle oluline tähtsus seente, bakterite ja kõrgemate taimede ainevahetuses. Karbamiid etendab taimedes glutamiinile ja asparagiinile analoogilist osa. Eriti suured karbamiidi hulgad võivad koguneda seentes. Nii näiteks võib karbamiidi sisaldus šampinjonides ulatuda 13,2%-ni, aga seentes Lycopendron - 10,7%-ni kuivkaalust. Kõrgematest taimedest esineb karbamiidi põhiliselt nendes, mille juurtel on mükoriisat.

Taimedes tekib karbamiid kas sünteesil NH_3-st või Krebsi ornitiintsükli kaudu hüdrolüütiliselt (joon.95). Vastavalt



Joon.95.Krebsi ornitiintsükkel.

sellele tsüklile, ornitiin, ühendades NH_3 ja CO_2, annab tsitrulliini. Viimane, reageerides uue NH_3-molekuliga, moodustab arginiini. Arginiin laguneb fermendi arginaasi mõjul karbamiidiks ja ornitiiniks. Arginaasi tegevuse tulemusena moodus-

tunud ornitiin võib uuesti alluda kirjeldatud reaktsioonidele. Karbamiid võib tekkida ka nukleiinhapete dissimilatsioonil.

Kuid looma- ja taimeorganismi vahel esineb ka elulise erinevus. Loomaorganism seob karbamiidi näol temas valkude sügaval lagunemisel tekkiva mürgise NH_3, et seda pärast eraldada oma kehast kui tarbetut jääki. Taimeorganism, omades väga kõrge sünteetilise võime, seob NH_3 amiidide näol, mis jäävad tervikuna taime ja on orgaaniliste sünteeside lähtematerjaliks.

Kolmas peatükk

TAIMEDE KASVU JA ARENGU FÜSIOLOOGIA

1. TAIMEDE ARENGU JA KASVU MÕISTE

Kõrgemate taimede elutsükkel, nii nagu organismidel üldse, algab viljastatud munaraku pooldumisega ja lõpeb vanusepiirini jõudnud indiviidi surmaga. Selle elutsükli algust iseloomustab peamiselt vegetatiivsete organite kasvuprotsess, mille hiljem asendab paljunemisprotsess. Viimasele järgneb vananemine ja surm.

Taime arengubioloogia aineks on taime individuaalse arengu üldiste seaduspärasuste uurimine. Taime individuaalse arengu e. ontogeneesi all mõistetakse nende seaduspäraste muutuste kogumit, mis toimuvad organismis alates tsügoodist kuni organismi loomuliku surmani.

Kasvu all mõistetakse taime kaalu ja mahu suurenemist, mis on seotud samasuguste rakkude tekkimisega. Taimede kasv kujutab endast väga keerulist nähtust, mida ei saa piiritleda kui ainult lihtsat terviktaime või selle üksikute osade mahu ja kaalu suurenemist. Kasv on tihedalt seotud vormi kujundavate ja seesmiste diferentseerumise protsessidega, aga ka organismis vahetpidamatult toimuvate kvalitatiivsete vanuseliste muutustega. Seepärast taime kasv on alati seotud nendes toimuvate arenguetappide läbimisega, mida saadavad pöördumatud kvalitatiivsed muutused. Need muutused viivad omasarnaste reprodutseerimisele ja lõpuks indiviidi enda surmale.

Kasv ja areng võivad toimuda ühes ja samas organismis erineva intensiivsusega. Reaalselt on kasvu ja arengu vahel võimalikud järgmised suhted: 1) kiire kasv ja kiire areng, 2) kiire kasv ja aeglane areng, 3) aeglane kasv ja kiire

areng, 4) aeglane kasv ja aeglane areng. Selle põhjuseks on see, et arenguks ja kasvuks on vajalikud teatud määral erinevad tingimused. Kuigi kasvu ja arengu vahel on võimalikud eri suhted, ei saa neid teineteisest eraldada. Vastupidi, nad kujutavad ühe ja sama eluprotsessi erinevaid külgi.

Mitšuurinlik bioloogia omistab otsustava tähtsuse organismi omaduste väljakujunemisel keskkonnale, milles organism elab. Aastaaegade vahetus parasvöötme kliimas on pika evolutsiooniprotsessi jooksul jätnud sügavaid jälgi mitmeaastaste taimede, eriti puutaimede ellu. Vastavalt väliskeskkonna sesoonsetele muutustele vahelduvad intensiivse kasvu perioodid perioodidega, kus kasv on aeglane või puudub. Kevadel toimub lehtede ja teatud taime vanuse korral ka õiepungade puhkemine. Suve esimesel poolel toimub intensiivne kasv. Suve keskel lakkab kasv enamikel taimedel ja taimed hakkavad valmistuma ebasoodsate talvetingimuste üleelamiseks. Kasvu peatumine on seotud taime minekuga puhkeperioodi. Sel ajal toimub varuainete salvestumine, mis talvel muutuvad kaitseaineteks ja võimaldavad kevadel taime esialgse kasvu. Pärast viljade või seemnete valmimist langetavad taimed lehed. Lehtede langemisele eelneb väärtuslikumate toiteainete vool võrsetesse ja eraldumiskoe tekkimine lehe alusel. Mitmeaastased taimed, läbides talve jooksul puhkeperioodi ja tehes seejuures läbi mitmesuguseid sisemisi muutusi, hakkavad kasvama järgmise vegetatsiooniperioodi alguses. Iga selline aastatsükkel koosneb vegetatsiooni- ja puhkeperioodist, kusjuures need mõlemad jagunevad omakorda faasideks. Sellistest aastatsüklitest koosneb mitmeaastaste taimede kasv ja areng, tema elutsükkel. Üheaastaste taimede vegetatsiooniperioodile järgneb seemnete tekkimine. Tekkinud seemned lähevad ebasoodsate talvetingimuste üleelamiseks puhkeperioodi.

TAIMEDE KASV

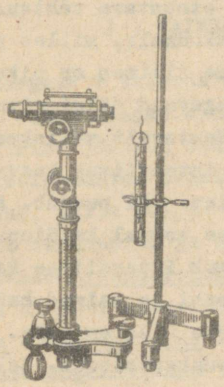
2. TAIMEDE KASVU MÄÄRAMISE MEETODID

Taimede kasvu kvantitatiivseks määramiseks kasutatakse mitmeid meetodeid. Need meetodid on erinevad mitmesuguste

taimeorganite jaoks ja sõltuvad ka soovitavast täpsusest.

Mõõtmisviisidest kõige lihtsam viis seisneb kasvava organi või terve taime pikkuse mõõtmises mõõtlindi või joonlaua abil. Seda tehakse kindlate ajavahemike järel.

Taimede juurdekasvu jälgimiseks lühemate ajavahemike jooksul kasutatakse horisontaalmikroskoopi (joon.96). See tsentreeritakse kasvava organi tipu, näiteks kõrreliste idandite koleoptiilitipu või juurtel juuretipu kohale ja okulaarmikromeetri abil mõõdetakse kasvutipu kasv. Teades mikroskoobi suurenduse määra, on võimalik välja arvutada juurdekasvu absoluutsetes mõõtmetes.

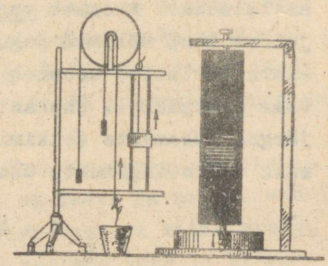


Joon.96. Horisontaalmikroskoop.

Varem kasutati kasvu uurimiseks sageli isekirjutavaid vahendeid nn. auksanograafe (joon.97). Nendel antakse plokkide ja rataste liikumisega kasvava organi pikkuse muutused üle aeglaselt pöörlevale tahmaga kaetud silindrile. Harilikud auksanograafid suurendavad 20 - 40 korda, mistõttu võib nendega jälgida kasvu muutusi mitte vähem kui poole tunni jooksul. Hiljem konstrueeriti auksanograafid, mis olid optilise kangiga. Need annavad suurenduse 1000 ja isegi 10.000 korda. Need võimaldavad jälgida kasvu isegi sekundite jooksul. Viimasel ajal enam ei kasutata auksanograafe, sest isegi kõige nõrgem niidi sidumine kasvava osa ümber takistab teatud pingutamise korral normaalset kasvu.

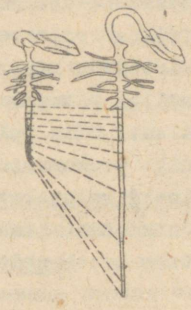
Viimastel aastatel on kasvu tundmaõppimisel hakatud ikka sagedamini kasutama fotograafilisi meetodeid. Selleks kinnitatakse fotoaparaat liikumatult statiivi külge ja teostatakse kasvavate osade fotografeerimist teatud ajavahemike järel. Kõik vajalikud mõõtmised tehakse juba fotodel. Neid fotosid saab kasutada ka kinematograafilisteks kasvunähtuste selgitamiseks ekraanil. Fotografeerimise abil on taimede kasvu hõlpus kindlaks teha ka välistingimustes. Selleks asetatakse taimede juurde ka väljajoonistatud mõõtühikutega mõõdupuu.

Väga tihti on tarvis jälgida mitte terve taime, vaid selle mõne osa kasvamist. Selleks ka-



Joon.97. Auksanograaf.

sutatakse juba S a c h s i poolt väljatöötatud kasvavatele organitele peene pintsliga tušimärkide tõmbamist. Nende märkide vahekaugused on täpselt ühesugused. Mõõtes hiljem teatavate vaheaegade järele nende joonte vahekauguse muutumist ühe või teise meetodi abil, võib sada täpse ettekujutuse sellest, kuidas on katseaja jooksul vastava taimeosa mõõtmed muutunud (joon.98). See võimaldab leida ka kasvutsooni ulatust, kuna kaugused joonte vahel muu tuvad ainult kasvutsoonis.



Joon.98. Sojaoa juurte kasvutsoon.

Selle meetodiga toimetatud uurimised näitasid, et mitmesuguste taimeorganite kasvamise iseloom on väga erinev. Nimelt kasvavad varred ja juured ladvast, kuna aga lehel toimub kasv aluse osas. Seejuures lehtedel on piiratud kasvamisvõime, s.o. nad saavutavad oma lõppmõõtmed kiiresti, kuna aga varte ja juurte kasvamine jätkub terve eluea vältel.

Lehepinna kasvu määramiseks on üsna sobiv kasutada valgustundlike paberite äratõmbeid.

Peale kirjeldatud otseste mõõtmiste saab kasvu üle hea eduga otsustada ka taime mahu määramise abil. Selleks võib taime asetada vette, kust ta oma ruumala ulatuses vett välja tõrjub. Praktikas kasutatakse eriti sageli ka taime tiheduse või kuivkaalu määramist, mis annab kvantitatiivse ülevaate taime massist.

3. TAIMEDE KASV, RAKKUDE KASVU KOLM FAASI JA SUUR KASVUPERIOOD

Üheks tähtsamaks taimede eluavalduseks on nende kasv, s.o. kaalu ja mahu pidev suurenemine. See mõõtmete suurenemine on tihedalt seotud uute rakkude, kudede ja organite tekkimisega taimedes. Taime kasv on seotud muutustega protoplasmas endas, mis viib ühelt poolt selle massi suurenemisele, aga teiselt poolt mitmesugustele diferentseerumisprotsessidele samas protoplasmas. Kasv on taime või tema organite mõõtmete ja mahu pöördumatu suurenemine. Seemnete paisumine vees, mis pärast kuivatamist võtavad endise kuju, ei kuulu kasvunähtuste hulka.

Taimedes toimuvatest kasvuprotsessidest räägib rida tunnuseid, millede hulka kuuluvad: protoplasma struktuuri ele-

mentide tekkimine ja suurenemine, protoplasma massi suurenemine, rakkude arvu ja mõõtmete suurenemine, taime ja selle üksikute organite mõõtmete ning arvu suurenemine ning taime kuivkaalu suurenemine.

Tavaliselt on kasvamine seotud taime üldise massi suurenemisega. Kuid esinevad ka juhud, kus kasv on seotud aine hulga vähenemisega. Niisugune on näiteks seemnete idanemine. Siin võib märgata alguses, kui lehtede pinnad pole veel arenenud, küllaltki tunduvat orgaanilise aine kadu hingamisel. Kuivaine kadu seemnete pikaaegsel idanemisel pimedas võib ulatuda üle 50% seemnete esialgsest kaalust. Siin pole idandite kasv seotud orgaanilise aine üldhulga suurenemisega, vaid selle ümberasetumisega. Osa varuaineid kasutatakse protoplasma ja teiste embrüonaalsete kudede moodustamiseks. Ülejäänud osa aga kulub füsioloogilisteks protsessideks vajaliku energia saamiseks.

Peale paisumist hakkavad kasvama seemnete embrüonaalsed osad. Seemnetes esinevate fermentide mõjul lagunevad varuained lihtsamateks ühenditeks, mis kasutatakse uute rakkude moodustamiseks kasvavates osades. Endospermi omavate varumahutite tühjenemisele järgneb harilikult nende kortsumine ja kuivamine. Paljude taimede seemnetel kujutavad varumahutid - idulehed - endast aga esimesi muundunud lehti. Juhul, kui idulehed tõusevad maapinnale, muutuvad nad roheliseteks ja hakkavad funktsioneerima pärislehtedena.

Nagu nägime, toimub noorte idandite kasv alguses varuainete arvel. Ka mitmeaastaste taimede kevadine lehtede puhkemisega seotud kasv toimub esialgu varude arvel. Hiljem toimub kasv aga lehtedes väljatöötatavate plastiliste, aga samuti juurte poolt omastatavate mineraalainete arvel. Algul suurenevad seemne embrüonaalses osas valmis kujul olevad lehtede ja juurte ning neid ühendava varrekese alged. Hiljem vastavalt noore taime arenemisele, tekivad sellel pidevalt uued lehed, juured, võrsed jne.

Kõrgematel taimedel kestab kasv peaaegu kogu taime elu jooksul, kuid see on lokaliseeritud üksikutesse kudedesse.

Neid kudesid nimetatakse embrüonaalseteks e. meristemaatilisteks kudedeks. Vartel ja juurtel esineb see kude tipmise meristeemina nende organite morfoloogilises ladvas. Seetõttu varred ja juured kasvavad tipust. Sellist kasvu nimetatakse tipmiseks e. apikaalseks kasvuks. Tipmise meristeemi tegevusega on seotud maapealsete ja maa-aluste organite kasv pikkusse, aga samuti külgjuurte ja külgvõsude, õite ning lehtede tekkimine.

Oluliseks erinevuseks juurte ja varte kasvukuhiku vahel on see, et juurte kasvutsoon on õige kitsas (mitte üle 1 cm) ja asetseb kohe juuretipu ligidal. Varrel on aga kasvutsoon palju laiem ning ulatub harilikult kuni 20 cm-ni ja rohkemgi. See juurte iseärasus on suure kohastusliku tähtsusega, kuna selline ehitus võimaldab juurel kergemini ületada mullaosakeste takistust.

Varte ja juurte paksenemine tagatakse külgmise meristeemi-kambiumi - tegevusega. Kambiaalsete rakkude jagunemise tulemusena moodustuvad ksüleemi- ja floeemielemendid. Siinjuures moodustub ksüleemielemente floeemielementidest rohkem.

Lõpuks on olemas ka sisemeristeemid, mis asetsevad varre või lehe teatud kohtades. Nende meristeemide olemasoluga on näiteks seotud kõrreliste ja Tradescantia sõlmevahede kasv. Sellist kasvu, kus kasvavad rakud asetsevad oma arengu lõpetanud kudede vahel, nimetatakse interkalaarseks kasvuks. Selle kasvuga on ka seotud lamandunud kõrreliste võime ajada end uuesti püsti ka võrdlemisi hilistel arengujärkudel.

Basaalse kasvu puhul meristemaatilised koed asuvad organi alusel, millest kõrgemal on kasvu lõpetanud rakud. Viimane esineb näiteks kõrreliste ja teiste üheiduleheliste lehtede kasvamisel.

Seega erinevad taimed oma kasvamise iseloomu poolest väga oluliselt loomadest, eriti siis, kui pidada silmas kõrgemaid õistaimi ja kõrgemaid selgroogseid loomi. Ilmale sündinud looma pojal on juba kõik täiskasvanud looma organid

ja [illegible]ema kasvamine seisneb peamiselt kõikide osade puhtproportsionaalses suurenemises. Kui loomad on saanud täiskasvanuks, lakkab nende kasv. Taimedel aga kestab kasvamine kogu nende eluaja: tekivad ikka uued ja uued elundid või vähemalt vanad organid kasvavad ühest otsast (morfoloogilisest ladvast) edasi. Selle tulemusena võib leida nii saja-aastases kui ka tuhandeaastases puutaimes noori osi, millede vanus ulatub mõnele kuule või päevale. Vana loomaorganismi kõik osad osutuvad aga peaaegu võrdsel määral vananenuks.

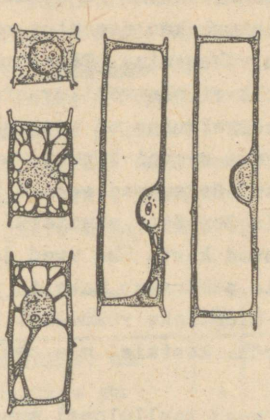
Üksikute organite ja kogu taime kasvamine koosneb lõppude-lõpuks üksikute rakkude paljunemisest ja kasvamisest. Seepärast kasvu seaduspärasuste tundmaõppimisel on vaja kõigepealt tunda rakkudes neid muutusi, mis toimuvad kasvukuhiku ja üldse embrüonaalsete kudede kasvamisel. Meristemaatilise koe rakud läbivad oma kasvus kolm järku või faasi: embrüonaalse, venituvuse ja diferentseerumise faasi.

Embrüonaalses faasis suureneb plasma hulk üksikutes rakkudes pidevalt. Suurenevad ka rakkude mõõtmed. Edasi toimub emaraku pooldumine, mis kaasneb tuuma karüokineetilise jagunemisega ja uuesti tekkinud rakud eraldatakse üksteisest uue vaheseinaga. Sellele järgneb uus elava aine moodustumine ja kogunemine, uus rakkude pooldumine jne. Selles faasis on järelikult põhiprotsessiks rakkude arvu suurenemine ja üldise elusaine massi kuhjumine.

Embrüonaalse faasi rakud on võrdlemisi väikesed, õhukeste rakuseintega ja on täidetud protoplasmaga, aga samuti varuainetega (tärklis, valgud). Neil ei ole vakuooli ja raku keskel asetseb suur tuum (joon.99). Embrüonaalsete rakkude suurus on enamvähem püsiv, sest tütarrakkude suurenemisel emarakkude mõõtmeteni hakkavad nad omakorda jagunema.

Embrüonaalse kasvu faasi iseloomulikuks jooneks on raku saabuvate toiteainete energiline muutumine protoplasma konstitutsioonilisteks aineteks. Seejuures toimub väga sügav ja intensiivne toiteainete muundumine, mis kaasneb kõrge hingamisintensiivsusega. Nagu hingamise käsitlemisel mär-

kisime, eraldavad just embrüonaalsed koed väga intensiivselt CO_2-te. Siinjuures kaasneb embrüonaalsetes kudedes aeroobsele hingamisele üsna tugev anaeroobne hingamine. Sellega tagatakse rakkude nõuded nii biosünteesiks vajalike vaheproduktide kui ka keemilise energia järgi.



Joon.99.Juure rakkude kasvufaasid.

Vaatamata embrüonaalses faasis toimuvale rakkude intensiivsele pooldumisele, jääb nende üldarv enamvähem samaks. See toimub seetõttu, et kasvukoonuse alumises osas lähevad embrüonaalsed rakud üle oma kasvu teise faasi, mida nimetatakse venituvusfaasiks. Seda faasi iseloomustab raku mõõtmete suurenemine, tema kesta väljavenituvuse teel. Sel ajal toimub rakukesta pinna suurenemine ja paksenemine. Vanade tselluloosi osakeste vahele liituvad üha uued tselluloosimolekulid. Teiseks seda faasi iseloomustavaks jooneks on rakumahla kogunemine ja vakuoolide tekkimine. Tekkivad vakuoolid suurenevad kiiresti ja neid eraldavad plasma niidikesed katkevad. Lõppudelõpuks jääb protoplasmast järele ainult õhuke kotike (joon.99). See katab rakukesta sisepinda, kuna terve keskmine raku osa osutub üheks suureks vakuooliks. Nagu näeme, erineb kasvu iseloom venituvusfaasis embrüonaalse faasi omast. Siin kasvab mitte ainult protoplasma, vaid suureneb tunduvalt ka rakumahla maht, aga samuti rakukesta mõõtmed. Venitusfaasis toimub nende ainete tekkimine, millest koosneb rakukest, s.o. esmajärjekorras tselluloosi tekkimine.

Rakumahu suurenemine toimub põhiliselt väljastpoolt saabuva vee arvel. Nagu rakufüsioloogia käsitlemisel selgus, kujutab rakumahl endast suhkrute, orgaaniliste hapete ja teiste ainete kontsentreeritud lahust. See aga loob turgori ja imemisjõu. Viimane põhjustabki uute veehulkade saabumist

rakku.

Imemisjõud võrdub osmootne rõhk miinus rakukesta vasturõhk (S = P - T). Täieliku küllastumise seisundis P = T ja raku maht ei suurene. Kui aga raku suurenemine on võimalik kasvamisel, siis tähendab see, et toimub kas osmootse rõhu suurenemine või rakukesta vasturõhu vähenemine. Täpseimad määramised näitasid, et osmootne rõhk ei ole venituvusfaasis kõrgem kui varem või hiljem. Noortes rakkudes on aga raku kestade venivus suur. Sel ajal kasvava organi tipust voolav auksiin mõjub raku kestale, mistõttu nõrgenevad seosed tselluloosi niidikeste mitsellide vahel. Seetõttu venitabki turgorrõhk nad välja. Seejuures sisenevad kesta üha uued ja uued tselluloosi massid. Peale selle põhjustab auksiin vee aktiivse imendumise rakku ja selle ülemineku vakuooli. Selle tulemusena suureneb rakusisaldise rõhk kestale, mis omakorda soodustab venimist.

Samal ajal ladestuvad kestale uued tselluloosi massid. Tselluloosi ladestumise tulemusena muutub rakukest ikka paksemaks ja tihedamaks, mistõttu selle venivus väheneb ja lõpuks rakk enam ei suurene. Siinjuures üksikutes raku osades võib see protsess saabuda varem, teistes hiljem. Kus see protsess hilineb, seal venib rakk rohkem välja. Nii näiteks tekivad juurekarvakesed, lehe sammasparenhüüm jne. Venituvusfaasile järgneb kolmas ning viimane - diferentseerumisfaas. Senini rakkude kasv ei olnud individuaalse iseloomuga. Ehituse spetsiifilised iseärasused ja teised erinevate kudede ja organite rakkudele iseloomulikud omadused saavad rakud diferentseerumisfaasis. Erinev rakkude ehitus kujuneb selle tõttu, et nad taime kehas täidavad erinevaid funktsioone. Raku kuju ja muud omadused vastavad selle talitlusele, mida rakk taime kehas täidab.

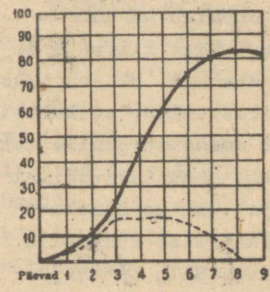
Diferentseerumisfaasis rakukesta pinnaline venimine asendub selle paksenemisega, uued tselluloosi osad ei ladestu vanade osade vahele, vaid seesmiselt ladestuvad uued tselluloosi kihid. Koos tselluloosiga ladestuvad veel pektiin, hemitselluloos jt. süsivesikud. Tihti lisanduvad neile veel

ligniin, kutiin ja suberiin. Diferentseerumisfaasis moodustuvad ühesuguse ehituse ja funktsioeniga rakkude kogumikud - koed. Eristuvad juhtkoed, mehaanilised elemendid jne.

Tuginedes nii taime üksikosade kui ka tervete organite juurdekasvu mõõtmisele, püstitas S a c h s suure kasvuperioodi seaduse. Selle seaduse kohaselt kasvab iga organ või iga kasvava organi teatud osa algul märgitud kriipsude vahel aeglaselt pikemaks. Edasi kiireneb kasv tunduvalt, saavutab kasvukiiruse maksimumi ja pärast seda aeglustub järk-järgult. Seda seadust illustreerib järgmine tabel, kus on toodud põldoa juure 1 mm pikkusega osa pikkuse muutused 8 päeva jooksul:

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

Kui kujutada nende mõõtmiste tulemusi graafiliselt, siis saame järgmise iseloomuga kõverad (joon.100). Juurdekasvu kõver on peaaegu sümmeetrilise kujuga, üsna laiali venitatud maksimumiga. Üldpikkuse kõver on lameda S kujuline. See tõuseb algul aeglaselt, siis ikka kiiremini ning muutub lõpuks rõhtsuunaliseks.



Joon.100. Oataime juurte kasvamise kõverjoon.

Taime või selle organi suur kasvuperiood on seletatav rakkude kolme kasvufaasiga. Alguses toimub kasv aeglaselt, kuna rakkude paljunemisel embrüonaalse kasvu faasis ei toimu muutusi nende mõõtmetes. Hiljem toimub kasvukõvera kiire tõus, mis vastab rakkude venitusfaasile ja lõpuks lakkab. Viimane on seotud kolmanda faasiga, mis ei põhjusta rakkude ja organite mõõtmete suurenemist.

Üheaastase taime kuivaine hulga juurdekasvu jälgimisel

Nädalad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Kuivkaal (g-des)	0,30	0,15	0,6	4,7	16	49	124	195	300	385	500	570	680	800	900
Absoluutne juurdekasv (g-des)	-	-0,85	0,5	4,1	11	33	75	71	105	85	115	70	110	120	100
Suhteline juurdekasv (%-des)	-	-50	300	620	240	210	150	58	52	30	30	14	19	19	11

idanemisest kuni valmimiseni on leitud järgmine seaduspärasus. Ontogoneesi algul tõuseb väga väike igapäevane juurdekasv kiiresti ja saavutab maksimumi enne õitsemist. Pärast õitsemist väheneb kuivaine juurdekasv ja katkeb lõpuks. Viljade valmimise lõpu ajal kuivaine hulk isegi väheneb, sest lehed kuivavad ja fotosünteesiprotsess katkeb. Varred ja viljad aga kulutavad veel kuivainet hingamiseks. Näitena toome tabeli, mis on saadud iganädalase maisitaimede kasvu määramisel põllul.

Nagu näeme, toimub kahe esimese idanemisnädala jooksul kuivaine vähenemine. Hiljem suureneb taime kuivkaal pidevalt 15 nädala jooksul. Kuivkaalu absoluutne juurdekasv tõuseb algul väga kiiresti ja seda kuni 7-9 nädalani. Hiljem jääb juurdekasv, milles esineb kõikumisi seoses isas- ja emasõieorganite tekkega ühesuguseks. Need tekivad maisil erineval ajal. Kõige näitlikumad on andmed suhtelise kuivkaalu juurdekasvu kohta. Siin on väljendatud nädala kuivkaalu juurdekasv %-des kogu taime kaalu kohta. Näeme, et suhtelise juurdekasvu maksimum saabub kiiremini ja varem kui absoluutse juurdekasvu maksimum. Suhteline juurdekasv saavutab maksimumi juba neljandal nädalal pärast külvi ja hiljem hakkab kiiresti lan-

gema. Kuna just suhteline juurdekasv iseloomustab kõige paremini taime kasvuprotsesside energiat, siis nende andmete põhjal võib järeldada, et kõige energilisemalt toimub kasv noores taimes. See on osalt seletatav sellega, et arengu varastel staadiumidel kasutatakse kõik fotosünteesiprotsessis loodavad ained assimilatsioonipinna suurendamiseks. See assimilatsioonipinna suurenemine põhjustab omakorda taime üldise fotosünteesi tõusu. Seetõttu kuivaine üldine kogunemine toimub geomeetrilises progressioonis. Kuid juba 5. nädalal saabub murrang. Kuigi kuivaine absoluutne juurdekasv jätkab tõusu, hakkab suhteline juurdekasv kiiresti langema. Üheks põhjuseks on nende organite moodustumine, mis ei võta või peaaegu ei võta osa fotosünteesist, kuid samal ajal kasutavad oma kasvuks ja hingamiseks tunduvaid assimilaatide hulki.

Analoogilisi andmeid on saadud ka nisutaimede kasvu käigu määramisel.

4. VITAMIINITÜÜPI AINETE TÄHTSUS EMBRÜONAALSELE KASVULE

Taimekudede kasv toimub toitainete arvel, mis saabuvad kasvavatesse osadesse rohelistest lehtedest, aga teatud perioodidel ka varumahutitest. Põhilisteks toitaineteks on süsivesikud, valgud ja rasvad, milledele lisanduvad mõned mineraalained nagu fosfor- ja väävelhappesoolad jt. Need samad toitained on vajalikud ka loomadele. See kokkusattuvus pole juhuslik, vaid osutab taime- ja loomariigi evolutsioonilise tekke ühtsusele, mis tõestati D a r w i n i poolt. Siinjuures roheliste taimede tähtsamaks erinevuseks loomaorganismidest on nende võime sünteesida, tänu kloroplastide olemasolule, endale kõiki vajalikke toitaineid CO_2, H_2O-st ja anorgaanilistest sooladest.

Loomade kasvu uurimise alal tõestati juba ammu, et ainult põhilistest toitainetest, süsivesikutest, valkudest ja rasvadest pole küllaldane normaalseks kasvuks. Tarvis on veel erakordselt kõrge füsioloogilise aktiivsusega aineid - vitamiine. Kuigi neid aineid on vaja väga väikestes hulkades, on nad asendamatult vajalikud. Juba ühe vitamiini puudumine põh-

justab looma kasvu pidurduse või täieliku katkemise.

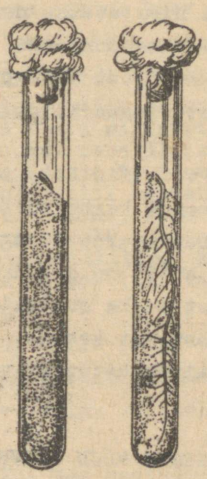
Vitamiinide tähtsust taimedele on raskem kindlaks teha, sest rohelised taimed sünteesivad ka kõik endale vajalikud vitamiinid ise. Seepärast kõrgemate taimede toitekeskkonda pole harilikult vajalik lisada vitamiine. Hiljutised R a t n e r i uurimised näitasid, et steriilsetes tingimustes suurendab tiamiini, püridoksiini ja pantoteenhappe lisamine maisi toitekeskkonda selle ainevahetuse intensiivsust. Seega ka kõrgematel taimidel on vahest kasvuks vajalikke vitamiine vähe. Looduslikes tingimustes kasutavad taimed nähtavasti ka mulla mikrofloora poolt produtseeritud vitamiine. Teisiti on aga lugu alamate taimedega, milledest paljud on kohanenud valmis orgaaniliste ühendite kasutamisele. Koos sellega on nad kaotanud võime mõningate kasvuks vajalike ainete sünteesiks. Seepärast vajavad nad neid väliskeskkonnast valmis kujul. Nii näiteks pandi juba ammu tähele, et paljud kultuurpärmide tüved ei ole võimelised kasvama puhastel mineraalainete ja suhkru toitelahustel. Sama on olukord ka mõnede hallitusseentega. Pärmide toitekeskkonda on vajalik veel lisada linnaseekstrakti. Kasvufaktorit, mis sisaldub linnastes, nimetati W i l d i e r s i (1901) poolt B grupi hormooniks e. bioseks. Sel ajal ei teatud veel selle keemilist loomust ja vaadeldi ainult selle mõju kasvule. Biose keemiline loomus selgitati peamiselt K ö g l i töödega 35 aastat hiljem. Selgus, et see kujutab endast ühendite kompleksi, mis koosneb meseinosiidist $C_6H_6(OH)_6$, B_1-vitamiinist (aneuriin e. tiamiin), pantoteenhappest ja kõige aktiivsemast ainest biotiinist ($C_{10}H_{18}O_3N_2S$). Biotiin on erakordselt kõrge füsioloogilise aktiivsusega. Tema mõju võib avastada lahjenduses 1 : 400 miljardile. Kõige silmapaistvamaks biose mõjuks pärmidele ja teistele mikroorganismidele on rakkude paljunemise kiirendamine.

Biose tüüpi ained esinevad mitte ainult mikroorganismides, vaid ka kõrgemate taimede kudedes. Eriti palju on neid seemnetes.

Seemnete valmimise ajal kogunevad vitamiinid idu või

endospermi rakkudesse. Seepärast ongi neid palju linnastes. See tagab rakkude normaalse jagunemise ja kasvu idanemisel. Ja tõesti, kasvatades idulehtedest eraldatud herne idusid steriilsetes tingimustes, tuleb toitekeskkonda lisada biose tüüpi vitamiine. Siinjuures bietiin mõjub paremini varre kasvule, vitamiin B_1 juurte kasvule. Eraldamata idulehtedega herne ee kasvule biose lisamine ei mõju, kuna idulehtedes on neid aineid küllaldaselt. Keskmiselt on hernes 0,5 γ aneuriini ja 0,1 γ biotiini. Nende ainete hulk on nii suur, et selle edasine suurendamine ei ole vajalik.

Rohelistel taimedel on vitamiinide sünteesi kohaks lehed. Siit liiguvad vitamiinid kasvavatesse osadesse. Et paljud taime üksikud organid pole võimelised iseseisvalt vitamiine sünteesima, võimaldab see nende isoleerimisel lehtedest kindlaks teha vitamiinide vajaduse ka taimekudedele. Selline isoleeritud taimekudede kunstlikes toitekeskkondades kultiveerimise meetod töötati välja White poolt (joon. 101). Põhiliseks tingimuseks on siin steriilsete tingimuste säilitamine kogu katse ajal. Vastasel juhul hakkavad toitekeskkonnas arenema mikroorganismid.



Joon.101. Steriilse tomati juure kultuur toiteagaril.

Taime organitest on suurema heteretroofsusega juured. Need saavad kasvuks vajalikud ained, sealjuures ka vitamiinid, maapealsetest osadest. Seepärast juurte isoleeritud kudede kultuurid on võimaldanud selgitada palju väärtuslikku kõrgemate taimede kasvuks vajalike ainete kohta.

Katsed isoleeritud juurte kultiveerimisega steriilsetes tingimustes näitasid, et peale mineraalainete ja suhkrute on toitekeskkonda vaja lisada linnaseekstrakti. Edasised uurimised näita-

sid, et juurte jaoks on tähtsamaks biose komponendiks vitamiin B_1. Kontsentratsioon 0,02 mg/l avaldas märgatavat kasvu soodustavat mõju. Seega õnnestus näidata, et B_1 on aineks, mis on vajalik nii taimedele kui ka loomadele.

Mõnede taimede juured vajavad peale tiamiini ka püridoksiini (vitamiin B_6) lisamist toitekeskkonda. Real juhtudel on kunstlikes kultuurides vajalik veel nikotiinhappe (PP) lisamine. Ka on juurtele vajalik lisada mõningaid amiinohappeid. Viimane näitab, et mõnede amiinohapete sünteesi nitraatidest toimub juurtes raskesti. Ja kui taime kasvatamisel kunstlikes kultuurides neid vitamiine ei ole vajalik toitekeskkonda lisada, siis ainult seepärast, et need ained sünteesitakse lehtedes.

Katsed juurte isoleeritud kultuuridega näitasid, et kõrgemate taimede embrüonaalse kasvu vajalikuks tingimuseks on mõnede vitamiinide ja nendele lähedaste ainete olemasolu. Need ained on vajalikud uute protoplasma masside moodustamiseks. Kuna aga embrüonaalne kasv on seotud pidevalt toimuva rakkude jagunemisega, siis sageli nimetatakse neid aineid ka raku jagunemise spetsiaalseteks hormoonideks. See on vaevalt õige, sest need ained võtavad osa just uute protoplasma masside sünteesist ja alles protoplasma hulga suurenemine viib hiljem raku jagunemisele.

Nagu teada, moodustub tiamiini (vitamiin B_1) fosforileerimisel kokarboksülaas, mis on fermendi karboksülaasi prosteetiliseks grupiks. Viimane on tsentraalse kohaga aminohapete ainevahetuses. Nikotiinhappe amiid on dehüdraaside koostisosaks. Mõned käsitletud ainetest on ka nukleiinhapete molekuli komponentideks. Siit on näha, et kasvuks vajalikud vitamiinid võtavad osa rakkude ainevahetuseks vajalike fermentide moodustamisest.

5. AUKSIINI GRUPI AINED JA NENDE MÕJU KASVULE

Peale biose grupi ainete on taimede kasvuks veel vajalikud suure aktiivsusega ained, mida nimetatakse kasvuaineteks. See nimetus rõhutab nende erakordset suurt tähtsust

kasvuprotsessides. Neid nimetatakse veel fütohormoonideks, analoogia põhjal loomorganismides moodustuvate hormoonidega, mis etendavad tähtsat osa humoraalses regulatsioonis.

Moodustudes taimedes kaduvalt väikestes hulkades, liiguvad kasvuained kergesti taimes ja on tähtsateks regulaatoriteks taime üksikute organite, füsioloogiliste funktsioonide ja ainevahetusprotsesside lülide vahel. Ühiseks omaduseks vitamiinidega on kasvuainetel see, et nende puudus pidurdab järsult kasvu. Hormoonidega sarnanevad nad oma suure mõju poolest kasvu ja vormi kujundavatele protsessidele ning ka selle poolest, et nad reguleerivad vastastikuseid suhteid üksikute taimeorganite vahel. Põhiliseks erinevuseks vitamiinide ja hormoonide vahel loetakse seda, et vitamiinid on vajalikud kogu organismi ainevahetuses, kuna hormoonide mõju on rohkem lokaalne.

Kasvuainete olemasolu võimalusele taimedes osutus juba D a r w i n. Hiljem selgus, et kasvutsooni rakkude kasvamine on tihedalt seotud kõrgemal asetseva vöötme rakkude tegevusega. Kui lõigata maha kasvava varre tipp, siis allpool asetseva vöötme kasv jääb kohe aeglasemaks või lakkab. Eriti selgesti võib niisugust kasvu aeglustamist tähele panna õienuppude või kõrreliste koleoptiilide eraldamisel.

Koleoptiil on kõrreliste idandite esimene, täiesti värvuseta tühja silindri kujuline leht, mis oma tipul muutub koonuseks. Tema ülesandeks on seemne idanemisel mullast läbi tungida ja tuua oma õõnsuses esimene leht maapinnale. Algul koleoptiil kasvab oma õõnsuses peituvast roheliseist lehest kiiremini, kuid hiljem jõuab roheline leht temale kasvamises järele ja lõpuks isegi ette. Selle tulemusena surub ta koleoptiilitipu koonuse lõhki, tuleb sealt välja, kusjuures koleoptiili kasvamine täiesti lakkab.

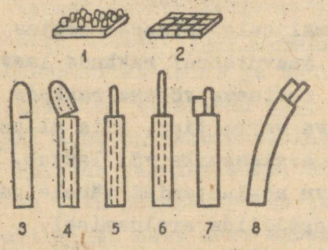
B o y s e n - J e n s e n (1910) tegi tähtsa tähelepaneku, mille järgi "dekapteeritud" koleoptiili aeglustunud kasvamist võib uuesti kiirendada, kui tema lõikepinnale asetada veetilga või želatiini abil tagasi mahalõigatud tipuosa.

Kui aga asetada mahalõigatud tipu alla õhuke vilgukivi killuke või stanniioolpaber, siis koleoptiili kasvamine ei kiirene. Ta tegi sellest järelduse, et koleoptiili tipu eri-

tab mingisugust ainet, mis kiirendab selle alumise osa kasvamist. See aine võib difundeerida läbi vee- või želatiinikihi.

Alles W e n t i l (1928) õnnestus seda ainet koleoptiilitipust eraldada. Ta asetas kaera või maisi mahalõigatud koleoptiilitipud (nende taimede koleoptiilid on kõige suurema aktiivsusega) õhukesele sültjale agar-agari plaadile ja jättis sinna üheks tunniks seisma. Nendes tingimustes läksid kasvuained koleoptiilist agar-agarisse. Seejärel ta lõikas agar-agari plaadikese väikesteks kuubikuteks. Selline kuubikuke, asetatuna dekapteeritud koleoptiili lõikepinnale, taastas endise kasvu.

Eriti selgesti võib kasvu soodustavat mõju märgata aga sel juhul, kui agar-agari tükike asetada ühele küljele (joon. 102). Sel juhul see koleoptiili külg saab rohkem kasvuaineid ja hakkab kiiremini kasvama. Selle tulemusena koleoptiil paindub vastassuunas kõveraks. Niisugust kõverdumist on kergem tähele panna kui sirgjoonelist liikumist. Fütohormooni hulka, mis suutis kõverdada koleoptiili 10° võrra, nimetati kaeraühikuks.



Joon. 102. Auksiini saamise ja selle hulga mõõtmise meetod. 1 — agar-agari-plaat 12 koleoptiilitipuga; 2 — tipud on kõrvaldatud ja agar-agar on lõigatud 12 kuubikuks; 3 — koleoptiil kõrvalt-sisselõikega, 4 ja 5 — kõrvaldatud tippudega; 6 — esimene leht on osaliselt välja tõmmatud; 7 — üks agar-agari-kuubik on ühele küljele asetatud; 8 — selle järeldusel tekib kõverdumine.

H o l o d n õ i näitas, et see aine pole liigispetsiifiline. Ühelt taimeliigilt võetud tipp kiirendab teise liigi dekapteeritud koleoptiili kasvu. Seda ainet eritavad ka juuretipud.

Holodnõi katsed näitasid, et äralõigatud juuretipp kiirendab dekapteeritud koleoptiili kasvamist. Äralõigatud varre tipp peatab aga dekapteeritud juure kasvu. Seda ainet võib leida mitte üksi taime elundite tippudes, vaid ka teistes taime osades. Palju on seda tolmukates. Kuid eriti suure tähtsusega on selle aine avastamine loomade ja inimese uriinis (2 mg/l), kuhu ta satub nähtavasti toiduka kasutatavatest.

taimsetest produktidest. See võimaldas Köglil saada seda sealt täpseks keemiliseks analüüsiks vajalikul hulgal. Rea väga keeruliste operatsioonide tulemusena sai ta 250 mg täiesti puhast ainet, mida ta nimetas a-auksiiniks, ning määras kindlaks selle keemilise koosseisu. Selgus, et see on ühealuseline hape, empiirilise valemiga $C_{18}H_{32}O_5$.

Varsti selle järele eraldasid Kögl ja tema kaastöölised linnastest ja maisi õlist teise aine samasuguse füsioloogilise toimega ja lähedase keemilise koostisega. Nad nimetasid selle b-auksiiniks ($C_{18}H_{30}O_4$).

Nende ainete aktiivsus on ühesugune ja erakordselt kõrge. Kögli arvutuste järgi vastab 1 mg auksiini 50 milj. kaeraühikule. See vastab ca 7 miljoni maisi idandi koleoptiilitipu auksiini hulgale.

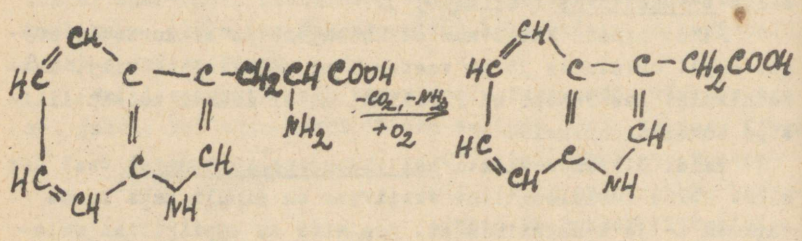
Veidi hiljem eraldati hallitusseene kultuurist veel üks aine. Selle füsioloogiline aktiivsus on ainult kaks korda väiksem a- ja b-auksiinidest. See aine on empiirilise valemiga $C_{10}H_9O_2N$, ja nimetati heteroauksiiniks ehk β-indolüüläädikhappeks.

Oma mõju poolest ei erine heteroauksiin auksiinidest. Tänu lihtsamale ehitusele võib seda kergesti saada sünteetiliselt. Seepärast kasutatakse kaasajal füsioloogilistes uurimustes peaaegu eranditult heteroauksiini. Peale selle on sünteetiline heteroauksiin leidnud väga laialdase kasutamise aianduspraktikas kui vahend, mis kiirendab pistikute juurdumist, kaitseb viljade enneaegset langemist jne.

Väga kaua aega peeti auksiini tekkimiskohaks varre- või koleoptiilitippu, kust ta tõesti liigub taime mööda alla. Kuid hiljem selgitati, et auksiin moodustub lehtedes, kuhu on üldse koondunud suurem osa taimedes toimuvatest sünteetilistest protsessidest. Kuid siin ta moodustub inaktiivse proauksiinina. See lehtedes süntees itud proauksiin liigub sealt kasvavatesse osadesse, kus ta aktiveerub fermentide mõjul. Koleoptiililitippudesse satub auksiin seemnetest, kuhu ta oli valmimisel varuks ladestunud. Harilikult on seemnetes selline hulk auksiini, et selle lisandamine väljast-

poolt ei põhjusta kasvu suurenemist. Koleoptiili äralõikamisel selle kasv lakkab auksiini voolu katkemise tõttu kasvavatesse osadesse. Kuna teatava aja pärast "füsioloogiline tipp" regenereerub ja auksiini vool taastub.

Heteroauksiin, mis uuemate andmete järgi on taimedes levinud eelmistest rohkem, tekib amiinohappest trüptofaanist desamineerimise ja dekarboksüleerimise tulemusena:



trüptofaan heteroauksiin

Viimasel ajal on hakatud kahtlema, kas a- ja b-auksiini üldse on taimedes, sest nende olemasolu pole õnnestunud senini siiski tõestada.

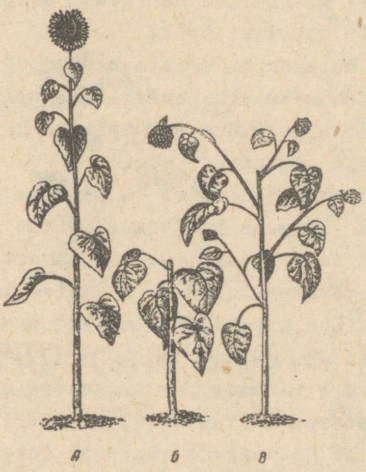
Heteroauksiini sisaldus taime kudedes on ebaühtlane. Varte ja juurte kasvukuhikutes leiame auksiini maksimaalse kontsentratsiooni. Siinjuures auksiini sisaldus koleoptiili kasvukuhikus on kaks korda kõrgem kui juure kasvukuhikus. Kasvukuhikutest liigub ta teistesse kudedesse.

Auksiinide mõju rakkudele sõltub selle kontsentratsioonist ja rakkude omadustest. Nõrkades doosides auksiinid mõjuvad kasvule soodustavalt, suurematel hulkades aga pidurdavalt.

Kõige suurema tundlikkusega on juured. Vähema tundlikkusega on varre organid. Üks ja sama doos avaldab varre osadele kasvu soodustavat ja juurtele pidurdavat mõju. Sellega seletatakse seda huvitavat fakti, et juuretipu äralõikamisel selle kasv kiireneb. Sel juhul ju auksiini sisaldus väheneb. Nagu hiljem näeme, põhjustab varte ja juurte erinev tundlikkus auksiinidele ka nende organite erineva reaktsiooni ras-

kustungile.

Vartel moodustuvad pungad on vahepealse seisundiga. Selle pungade küllaltki suure tundlikkusega seletatakse juba ammu tuntud fakti peavarre tipu kasvu ja lehtede kaenlas moodustuvate külgpungade vahel. Nimelt, kui peavars kasvab, on külgpungad puhkavas seisundis; kui see aga eraldada, hakkavad senini puhkeseisundis olnud külgpungad kasvama. Seda seletatakse sellega, et peavarre eraldamisel väheneb mööda vart allalaskuva auksiini hulk järsult, mistõttu seni pidurdatud seisundis olnud pungad hakkavadki kasvama. Kui aga eraldatud peavarre lõike kohalt viia taime heteroauksiini, siis külgpungad jäävad puhkeseisundisse (joon.103).



Joon.103. Kasvuainete mõju päevalille kaenalpungade arengule. A - kaenalpungad ei arene, B - varre lõigule on kantud pasta, mis sisaldab heteroauksiini - kaenalpungad ei arene, C - lõige ilma heteroauksiinita - kaenalpungad andsid külgvõsusid.

Suur tähtsus on ka auksiini mõjule alluvate rakkude vanusel. Noored rakud on tundlikumad ja reageerivad alati tugevamini kasvuainetega töötlemisele kui vanad rakud. Vanad rakud ei reageeri sageli üldse.

Auksiinide mõju mehhanismi kujutati algul liiga lihtsalt. Nimelt arvati, et ta muudab rakukestad pehmemaks ja soodustab sellega nende väljavenimist. Hilisemad uurimised näitasid, et auksiinide mõju on keerulisem: nad mõjuvad kõigepealt protoplasmale. Alles protoplasma reaktsiooni tulemusena hõreneb tselluloosi kest ja sellele liitub uusi tselluloosi mitselle.

Kuigi kõige kergemini vaadeldavaks auksiinide mõju tulemuseks on rakkude venituvuse tugevnemine, ei piirdu nende mõju sellega. Väga suurt mõju avaldavad auksiinid veel vee tulekule rakku. Noorte taimekudede leotamisel heteroauksiini nõrkades lahustes (10-100mg/l) imevad nad vett 2-3 korda energilisemalt kui puhtast veest. Ei ole kahtlust, et see vee imamine on tihedalt seotud kasvu tugevnemisega auksiinide mõjul. Siinjuures suunatakse vesi protoplasma poolt vakuooli. Protoplasma aktiivsele osale selles protsessis osutab ka see fakt, et vee omastamise tugevnemine kasvuainete mõjul kaasneb hingamisintensiivsuse tõusuga.

Auksiin mõjub ka rakkude jagunemisele. Nii võib a-auksiini abil esile kutsuda kambiumi tegevust. Auksiinide mõjuga on seletatav see fakt, et puudel pungade kasv põhjustab või tugevdab kambiumi tegevust. Määramised näitavad, et pungade puhkemisel suureneb nendes auksiini hulk.

Heteroauksiin võib esile kutsuda diferentseerumud või puhkeolekus olevate rakkude ülemineku embrüonaalsesse seisundisse. Seejuures alguses suureneb rakkudes protoplasma hulk ja tuuma mõõtmed ning hiljem nad jagunevad.

Auksiinid, sõltuvalt kontsentratsioonist ja rakkude endi seisundist, võivad avaldada üldiselt kahesugust mõju: väikestes doosides tugevdavad nad taimede elutegevust, suurtes doosides aga pidurdavad. Elutegevusprotsesside stimuleerimine kutsub esile vee ja plastiliste ainete kiirendatud voolu rakkudesse, mis lõppkokkuvõttes põhjustavad sünteetiliste protsesside kiirenemise ja järelikult rakkude kasvu. Katsed näitavad, et kasvu tugevnemine heteroauksiini mõjul on tõesti seotud hingamise, rea fermentide ja valkude sünteesi intensiivsuse tõusuga. Protsesse, mis on aluseks pidurdusel, on uuritud vähem. Kohaks, kust auksiin valgub taime, on varretipp ja kõrreliste koleoptiilitipp. Selle liikumine toimub valjult polaarselt, s.o. morfoloogilisest tipust aluse poole, sõltumata sellest, kuidas organ asetseb ruumis. Nad ei ole võimelised liikuma vastupidises suunas. Auksiinide liikumine toimub peamiselt floeemiosa juhtkimpudes, kuigi lii-

kumine võib toimuda ka parenhüümi mööda. Auksiini liikumise kiirus nagu orgaanilistel ainetel üldse, ületab mitu korda hariliku difusiooni kiiruse.

Taimes liigub ainult vaba auksiin. Tunduv osa auksiinist on taimes nähtavasti seotud valkudega.

Auksiinide taime viimiseks võib kasutada mitmeid viise. Väga sageli kasutatakse selleks heteroauksiiniga rikastatud lanoliinpastasid (veevaba lambarasv). Selline pasta määritakse varre lõikepinnale või ka ühe või teise organi vigastamata pinnale. Pasta all ja ligidal uueneb või tugevneb parenhüümrakkude kasv. Kui pastaga määrida noore taime vart ühelt küljelt, siis see kõverdub (joon.104). Võib kasutada ka heteroauksiini väga nõrku vesilahuseid (10-100mg/l). Lõigatud taime võrsed pannakse alumise otsaga mõneks ajaks lahusesse. Heteroauksiin imendub puiduosa juhtkimpe mööda taime. Peale selle algab lõigatud võrse alaosas tugevdatud juurte moodustumine.



Joon.104. Paremalt heteroauksiini lanoliinpastaga määritud noore maapirni taime kõverdumine. Paremal kontrolltaim.

Rääkides auksiinide tähtsusest kasvuprotsessides, tuleb rõhutada, et taime kasv on keeruline protsess, mis määratakse paljude komponentidega. Ta sõltub taime kogu sünteetiliste protsessside kompleksist, mineraalsest toitumisest, veemajandusest jne. Kasvuprotsessid on seotud ka hingamisega, kust saadakse energiat biosünteesiks. Kuid väiksem ei ole hingamise tähtsus vahepealsete labiilsete produktide, mille arvel toimuvad biosünteesid, tekkimises. Me teame edasi, et elava keha ainevahetus toimub keeruliste fermentide osavõtul, mis mõjuvad reaktsioonide kiirusele ja suunale. Seetõttu on auksiinid ainult üheks kasvuks vajalikuks faktoriks, mille tähtsus ei ole väike.

6. KASVU KORRELATSIOON JA TAIMEDE KUNSTLIK PALJUNDAMINE PISTIKUTE NING VÕRSIKUTEGA

Taimede kasvus ja arengus avaldub üksikute osade ja organite funktsionaalne seos ja korrelatsioon. Taimede ühtede organite kasv ja areng sõltub teiste organite elutegevusest. Nii sõltub taimede juuresüsteemi areng maapealsete organite, eriti lehtede tegevusest. Lehtede normaalne funktsioneerimine sõltub omakorda vee ja mineraalainete omastamisest juurte poolt. Mineraalainete saabumine juurtesse sõltub aga fotosünteesi käigust. Selliseid näiteid võib tuua palju, kuid mitte üksi selles ei ilmne taimeosade vastastikune seos. See ilmneb väga selgesti ka taimede kasvuprotsesside juures. Viimase ilmekaks näiteks võib olla kasvava ladva mõju madalamal asetsevatele osadele. Väga paljude taimede vars, näiteks päevalille oma, ei harune, kuigi iga lehe kaenlas on olemas pung. Need pungad püsivad kogu taime eluea vältel "uinuvas" olekus. On vaid tarvis ära lõigata kasvava päevalille latv, kui kõik need uinuvad pungad - või vähemalt paljud - hakkavad kasvama ja moodustavad harusid, millest igaüks lõpeb vähiksema õisikuga.

Ka lehtpuude uinuvad pungad hakkavad kasvama alles pärast ladva eraldamist. Seda on eriti soodus jälgida aga okaspuudel, mida iseloomustab korrapärane okste asetus. Peavõsu kasvab tipmisest pungast püstloodis temale omase negatiivse geotropismi tõttu, kuna külgvõsud kasvavad kõrvale teatava kindla nurga all. Kui vigastada tipmist punga, siis avaldub see kohe külgpungade kasvu iseloomus. Osa nendest hakkab edasi kasvama püstloodis, asendades peatelje külgvõrsega. Kui kõrvaldada männil terve latv kõikide külgpungadega, siis ladva funktsioon läheb üle ühele või mitmele kõrvalharule. Üks või mitu senini viltu kasvanud harudest hakkab kasvama vertikaalselt.

Sellist kasvuprotsessides avalduvat taimeosade vastastikust mõju nimetatakse kasvukorrelatsiooniks. Nagu juba teame, on selliste alumiste osade käitumine põhjustatud ladvapunga poolt väljatöötatavast kasvuainest. Kasvuaine akti-

veerub varre tipus, mis surub kaenalpungad uinuvasse olekusse. Ladva kõrvaldamisega jääb kasvuaine vool ära ja külgpungad ning võsud hakkavad kiiresti kasvama.

Ka juuresüsteemi arenemisel võib tähele panna analoogilist nähtust. Kasvav juuretipp takistab külgjuurte tekkimist oma otseses läheduses. Juurte harunemine algab tipust kaugemal. Kui aga kõrvaldada tipp, siis algab kohe jõuline külgjuurte arenemine. See nähtus on juba ammu tuntud aianduse praktikas nn. pikkimise nimetuse all. Noorte seemikute laialiistutamise tähtsus ei seisne mitte üksi igale taimele laiema kasvupinna andmises, vaid ka nende juuresüsteemi kasvu iseloomu muutmises.

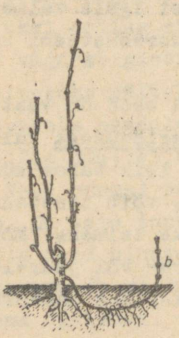
Vaatamata sellele, et taime üksikud osad on vastastikuses korrelatsioonis, on nad suurema iseseisvusega kui loomorganismi üksikud osad. Nii näiteks väike lõik taime küljest, kui sellel aga on pung, s.o. kasvukuhik, võib taastada kõik puuduvad organid ning muutuda iseseisvaks taimeks. Mõnedel taimedel võib isegi väike lehetükk, varre- või juurelõik moodustada pärast emataime küljest eraldamist uue kasvukuhiku ja sellest terve uue taime.

See taimede suhteline iseseisvus võimaldab näiteks uurida fotosünteesi, hingamist, transpiratsiooni ja teisi funktsioone taime küljest eraldatud oksal või isegi lehel. Selliste metoodika vajalikuks tingimuseks on see, et osad ei oleks liiga kaua taimest eraldatud. Vastasel korral kutsub eraldamine esile olulisi muutusi taimelt eraldatud osades toimuvates protsessides.

Taimede võimet taastada suurel määral kõiki puuduvaid elundeid ja muutuda uueks indiviidiks kasutatakse laialt põllumajanduspraktikas. Nii kasutatakse aianduses iidsest ajast alates tervet rida taimede kunstliku paljundamise võtteid. Kunstliku paljundamise all mõistetakse niisugust paljundamist, kus kasutatakse mitte taimede endi poolt spetsiaalselt selleks moodustatud organeid, vaid igat taime vegetatiivset osa.

Sellistest võtetest kuulub levinumate hulka paljundami-

ne pistikutega ja võrsikutega. Pistikuks nimetatakse iga varre, juure või isegi lehe osa, mis taime küljest eraldatuna võib soodsates tingimustes areneda uueks indiviidiks. Kui aga niisugune osa kasvõi ajutiselt esimesel juurdumisastmel jäetakse ühendusse emataimega, siis nimetatakse seda võrsikuks. Viimaseid kasutatakse taimedel, milledel pistikud juurduvad halvasti. Võrsiku puhul painutatakse taime oks maha, kaetakse teatud paksuse mullaga ja latv pööratakse ülespoole (joon.105). Pärast juurdumist eraldatakse ta emataimest. Mõnikord ei toimu ka niisugustes tingimustes juurdumist. Siis tehakse mulla alla kaetavale osale sisselõiked või eraldatakse rõngakujuliselt selle ümbert koor. Lõikest ladva poole tekib puhetis ja sellest kohast tekivad ka juured.



Joon.105.
Viinapuust võrsiku (b) saamine.

Taime küljest eraldatud pistikud, mis on kas lehtedega varustatud või varustamata varre osad, pistetakse alumise otsaga teatud sügavuselt mulda. Siin on juurdumiseks tarvilik kõrge õhuniiskus, et pistikud enne juurdumist ära ei kuivaks.

Seepärast hoitakse juurduma pandud pistikud kas lavades, pikkimiskastides või niiskuskambrites.



Joon.106.
Regeneratsioon Begonia juures.

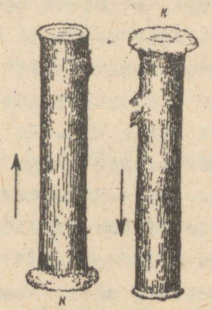
Samasuguseid pistikuid võib mõnedel taimedel valmistada ka juure lõikudest, kusjuures need paigutatakse viltuasendis juurdumiseks üleni mulda. Niisuguste juurelõikude ülemistel otstel tekivad lisapungad, millest sirguvad maa peale uued võsundid, kuna lõigu alumises otsas tekivad juured.

Begoonia juures võib pistikuna kasutada ka lehte (joon.106). Kui asetada begoonia leht niis-

kele liivale ning teha lõigud läbi jämedate roodude, siis tekivad nende lõikude kohtadesse pungad, millest võivad areneda uued taimed. Lehetükkide abil on võimalik paljundada ka tomatit, hüatsinti jt.

Taime küljest eraldatud osakeste võimet taastada kõiki teisi puuduvaid elundeid nimetatakse regeneratsiooniks. See algab sellega, et lõikepinnale tekib haavakude e. kallus. Kalluse tekkimine toimub haavapinna vahetus läheduses olevate rakkude kiire paljunemise tagajärjel. Siinjuures hakkavad jagunema isegi niisugused rakud, mis enne haava tekkimist olid juba ammu kasvamise lõpetanud. See kude, milles hiljem eralduvad juhtelemendid, kambium ja kasvukuhikud ning lõpuks tekivad lisajuured, on algul diferentseerumata. Tähtis on, et pistoksal oleks vähemalt üks pung, sest uued võsud arenevad kambiumist väga visalt.

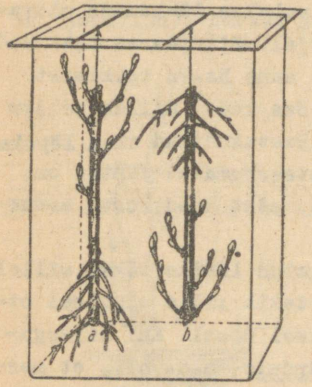
Kui võtta pistoksa keskelt lõigatud lühike tükk, millel on kaks ühesuurust lõikepinda, siis tekib selle alumisel otsal kallus palju kiiremini kui ülemisel otsal. Kui niisugune pistoks asetada mullasse ümberpöördult, s.o. nii, et morfoloogiliselt alumine (juurepoolne) ots on pööratud ülespoole, siis tekib haavakude palju kiiremini nüüd ülespoole pööratud morfoloogiliselt alumisel otsal, vaatamata sellele, et siin raskustung mõjub vastupidises suunas (joon.107).



Joon.107.
Papli oksad niiskesse õhku ülesriputatult: vasakul normaalses, paremal ümberpööratud asendis.

Seda isegi lühikeste osakeste omadust, reageerida morfoloogiliselt vastupidistes otstes erinevalt, nimetatakse polaarsuseks. Polaarsuse all mõistetakse taime üksikute osade (rakkude) funktsioonide ja omaduste jaotumist vastupidistes otstes. Polaarsus ilmneb selgesti ka seemnete idanemisel. Embrüonaalse koe ühest otsast arenevad lehed ja võsu, teisest - juured. See esineb isegi rakkude pooldumisel. Veemolekul on ka dipolaarne.

Polaarsus ilmneb selgesti pistokste juurte ja pungade moodustumisel. Nimelt, kui riputada niiskesse ruumi paju oks kasvama, siis tekivad sellel juured alumisest otsast ja varre võsundid nendest pungadest, mis asetsevad ülemise otsa ligidal. Kui riputada pistoks üles ümberpöördult, siis ka sel korral tekivad juured ikkagi tema morfoloogiliselt alumise otsa lähedusest ning varremoodustised pistoksa ülemise otsa pungadest (joon.108). Kui aga võtta paju pistoksal keskosa ümbert koor ringikujuliselt ära, siis on sellel analoogiline mõju pooleks lõikamisega. Siit võib teha järelduse, et üks polaarsuse põhjustest on - auksiinide kogunemine. Nad liiguvad koores täiesti kindlas suunas, põhjustades oma kogunemiskohtades kalluse ja juurte kasvu. Kui oks asetseb puul, ei moodustu juuri, kui aga lõikame läbi nende ainete liikumise tee, siis nad kogunevad lõikest ülevalpool ja kutsuvad esile juurte tekke.



Joon.108.
Polaarsuse tõestamine:
a) normaalselt; b) ümberpöördult ülesriputatuna.

Et juurte teke on tõesti põhjustatud auksiinide poolt, seda näitab asjaolu, et nende ainetega mõjustamisel võib kergesti esile kutsuda juurte moodustumist. Kuid peale looduslike auksiinide võib juurte teket esile kutsuda ka rea sünteetiliste ainete, nagu indoliüülvõihappe, α -naftüüläädikhappe, 2,4-dikloorfenoksüäädikhappe jt. abil. Ka mõned gaasid (etüleen, atsetüleen, süsinikmonooksüüd jt.) võivad põhjustada juurte teket (joon.109).



Joon.109.
Massiline juurte moodustumine tomatitaimel süsinikmonooksüüdi mõjul.

7. SEEMNETE JA VILJADE VALMIMINE NING SELLE KUNSTLIK KIIRENDAMINE

Seemnete ja viljade valmimine ei seisne üksi varuainete ladestumises ja lõpliku suuruse saavutamises. Nendes toimub seejuures ka rida keerulisi morfoloogilisi muutusi. Valmimise lõppetapiks on seemnete puhkeseisundisse minek. Seemned on puhkeseisundis üsna kaua: nimelt seni, kuni saabuvad soodsad idanemise tingimused. Määratu enamiku taimede juures kuivavad seemned kuni õhukuiva seisundini.

Seemnete valmimine kujutab endast morfoloogilisest seisukohast loote arengut viljastatud munarakust kuni väikese taimekeseni. Üheaegselt toimub seemnetes varuainete ladestumine. Nende arvel toimub noore taime kasv seni, kuni see ei toitu veel iseseisvalt juurte abil.

Varuainete ladestumine on nagu vastupidine protsess sellele, mis toimub idanemisel. Seemnetesse voolavad kergelt lahustuvad ja liikuvad lihtsad ühendid, peamiselt suhkrud ja amiinohapped. Siin nad muutuvad kõrgmolekulaarseteks, vees peaaegu lahustumatuteks ühenditeks, peamiselt tärkliseks, rasvadeks ja valkudeks. Siinjuures suureneb kiiresti seemnete kuivkaal.

Tärkliserikastes seemnetes toimub tärklise süntees monosahhariididest kiiremini, mistõttu isegi seemnete varastel arengustaadiumidel ei ületa suhkrusisaldus 1-2%. Õlirikastes seemnetes on süsivesikute muundumine rasvadeks keerulisem. Seetõttu seemnete valmimise varastel arengustaadiumidel on palju monosahhariide ja isegi tärklist, mis hiljem muutub rasvadeks.

Valmimise käigus toimub ka mineraalainete kogunemine. Siinjuures muutub oluliselt vahekord üksikute elementide vahel: nimelt kaaliumi sisaldus suhteliselt väheneb, magneesiumi ja eriti fosfori sisaldus aga tõuseb.

Mahlakate viljade valmimises võib eristada kahte perioodi: esimene periood algab munaraku viljastamisega ja kestab kuni viljaliha kasvu lõppemiseni, sellele järgneb teine periood, mis kestab viljaliha täieliku valmimiseni.

Esimese perioodi jooksul toimub seemnetes ja viljalihas energiline sünteesiprotsess. Selle tulemusena suureneb protoplasma mass, rakukestad paksenevad ja toimub toitainete (tärklis, rasv, valk) kogunemine.

Teine periood iseloomustub toitainete lagunemisega lihtsamateks ühenditeks. Seemnetes aga toimuvad endiselt sünteetilised protsessid ja nad muutuvad järkjärgult kuivemaks ning lähevad üle puhkeseisundisse. Teises perioodis toimub ka viljavarre alusel eralduskoe tekkimine. Koos sellega katkeb seos taime ja vilja vahel, mistõttu viljas toimub põhiliselt esimesel perioodil kogunenud ainete muundumine.

Seemnete valmimine kaasneb viljaliha valmimisega. Niikaua, kui seemned pole veel valminud, on viljaliha ebameeldiva maitsega: liiga hapu ja kibe rikkaliku orgaaniliste hapete ja parkainete sisalduse tõttu. Valmimise käigus muutuvad viljad pehmeks osaliselt ka seetõttu, et pektiinained, mis katavad sisu rakke, muutuvad pektinaasi abil lahustuvateks. Õunte ja teiste viljade valmimise esimestel staadiumidel lehtedest voolav suhkur ladestub sisu rakkudes tärklisena, mis samuti põhjustab vilja kõvaduse ja maguse maitse puudumise. Teisel perioodil aga kogunevad viljalihas suhkur ja liitestrid, happe sisaldus langeb, parkained kaovad, koed pehmenevad, tekib ilus värvus, aroom ja maitse muutuvad meeldivaks. See kõik viib selleni, et viljad muutuvad meeldivaks toiduks loomadele.

Viljades toimuvad muutused on õieti ajalooliseks kohastumiseks, mis võimaldab seemnete levikut vilju söövate loomade abil. Valminud seemned on paksu kestaga ja seepärast läbivad kahjuta loomade seedetrakti.

Vilja kasvus etendavad suurt tähtsust fütohormoonid. Auksiinid moodustuvad seemnetes ja satuvad siit viljalihasse, soodustades selle kasvu. Teisel valmimise perioodil ei eraldu auksiini ja samuti katkeb ka toitainete vool emataimest, mistõttu lakkab ka vilja kasv.

Looduslikult aeglaselt toimuvad viljade valmimist võib kunstlikult kiirendada. Kõige rohkem kasutatakse viljade

(sidrunid, tomatid) valmimise kiirendamiseks etüleeni. Etüleeni mõjul toimub ainevahetuse tugevnemine ja suureneb hingamine, mis kiirendab valmimist.

Katsed on näidanud, et tooreste, kasvu lõpetanud viljade valmimist võib kiirendada spetsiaalsetes suletud kambrites. Seda võtet kasutati esimesena H a r v e y poolt 1918.a. Nõukogude Liidus uurib viljade valmimise kiirendamise võtteid R a k i t i n. Roheliste tomatite valmimine toimub etüleenita 10-12 päeva, etüleeniga 5-6 päeva. Põhjarajoonides, kus tomatid looduslikult valmivad halvasti, on viljade valmimise kunstlikul kiirendamisel suur tähtsus.

8. VÄLISTINGIMUSTE MÕJU KASVULE

Olles rea biokeemiliste protsesside tulemuseks, sõltub taimede kasv suurel määral väliskeskkonna tingimuste kompleksist. Põhilisteks kasvule mõjuvateks välisfaktoriteks on temperatuur, valgus ja niiskus. Looduses on välisfaktorite mõju üksteisega keeruliselt läbi põimitud, kuid käsitluse lihtsustamise mõttes vaatame neid eraldi.

a) Temperatuur. Nagu kõik eluprotsessid, nii ka taimede kasvamine sõltub väga suurel määral temperatuurist. Parasvöötme taimedel algab kasv enamikul taimedel + 5° juures ja kiireneb temperatuuri tõusuga kuni 30°-ni. Sellistes piirides allub temperatuuri mõju V a n t H o f f i reeglile, millest pikemalt oli juttu eespool, s.o. temperatuuri tõustes 10° võrra, kasvu kiirus ligikaudu kahekordistub. Üle 35 - 40° hakkab kasvu kiirus kiiresti langema. Niiviisi võib eristada taimede kasvu kohta kolm kardinaalpunkti: miinimumi, optimumi ja maksimumi. Miinimumi ja maksimumi punktid näitavad neid temperatuure, millede juures taimede kasvamine jääb seisma, kuid need pole veel temperatuurid, millede juures taimed hävivad.

Kardinaalpunktide asetus pole mitmesugustel taimedel ühesugune. Kui lõuna termofiilsetele taimedele on kahjustavad temperatuurid alla +10°, siis Ida-Siberis on üle 200

taimeliigi, mis kannatavad temperatuuri -50°. Kui enamikul taimedel on alumine kasvu piir üle 0°, siis rea alpitaimede kasv võib toimuda 0° juures. Mõned efemeerid, näiteks Anemone corydalis, on võimelised kasvama lume all. Sellised taimed kasvavad tihti läbi lume ja õitsevad kevadel väga vara.

Kõige paremini on kasvuprotsesside sõltuvust temperatuurist uuritud põllukultuuride seemnete idanemisel. Näitena esitame tabeli kujul kõige tüüpilisemate erinevate laiuste taime seemnete idanemistemperatuuri kardinaalpunktid.

	Temperatuur		
	Minimaalne	Optimaalne	Maksimaalne
Nisu, rukis, kaer	0 - 5°	25 - 31°	31 - 37°
Päevalill	5 - 10°	31 - 37°	37 - 44°
Mais	5 - 10°	37 - 44°	44 - 50°

Tabelist järgneb, et: 1) ühtede liikide (nisu) maksimum on teiste optimumiks, 2) ühesuguse miinimumiga taimedel (päevalill, mais) võib olla erinev maksimum, 3) kõikidel juhtudel on intervall miinimumi ja optimumi vahel suurem kui optimumi ja maksimumi vahel. Miinimumi, optimumi ja maksimumi temperatuuri asukoht ei ole erinev mitte ainult eri taimeliikidel, vaid ka sama taime eri organitel. Nii toimub juurte kõige intensiivsem kasv madalama temperatuuri juures kui sama taime maapealsete osade kasv.

Temperatuuri järsk vaheldus avaldab stimuleerivat mõju kasvamisele. Selline muutus avaldab ärritavat mõju protoplasmale, tõstes viimase aktiivsust.

Kasvamine on väga keeruline protsess, mis nõuab kõige täpsemat kõikide funktsioonide koordineerimist. Kasvamise seismajäämise põhjust ebasoodsates temperatuuritingimustes tuleb otsida üksikute funktsioonide kooskõla häirumises. Nagu juba teame, tõuseb hingamise kiirus temperatuuri tõusuga kuni surmava temperatuurini. Fotosüntees hakkab nõrgenema juba ammu enne seda. Seega kõrgete temperatuuride juures on

ainete kulutamine liiga tugev.

Alati pole kõige kiirem kasvamine kõige optimaalsema temperatuuri tunnuseks. Nii tekivad kõrges temperatuuris väga lõdvad ja nõrgad taimed võrreldes nendega, mis arenevad madalamas temperatuuris. Seepärast tuleb füsioloogilisest optimumist, mis näitab kõige kiiremat kasvu, eristada harmoonilist optimumi, mis tagab taime organite ja struktuuri proportsionaalse kasvamise.

Mis puutub kasvufaasidesse, siis idanemiseks vajavad taimed madalamat temperatuuri. Edaspidi seoses kasvuga tõuseb taimede vajadus kõrgemate temperatuuride suhtes ja õitsemise perioodil vajavad taimed kõige kõrgemat temperatuuri. Puutaimede juures võib selles suhtes esineda ka erandeid: haab, pappel, paju, sarapuu jt. õitsevad juba enne lehtede puhkemist, s.o. madala temperatuuri juures.

b) Valgus. Valguse mõju taimedele võib olla nii otsene kui ka kaudne. Valgus pole taimede kasvu otseseks vajalikuks tingimuseks. Küllaldase tagavaraainete olemasolul võivad näiteks seemned, mugulad ja sibulad idaneda pimedas. Peale selle on tõestatud, et pimedas toimub kasvamine kiiremini kui valguses. Kuid kõrgemad taimed või vähemalt nende rohelised osad ilmutavad valguseta kasvamisel suuri vormimuutusi ning kõrvalekaldeid normaalsest kasvust. Niisuguseid taimi nimetatakse etioleeritud taimedeks.

Etioleeritud taimed erinevad normaalsetest peamiselt sellepoolest, et nende varred on liigselt välja venitatud, kuna aga klorofüllita kahvatukollased lehed jäävad puudulikult arenenuks (joon.110). Neil juhtudel, kui vars alguses puudub, võib märgata lehtede väljavenituvust (kõrrelised). Sel võimel - oma organeid pimedas pikaks venitada - on taimede elus suur tähtsus: olles sattunud liiga sügavasse mulda, nad



Joon.110.
Sinepitaime idandid: vasakul valguses kasvatatuna, paremal - etioleeritud.

sirutavad oma kasve senikaua, kuni need ulatuvad maapinnale ja alles siis ajavad nad lahti oma lehed. Anatoomiliselt on etioleeritud taimede koed vähe diferentseerunud ja neil on valdavaks koeks põhiparenhüüm. Nõrgas valguses kasvanud taimede rakukestad on õhukesed, mehhaanilised ja vett juhtivad koed nõrgalt arenenud, samuti pidurdub nendel rakuseinte puitumine. Lehtede mesofüll on vähe diferentseerunud ja palisaadparenhüüm ning kattekude arenevad nõrgalt. Sellised taimed on õrnad, seepärast ka põllukultuuride tihedad külvid lamanduvad kergesti.

Nagu näitasid spetsiaalsed uurimused, avaldavad kasvamisel sinised, sinivioletsed ja ultravioletsed kiired kõige tugevamat mõju vormi kujundavatele protsessidele. Etioleerumine on põhjustatud just selle spektri osa kiirte puudumisega (joon. 111).



Joon.111. Hernetaimed, mis on valgustatud võrdse aja jooksul harilikus (A), sinises (B), ja oranžikas (C) valguses.

Taimede madalamat kasvu kõrgmägedes seletatakse just tugevama valgusega, mis on ka rikkam spektri lühilaineliste kiirte poolest.

Kasvul pimeduses või nimetatud spektri osa puudusel pidurdub diferentseerumisfaasi läbimine. Venituvusfaas aga kujuneb väga pikaks. Selle tulemusena etioleeritud taimede rakud, eriti vartel, on tugevasti välja venitatud. Nende diferentseerimine mitte ainult ei peatu, vaid ei lähe ka lõpuni.

Valguses kasvanud võsud on alati kompaktsema ehitusega. Valgus avaldab suurt mõju kasvu kiirusele. Ta nimelt takistab kasvamise kiirust ja seda tugevamini, mida suurem on tema intensiivsus. Valguse mõjul läbivad taimed kiiremini suure kasvuperioodi ning rakkude venituvusjärk lõpeb varem, veel enne, kui kasvav organ suudab tugevasti välja venida. Seepärast osutuvad tugevas valguses kasvanud võsud alati palju lühemaks kui varjus kasvanud.

Käsitledes taimede kasvu pimedas ja valguses, tuleb kasvu ööpäevase rütmi kohta teha järeldus, et taimede kasv toimub öösel kiiremini. See on üldiselt õige, kuid teatud tingimusel: kui temperatuur ei lange ööpsel alla teatud piiri. Jahedatel öödel temperatuuri pidurdav mõju ületab pimeduse soodsa mõju, mistõttu nendes tingimustes kasv toimub paremini päeval. Liikumisel põhja, halvenevad kasvutingimused öösel, liikumisel lõunasse aga paranevad.

Erakordselt tugev on valguse kaudne mõju kasvule. Kasv kaasneb alati plastiliste ainete kasutamisega. Idandite kasvatamisel pimedas toimub kasv ainult niikaua, kui taime kasutuses on toitaineid. Kuna orgaaniliste ainete primaarne süntees toimub ainult fotosünteesiprotsessis, siis kaudselt on valgus taimede kasvuks tingimata vajalik. Näiteks juurte kasvule ei avalda valgus otsest mõju. Kuid hästi valgustatud taimede juuresüsteem on alati palju tugevamini arenenud kui varjus olevatel taimedel. Seepärast üldiselt väljendades - hästi valgustatud kohtades kasvavad taimed tunduvalt paremini kui varjulistes kohtades. On ka näiteks teada, et toas kasvavad taimed paremini akna ligidal.

c) Taime veega küllastusastme mõju kasvule. Kasvuprotsesside normaalseks kulgemiseks on vajalik protoplasma küllaldane varustamine veega. Ainult veega küllastatud protoplasmas võivad toimuda erakordselt keerulised protoplasma loomise protsessid siia saabuvatest plastilistest ainetest. Veel suuremal määral sõltub veega küllastumise astmest rakkude venituvusfaas. Üheaastastel kõrrelistel toimub alguses kõrre embrüonaalne kasvamine. Alles siis, kui on täielikult ette valmistatud nii varre sõlmevahed kui ka õisikud, algab venituvusfaas. Seda nimetatakse loomiseks. Sel perioodil vajavad taimed eriti rohkesti vett ja on seepärast väga tundlikud vee puuduse suhtes. Vastavalt sellele on vaatlused näidanud, et sademete puudus loomisele eelneval perioodil vähendab järsult saaki. Seepärast on seda faasi hakatud nimetama niiskuse suhtes kriitiliseks perioodiks.

Heaks näiteks selle kohta, kui tähtis on kasvuprot-

sessis vesi, on seemnete idanemine, mida pikemalt käsitlesime hingamise juures.

Kõrgemate taimede kasvavate juurte tipud ei ole teatavasti kaetud mingisuguse kaitsekoega ja on seega täielikus sõltuvuses neid ümbritseva keskkonna niiskusest. Seepärast võivad taimede juured kasvada ainult küllaldaselt niiskes mullas, mille poorides leiduv õhk on küllastatud veeaurudega. Ka ei tohi mulla osmootne väärtus olla liiga kõrge. Kuivas mullas ei ole enamikel taimede juurtel võimalik kasvada. Ainult kõrbetaimede kaitsekoega varustatud juured võivad selles kasvada.

Taimede maapealsed osad asetsevad palju kuivemas õhus, mille relatiivne niiskus langeb regulaarselt 50-60%-ni, sageli veel madalamale. Nende osade kasv on võimalik ainult seetõttu, et kasvukuhikute embrüonaalne kude on siin kaitstud pungasoomuse abil. Madalamal asetsev kasvutsoon on kaetud koorega ning veele läbilaskmatu kutiikulaga. Lehti katab aga marrasnahk.

Kevadel annavad puude juured suurel hulgal vett. Vee auramine on aga väike ja seepärast kasvavad võrsed väga kiiresti. Ent lehtede pindala suurenemisega hakkab aurava vee hulk ületama juurte kaudu saadavat vee hulka. Rakumahla kontsentratsioon tõuseb ja kasvamine aeglustub. Üldse on vee vähesuse korral mullas või selle osmootse kontsentratsiooni tõusul takistatud vee pääsemine juurtesse. Seetõttu lõpeb venituvusfaas liiga vara ja rakkude diferentseerumine algab enne, kui need on saanud täielikud mõõtmed. Selle tulemusena tekivad pisirakulised ja väikesekasvulised taimed. Samasugune on tulemus ka liiga suure transpiratsiooni korral.

Bambuse ööpäevase juurdekasvu uurimine Tseilonil näitas, et päeval on selle juurdekasv sõltuvuses õhu relatiivsest niiskusest, öösel - temperatuurist. Öösel on seega kasvu limiteerivaks faktoriks temperatuur, päeval õhu relatiivne niiskus. See on ka arusaadav, sest õhu relatiivse niiskuse langemine põhjustab transpiratsiooni tõusu.

9. SÜNTEETILISTE KASVUAINETE KASUTAMINE TAIMEKASVATUSES

Auksiinide keemilise loomuse selgitamine avas võimaluse nende sünteetiliseks tootmiseks. See omakorda soodustas nende ainete mõju edaspidist uurimist. Peale selle on kaasajal sünteesitud kunstlikud ained, mis taimedes ei esine. On teada mitukümmend ainet, mis on taimedesse viimisel kõrge füsioloogilise aktiivsusega. Kõige efektiivsemalt mõjuvateks aineteks on indolüülvõihape, α- naftüüläädikhape, giberelliinhape, 2,4-dikloorfenoksüäädikhape (2,4-D) jt. Niisuguseid aineid kasutatakse praktikas väikestes doosides taimede sügavpuhkefaasi kunstlikuks katkestamiseks, külvise stimuleerimiseks, viljade valmimise kunstlikuks kiirendamiseks ja nende langemise enneaegseks ärahoidmiseks, pistikute, seemikute ja täiskasvanud puude juurutamiseks, puude lehtede langemise esilekutsumiseks jne. Sama ainete suuremate dooside kasutamisel avalduvat pidurdavat toimet kasutatakse juurviljade säilitamiseks talvel, kartuli mugulate idanemise ja viljapuude pungade enneaegse puhkemise ärahoidmiseks kevadel. Suurtes doosides leiavad mõned füsioloogiliselt aktiivsed ained kasutamist herbitsiididena, s.o. umbrohtu hävitavate vahenditena. Võimalus kutsuda esile või vähemalt kiirendada sünteetiliste kasvuainete abil juurte tekkimist pistikutel, on viimastel aastatel põhjustanud nende ainete väga laialdase kasutamise raskelt juurduvate puude ja teiste taimede paljundamisel. Siinjuures on tähtis see, et positiivse efekti saamiseks on küllaldane nõrkade kontsentratsioonide lühiaegne mõju. Nii näiteks toimub kõige kiirem ja ühtlasem tsitrusliste juurdumine nende pistikute alumiste otste hoidmisel 24 tunni jooksul heteroauksiini lahustes kontsentratsiooniga 250-500mg/l. Võib kasutada ka kasvuainete piirituslahuseid ja leotada pistikute otsi selles ainult mõnede sekundite jooksul.

Leotamise mõju oleneb ka pistikute füsioloogilisest seisundist. Nõrgalt puitunud osi tuleb hoida lahustes 6-18 tundi, tugevamini puitunud pistikuid 18-30 tundi, ja talvi-

tuvaid lehtedeta pistikuid 30-48 tundi. Erakordselt suure tähtsusega on lahuse kontsentratsioon. Nõrgalt puitunud pistikud juurduvad hästi töötlemisel heteroauksiini vesilahustega kontsentratsioonis 100mg/l (0,01%). Tugevamini puitunud osade töötlemiseks on sobiv kontsentratsioon 250mg/l.

Töötamisel kasvuainetega tuleb silmas pidada, et need on taimedele väga mürgised. Nende toksilisus tõuseb temperatuuri tõusul. Isegi tõusul 10° võib kahjutu kontsentratsioon muutuda mürgiseks. Parim töötlemise temperatuur on 30-35° piirides. Töödeldud pistikud mitte ainult ei juurdu soodsates tingimustes paremini, vaid ka nende maapealsete osade kasv on intensiivsem.

Viimasel ajal on heteroauksiin, 2,4-D ja α-naftüüläädikhape leidnud laialdase kasutamise ka täiskasvanud puude ümberistutamisel. Väljakaevatud puude juuresüsteemi töödeldakse heteroauksiini (10mg/l) või teiste ainete lahustega. Tihti tehakse heteroauksiini lahusest savi ja turba lisamisega paks puder ja määritakse sellega juure haavad. Ka kastetakse taimi heteroauksiini vesilahusega. Sellisele töötlemisele allutati viimastel aastatel Moskva tänavatel istutatud 40-aastased pärnad. Vaatlused näitavad, et kasvuainetega töödeldud puud arenevad palju tugevamini.

Naturaalsete ja sünteetiliste kasvuainete toime ei piirdu nende mõjuga juurte moodustumisele. Indolüüläädikhappe, indolüülvõihappe jt. vesilahustega pritsimisel võib esile kutsuda viljade (näiteks tomati) kunstlikku partenokarpsust. Tomati saaki saab suurendada ka kinnistes kasvuhoonetes taimede töötlemisel õite puhkemise ajal 2,4,5-trikloorfenoksüäädikhappe aurudega (0,25-0,5mg/m^3).

Tunduvalt kahju toob aianduses viljade enneaegne langemine. On tõestatud, et mittevalminud viljade enneaegse langemise põhjuseks on nende vaesustumine loomuliku kasvuaine poolest. Selle tulemusena tekib eralduskude. Taimedele vajaliku kasvuaine puudust saab aga kompenseerida puude kroonide pritsimisega nõrga α-naftüüläädikhappe lahusega.

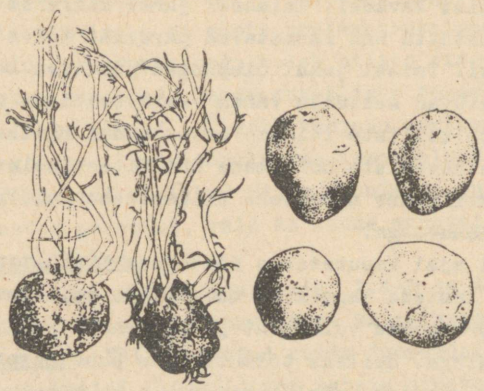
Kasvuaineid kasutatakse ka pungade puhkeperioodi regu-

leerimiseks. Suuremad kasvuaine kontsentratsioonid on võimelised esile kutsuma õigeaegse pungade ülemineku puhkeperioodi suve teisel poolel, aga samuti pidurdama nende liialt varajast puhkemist kevadel. Esimesel juhul kiireneb võrsete puitumine, mistõttu nad kannatavad paremini talve ebasoodsaid tingimusi. Teisel juhul õiepungad puhkevad kevadel hiljem ja kahjustuvad seetõttu vähem varakevadiste külmade all. Peale selle on selliste taimede areng pisut hilisem, mistõttu hilisemate kevadiste öökülmade oht õitsemisele on väiksem. Vajaliku efektiivsuse saamiseks pritsitakse puid vastavate kasvuainete lahustega.

Viimasel ajal kasutatakse Nõukogude Liidus ja USA-s laialt puuvilla lehtede langemise kunstlikku esilekutsumist. See kiirendab kuparde valmimist ja kergendab puuvilla koristamist masinatega. Selleks tolmutatakse puuvillapõõsaid vähe aega enne koristamist defoliantidega, s.o. ainetega, mis kutsuvad esile lehtede kiire vananemise ja eralduskoe tekkimise lehevarte alustel. Tolmutatakse kaste ajal või eelnevalt kunstlikult niisutatud taimi. Headeks defoliantideks on osutunud magneesiumkloraat, Ca- ja Na-tsüaanamiid ja mõned orgaanilised ühendid (pentakloorfenolaat, 3,6 - endoksühekssahüdroftaalhape). Defoliante kasutatakse ka teiste kultuuride juures.

Veel suurema tähtsusega on sünteetilised preparaadid juurviljade puhkeperioodi juhtimisel. Nimelt on suuremate ainete dooside abil võimalik juurviljade säilitamise ajal pidurdada füsioloogilisi protsesse (joon.112). See võimaldab vähendada kadusid hingamise ja kasvuprotsesside tagajärjel. Seetõttu säilib juurviljades rohkem vitamiine ja nad on värskemad. Lõunas on selline võte suure tähtsusega seemnekartuli enneaegse idanemise ärahoidmiseks kevadel. Äsja koristatud kartuli mugulate sügavpuhkust on aga võimalik katkestada ja sundida neid idanema. See võimaldab lõunas kartulit suvel kasutada uuesti seemneks ja saada kaks saaki ühe vegetatsiooniperioodi jooksul.

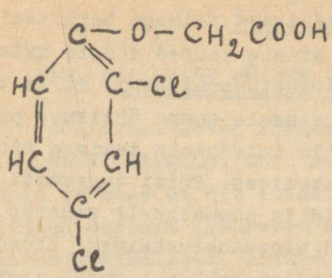
Kõik naturaalsed ja sünteetilised kasvuained on suure



Joon.112.
Kartuli idanemise takistamine säilitamisel: vasakul kontrollmugulad, paremal α-naftüüläädikhappega töödeldud mugulad.

füsioloogilise aktiivsusega, mis avaldavad kasvu soodustavat mõju ainult väikestes doosides. Nende ainete suuremad doosid (0,1%) avaldavad aga juba kahjustavat mõju. Ses suhtes on nad sarnased ravimitega, mis väikestes doosides stimuleerivad elutegevust ja on mürgised suurtes doosides. Sellel põhineb nende kasutamine umbrohtude hävitamisel, mis leiab viimastel aastatel üha laialdasemat kasutamist. Seda võimaldab suurel määral ka see, et mitmesugused taimeliigid on erineva tundlikkusega nende ainete suhtes, s.o. nende ainete mõju on selektiivne.

Erilist tähelepanu väärib selles suhtes 2,4-dikloorfenoksüäädikhape (2,4-D). See avastati enne Teist maailmasõda üheaegselt USA-s ja Inglismaal. 2,4-D mõju on lähedane heteroauksiinile. Nõrkades kontsentratsioonides (1mg/l) soodustab ta seemnete idanemist ja mikroorganismide arengut. Juurte steriilsetes kultuurides võib ta isegi asendada heteroauksiini, kusjuures tema füsioloogiline aktiivsus on küm-



2,4-dikloorfenoksüäädikhape.

me korda suurem. Seetõttu suuremates kontsentratsioonides (100mg/l ja rohkem) mõjub ta palju toksilisemalt ja teda kulub põldude töötlemiseks teistest ainetest vähem. Teda kasutatakse herbitsiidina 0,5–2 kg/ha, harilikult 1 kg/ha. Põlde pritsitakse lennukilt.

Katsed näitasid, et 2,4-D kahjustav mõju on väiksem üheidulehelistele ja eriti kõrrelistele. Ka inimesele ja loomadele ei ole need doosid eriti ohtlikud. Ta laguneb paari kuu jooksul, mistõttu saak ja muld ei ole kahjustatud. Tundlikumad on tema suhtes kaheidulehelised. See on teatud määral seotud ka nende taimede lehtede morfoloogilise ehitusega. Nimelt on kõrreliste lehtede pind tihedam ja kaetud vahakihiga. 2,4-D 0,1%-line lahus hävitab enamiku umbrohtudest, peatades nende kasvukuhiku kasvu. Sarnaselt naturaalsetele kasvuainetele, liigub 2,4-D lehtedest vartesse ja sealt juurtesse, mis on selle aine vastu kõige tundlikumad.

Lühiealistest umbrohtudest on osutunud herbitsiidide suhtes kõige tundlikumateks sinepid, põldrõigas, naerishein, põldlitterhein, hiirekõrv ja maltsad. Keskmiselt reageerivad nälgheinad, kõrvikud, tudrad ja madarad. Vastupidavad on konnatatar, punand ja äiakas ehk nisulill. Pikaealistest umbrohtudest on tundlikud piimohakas, põldohakas, kassitapp ja põldosi. Üldiselt mõjub herbitsiid noortele umbrohtudele efektiivselt.

Peale 2,4-D leiavad herbitsiididena kasutamist sellele lähedased 2-metüül-4-kloorfenoksüäädikhape (2M-4K) ja 2,4,5-trikloorfenoksüäädikhape (2,4,5-T). On olemas ka selliseid herbitsiide, mis mõjuvad kõrrelistele selektiivselt. Sellisteks on näiteks isopropüülfenüülkarbamiid (IPK), mis on enamikule kaheidulehelistele vähe toksiline. Külvi ja tärkamis-

eelsel perioodil kasutatakse üldhävitava toimega herbitsiide.

Füsioloogiliselt aktiivsete ainete suured doosid kutsuvad taimedes esile ühekülgse ainevahetusprotsessi, mille tulemusena kaob normaalsele ainevahetusele omane üksikute protsesside seos - korrelatsioon. Selle tulemusena tekivad mitmesugused ebanormaalsused taime käitumises. Eriti tugevasti suurenevad dissimilatsiooniprotsessid ja samaaegselt väheneb süntees. Selle tulemusena tekivad ainevahetushäired. Kloroplastid ei moodusta tärklist, mistõttu suhkur koguneb kloroplastides ja lakkab fotosüntees. Tagavaratärklis hakkab lagunema ja muutub suhkruks. Mürgistatud taimedes väheneb lagunemise tõttu valgu hulk. Nii pipratаimede pritsimisel 2,4-D-ga suurenes valkude lagunemine nädala jooksul kolm korda. Üsna tunduvad on kõrvalekalded ka hingamisprotsessis. Hingamine suureneb järsult, kuid taimed ei ole suutelised kasutama vabanevat energiat, kuna 2,4-D mõjub ka fermentidele, mis kannavad energiat üle ühele või teisele protsessile. Kulutades varuained ära, hakkab taim kasutama protoplasma konstitutsioonilisi aineid ja hävib üldisest kõhnumisest. Hävitades sel viisil umbrohud, võib saada tunduvat põllukultuuride saagi tõusu. Väga perspektiivsed on herbitsiidid ka võsade hävitamisel.

Erakordse perspektiiviga füsioloogiliselt aktiivsete ainete edukas kasutamine taimekasvatuses on eredaks näiteks sellest, kuidas inimene, õppides tundma taimedes toimuvaid protsesse, omandab võime nende juhtimiseks. Kasvuainete loomuse uurimine võimaldas isegi asuda looduses puuduvate füsioloogiliselt aktiivsete ainete sünteetilisele tootmisele ja nende mitmekülgse mõju kasutamisele kasvuprotsesside suunamisel.

KASVU LIIKUMISED

10. LIIKUMISE MÕISTE TAIMEDE JUURES JA GEOTROPISM

Juuresüsteemiga kõrgemad taimed ei ole võimelised ruumis ümber paiknema. Kuid see ei tähenda, et nende üksikud organid ja osad ei ole võimelised liikumiseks. Kõik taime põhilised organid (juured, varred, lehed, õied ja viljad) on liikumisvõimelised. Liikumiseks taimede juures nimetatakse sellelt eraldamata organite asendi muutust ruumis.

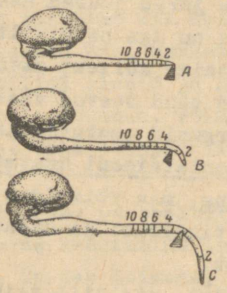
Missuguses asendis seeme ka ei satuks mulda, sellest arenev idu suunab alati oma juured allapoole ja varre ülespoole. Seetõttu tungib juur mulda ja hakkab imema sealt vett ja toitesooli, kuna vars tungib üles ja tõstab lehed vastu päikese energiale. Seesugune orienteerumisvõime püsib taimel kogu eluaja. Nimelt peatelg - vars ja juur - asetsevad vertikaalselt, külgoksad ja esimese järgu juured asetsevad nendega mõnesuguse nurga all. Lehed on aga peamiselt rõhtsuunas. Kui mingisugune mõju viib taime sellest asendist välja, siis vähemalt nende nooremad osad teevad vastavaid kõverdumisi ning uuesti arenenud organid osutuvad jälle õigesti orienteerituks. Organite orientatsiooni muutmisvõime ruumis on taime tähtsaim kohastumine, mis võimaldab taimel efektiivsemalt kasutada keskkonna tingimusi ja üheaegselt kaitsta kahjustavate faktorite eest.

Niisuguste kõverduste teostamist, mis viib taime organid õigele orientatsioonile ruumis, nimetatakse kasvu liikumiseks. Kasvu liikumised, mis on põhjustatud ühekülgse välisfaktori mõjust (valgus, raskustung), nimetatakse tropismideks. Taimede liikumise spetsiifilisteks iseärasusteks on selle tihe seos organite kasvu- ja toitumisprotsessiga. Taimed teevad liikumisi peamiselt maapealsete ja maa-aluste organite kasvamise abil. See liikumine võimaldab taimel end paremini varustada vee ja toitainetega.

Kasvu liikumised toimuvad kudede ebaühtlase kasvamise tõttu kõverduva organi vastaskülgedel. See külg, mis hakkab

kiiremini kasvama, muutub kumeraks, aeglaselt kasvav külg aga nõgusaks. Selle tulemusena kõverdub organ sellele poole, kus kasv on aeglasem. Niisuguseid liikumisi võib tähendada ainult energiliselt kasvavate või kasvamist veel mitte täiesti lõpetanud organite juures. Sellega ongi selgitatav nende liikumiste tihe seos kasvamisega.

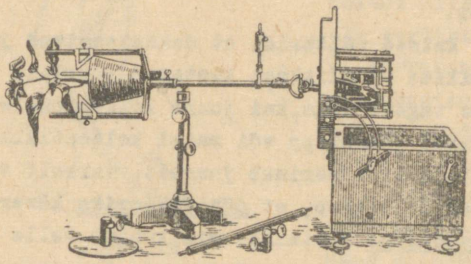
Seda seost ei ole raske kindlaks teha lihtsa katse abil. Kui võtta herne või oa idand ja asetada see horisontaalselt, siis näeme mõne aja pärast, et vars kõverdub ülespoole ning juur allapoole. Kui enne seda teha tušiga ühesuguste vahedega kriipsud nendele organitele, siis näeme, et kõige tugevam kõverdumine toimub just kõige kiirema kasvamise (venituvuse) piirkonnas. Osad, mis on täiesti välja kasvanud, jäävad endisse asendisse (joon.113).



Joon.113.
Liblikõielise juure geotroopiline kõverdumine. A - lähteasend, B - 7 tunni pärast, C - 24 tunni pärast.

Organite õiget orienteerumist ruumis on kõige loomulikum panna maa raskustungi arvele. Seepärast nimetatakse ka võimet omandada kindlat vahekorda püstloodi suhtes geotropismiks. Eristatakse positiivset (juured) ja negatiivset (varred) geotropismi. Horitsontaalselt asetsevad lehed on rist- e. diageotroopsed. Esimesed tõendid selle kohta, et otsustavaks momendiks geotropismi juures on just raskustungi toime, saadi K n i g h t i poolt. Ta lahendas selle raske ülesande väga teravmeelsete katsete abil. Geotropismi tõestamise raskus seisneb selles, et asudes ise **maapinnal**, ei ole meil võimalik kõrvaldada raskustungi mõju. Knight asendas raskustungi tsentrifugaaltungiga. Selleks ta paigutas mitmesuguste taimede idandeid väikesele veskirattale, mis tiirles rõhtsuunalise telje ümber.

Sellistes tingimustes kasvasid varred tsentripetaaltungi ja juured tsentrifugaaltungi suunas. Raskustungi mõju oli aga nendele idanditele annulleeritud sellega, et iga ratta tiiru korral läbisid idandid kõik asendid (nagu tuuleveski tiivad). Raskustungi ühekülgse mõju kõrvaldamiseks asendas S a c h s veskiratta klinostaadiga (joon.114). Nii nimetatakse riista, mille abil saavutatakse üsna aeglane, kuid väga ühtlane pöörlemine. See ei tekita väikese kiiruse tõttu tsentrifugaaltungi. Klinostaat töötab kella mehhanismi abil, millele lülitite abil on kinnitatud telg. Sellele teljele on võimalik anda mitmesugust suunda ja pöörlemiskiirust, enamasti 1-10 tiiru tunnis.



Joon.114.
Klinostaat.

Kui asetada mingisuguse taime idand rõhtsuunaliselt ning keerutada seda klinostaadil horisontaalse telje ümber, siis ei teki mingisuguseid kõverdumisi ja idand kasvab sirgjooneliselt edasi. Niisuguse pöörlemisega kõrvaldatakse ühekülgne raskustungi mõju. Kui aga enne klinostaadi käikulaskmist hoida idand mõni minut horisontaalses asendis, siis kõverdub ta mõne aja pärast klinostaadil nii, nagu ta oleks seda teinud normaalses olukorras. See katse näitab, et ühekülgse raskustungi mõjul tekib taimes pingeline seisund, mis jaguneb ebaühtlaselt alumise ja ülemise külje vahel. See pingeline olukord laheneb mõne aja pärast kindla reaktsiooniga - kõverdumisega, kuigi selleks ajaks pinget tekitav põhjus on juba kõrvaldatud. Geotroopilise reaktsiooni väljakutsumiseks on tarvis kindel ärrituse hulk. Siinjuures on ükskõik, kas nõrgem ärritus mõjub pikema aja kestel või tugevam ärritus lühema aja vältel. Seesugust ärrituse tugevuse ja kestvuse

vastastikust sõltuvust nimetatakse ärritushulga seaduseks. See seadus on kehtiv mitte üksi geotropisminähtuste, vaid ka fototropismi ja teiste taimede kasvu liikumiste kohta.

Mitte kõik geotroopiliselt ärritava organi osad ei ole ühteviisi tundlikud raskustungile. Juba D a r w i n avastas, et juuretipp ongi 1–2 mm pikkuselt selle tundlikkuse keskuseks ja et dekapteeritud juured ei reageeri raskustungile. Kõrreliste idanditel on geotroopiline tundlikkus koondunud koleoptiilitippu.

H o l o d n õ i katsed näitasid, et dekapteeritud ja ühes sellega geotroopilise tundlikkuse kaotanud juurtele võib selle tundlikkuse tagasi anda, kui juure lõikepinnale kleepida kas mahalõigatud juuretipp või maisi koleoptiilitipp. Seega on ükskõik, kas see tipp pärineb juurelt, varrelt või teise liigi taimelt. Siit järgneb, et põhifaktoriks kõverdumiste tekkimisel on kasvuaine levimine, mis kuhjub selle alumisele küljele.

Väga huvitav ja tähtis on küsimus, miks reageerivad juured ja varred raskustungi mõjule diametraalselt vastupidiselt. Nende tipud tõõtavad välja ju ühesugust kasvuainet.

Juurte ja varte vertikaalsel orientatsioonil voolab auksiin basipetaalses suunas nende organite kooreosas igas küljes võrdselt. Juurte ja varte kald- või horisontaalasendi puhul valgub auksiin alumisele küljele. Selle põhjuseks on rakkude elektriline polarisatsioon. Alumine pool saab plusslaengu, ülemine miinuslaengu, mistõttu auksiini anioonid suunduvad positiivselt laetud alumiste rakkude poole.

Auksiini suurenenud kontsentratsioon soodustab rohkem varre alumise osa kasvu ja vars paindub üles. Muidugi toimub paindumine ainult kasvutsoonis. Vanematel taimedel tõuseb ainult kasvav osa. Erandi moodustavad kõrrelised, sest siin on geotroopiliselt tundlikud meristeemi interkalaarsed osad (joon.115).

Kui vars on omandanud vertikaalse asendi, siis ta enam ei kõverdu, kuna nüüd valgub auksiin alla kogu varre koore ümbruses ühtlaselt.



Joon.115.
Lamandunud kõrreliste geotroopiline painduмine.

Juure rakud on auksiini suhtes suurema tundlikkusega kui varred. Seepärast peatab auksiini kogunemine selle alumisel osal alumise poole kasvu. Ülemine pool kasvab suhteliselt kiiremini ja juur paindub alla. See paindumine toimub niikaua, kui juure tipp ei ole vertikaalses asendis. Peajuure vertikaalse asendi puhul liigub auksiin selle kooreosa igas küljes võrdselt, mistõttu ka rakkude kasvamine on ühtlane.

Toodu kujutab endast küllalt teravmeelset küsimuse lahendamist. Need seisukohad on põhjendatud W e n t i ja H o l o d n õ i katsetega ja nimetatakse seepärast Wenti-Holodnõi teooriaks. See teooria on kaasajal üldtunnustatud ja kujutab ühte taimefüsioloogia suuremat saavutust.

11. FOTOTROPISM

Nagu teada, on valgus roheliste taimede olemasolu paratamatuks tingimuseks. Seepärast pole imestada, et taimed väljendavad valguse suhtes väga suurt tundlikkust ning reageerivad väga erksalt neile langeva valguse suunale ja intensiivsusele.

Taimede võimet, kõverduda sõltuvuses valguse suunast, nimetatakse fototropismiks. Noored kasvavad varred ja idandid pöörduvad tavaliselt valgusallika poole. Sellist reaktsiooni nimetatakse positiivseks fototropismiks. Kõverdumist valgusallikast vastupidises suunas nimetatakse diafototropismiks. Positiivse fototroopsusega on maapealsed teljeorganid. Paljude taimede juurtel (ristõielised) on negatiivne fototropism. Seetõttu juured ei kasva maa seest välja.

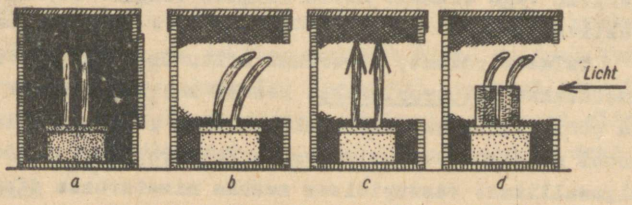
Fototroopsus oleneb ka valguse tugevusest. Nimelt liiga tugeva valguse korral võib positiivne fototropism asenduda negatiivse fototropismiga.

Fototropismi tähtsus taime elus on väga suur. Selle mõjul saavad valguse käes valguse energia arvel töötavad lehed asendi, mis on kõige soodsam valguse kasutamiseks. Mõned taimed reageerivad valgusele isegi nii tugevasti, et pöörduvad koos päikese liikumisega (päevalill, ruse).

Hästi avaldub fototropism ka toataimede juures, kuna nendele paistab valgus pidevalt ühesuunaliselt.

Ka klorofüllita seente sporangiumi kandjad ilmutavad fototroopilisi kõverdumisi. Seega fototropism ei ole seotud valgustundliku klorofülli tegevusega. Klorofüllita etioleeritud idandid on palju tundlikumad valguse suhtes. Üldse on nõrgas valguses kasvanud taimed fototroopiliselt tundlikumad.

Juba D a r w i n märkis, et kuigi reageerivaks osaks on venituvustsoon, on valguse mõju vastuvõtjaks kasvutipp. Kui katta koleoptiilitipp kinni valgust pidava tupega, siis kõverdust ei teki, kuigi koleoptiili alumine osa on valgustatud. Ümberpöördult, kui katta kinni koleptiili alumine osa, siis tekib koleoptiili alumises varjatud osas normaalne kõverdus. Siit tegi Darwin järelduse, et koleoptiili ülemisest osast antakse alumisse ossa edasi mingisugune mõjustus, mille mõjul tekib kõverdus (joon.116).



Joon.116. Kõrreliste koleptiili fototroopiline kõverdumine: a - koleoptiil pimedas, b - ühekülgselt valgustatuna, c - tipp kinnikaetuna, d - alumine osa kinni kaetud.

Seega valguse ärrituse võtab vastu lokaalselt ainult varre tipp, mis ise otseselt ei kõverdu. See fototroopiline reaktsioon antakse edasi isegi läbi želatiinikihi. Veel enam, dekapteeritud koleoptiilile võõra liigi tipu kleepimine annab samuti edasi fototroopilise reaktsiooni. Kui meie valgustame tippu ühel taimel, võib selle kohese asetamisega teise valgustamata dekapteeritud koleoptiilile kutsuda esile viimase kõverdumise. Läbi stanniooli ja vilgukivi see ärritus edasi ei kandu. Seega on siin tegemist juba tuntud auksiini mõjuga.

Kui B o y s e n - J e n s e n surus vilgukivi killukese koleoptiilitipu varjutatud külge, siis paindumist ei toimunud. Kui see aga suruti valguspoolsesse külge, siis toimus normaalne kõverdumine. W e n t i - H o l o d n õ i teooria kohaselt toimub valgustundlikus varretipus valguse ärrituse mõjul kasvuaine ümberpaiknemine. Ühekülgne valgustus kutsub esile varretipu kudede elektrilise polarisatsiooni. Nimelt omandab varjatud külg positiivse ja valgustatud külg negatiivse laengu. Negatiivselt laetud auksiini anioonid liiguvad positiivse laengu poole, põhjustades selle kogunemise varjutatud küljel. Laskudes basipetaalselt alla, põhjustab ta varjatud külje rakkude tugevamat kasvamist. Kokkuvõttes varjatud külje rakud kasvavad tugevamini valgustatud külje rakkudest ja vars kõverdub valguse suunas. Kasvuaine on universaalne ja mittespetsiifiline. Seetõttu võib ka võõra taime varretipp kutsuda esile selle kleepimisel dekapteeritud varrele viimase fototroopilist kõverdust samuti nagu selle enda tipp.

Kui valgustada taime ühelt küljelt mingisuguse valgusallika abil ja äkki katkestada valgustamine enne reaktsiooni saabumist, siis toimub kõverdumine ikkagi, kuigi alles teatud reaktsiooniaja järel. Intensiivsel valgustamisel on vajalik fototroopse kõverdumise saamiseks lühem valgustusaeg kui nõrgal valgusel.

12. KEMO- HÜDRO- JA TERMOTROPISM

Kemotroopilised kõverdused kutsutakse esile mingisuguse aine ebaühtlase jaotuse tõttu ümbritsevas keskkonnas. Kõige suurema tähtsusega on kemotropism seente ja teiste parasiitsete ning saprofüütsete taimede elus, aidates neil suunata oma hüüfe ja imijuuri toitainete allika poole. Eristatakse positiivset ja negatiivset kemotropismi. Positiivne kemotropism toimub toitainete suunas, negatiivne - toitainetest eemale. Esimest põhjustavad peamiselt niisugused toitained nagu suhkur, peptoonid, asparagiin, fosfaadid ja ammooniumühendid.

Negatiivne kemotropism esineb vabade hapete ja aluste, aga ka mõnede soolade puhul.

Kemotropism oleneb ka kontsentratsioonist: nimelt liiga kõrgete ainete kontsentratsioonide puhul võib positiivne kemotropism muutuda negatiivseks.

Kui sulgeda õhukindlalt nõu, milles asetseb taime juurestik ja jätta vabaks ainult pisike auguke, siis suunduvad kõik juured selle augukese poole - vastu hapnikule. Seda nähtust nimetatakse aerotropismiks, mis on kemotropismi erijuhus.

Veel suurema mõjuga juurte kasvule on keskkonna niiskus. Nimelt suunduvad ebaühtlaselt niiskes mullas juured niiskematesse mullaosadesse. Isegi õhus võib tähele panna juurte kõverdumist niiskuse poole. Viimased katsed õnnestuvad aga ainult küllalt niiskes õhus. Teiselt poolt ei teki aga niiskusega küllastatud õhus hüdrotroopilisi kõverdumisi, kuna siin on kogu ruum ühtlaselt niiske. Juure hüdrotroopiline tundlikkus on, samuti nagu geotroopilinegi, koondatud juure tippu. Ka ebaühtlane temperatuur võib põhjustada juurte ja varte kõverdumisi. Ka siin eristatakse positiivset ja negatiivset termotropismi.

13. NASTIAD

Erinevalt tropismidest nimetatakse nastidesks niisuguseid liigutusi, mis kutsutakse esile difuusselt ilma kindla suunata toimuvate ärrituste poolt, nagu näiteks temperatuuri või valguse intensiivsuse muutuse mõjul. Nastiliste liigutuste vajalikuks eeltingimuseks on vastavate organite dorsiventraalsus, s.o. liigutusi sooritavate organite kahekordne sümmeetria. Kui seejuures kasvab kiiremini organi morfoloogiliselt ülemine külg, siis nimetatakse seda epinastiaks. See viib näiteks pungade või õienuppude avamisele. Kiiremat alumise organi poole kasvamist nimetatakse hüponastiaks. See põhjustab õitel õiekatete sulgumise pärast õitsemise lõppu. Putuktoidulistel taimedel on nastilised liikumised põhiliselt toidu hankimise viisiks. Epinastia abil muutub paljude taimede lehtede asend päikese suhtes, mis on transpiratsiooni seisukohalt suure tähtsusega.

Kõige rohkem levinud on nüktinastilised liikumised, s.o. niisugused liigutused, mida kutsub esile öö ja päeva vaheldumine. Need on aluseks õite avanemise ja sulgumise ööpäevasele rütmile. Nüktinastiliste liikumiste põhjusteks võivad olla ka temperatuuri või valguse intensiivsuse muutused või siis mõlemad koos. Esimesel juhul on tegemist termonastiaga, teisel juhul fotonastiaga. Nüktinastiliste liikumiste põhjuseks on alumise ja ülemise poole erinev kasv, aga samuti ka turgori muutused.



Joon.117. Krookuse õite termonastiline avanemine.

Termonastilise liikumise näiteks võib olla tulbi või krookuse õis (joon.117). Kui tuua see väljast külma käest tuppa, siis õied avanevad. Fotonastilise liikumise näiteks võib olla vesiroosi kroonlehtede või võilille õisikute avanemis- ja sulgumisreaktsioonid (joon.118). Nende taimede õied sulguvad mitte ainult õhtuti, vaid ka pilvise ilmaga.



Joon.118. Võililille õite fotonastiline avanemine.

Mõned taimed aga, nagu aedtubakas, imelill (Mirabilis) jt., väljendavad vastupidist reaktsiooni, s.o. sulgevad oma õied tugeval valgustusel. Ööputukate abil tolmnevatel taimedel on aga õied öösel täiesti avatud.

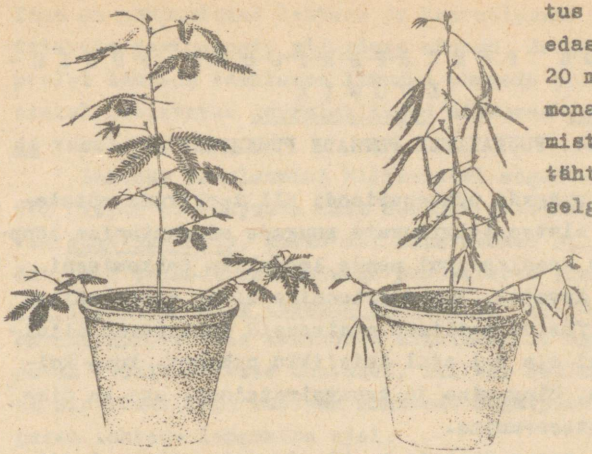
Väga sageli esineb temperatuuri ja valguse kombineeritud toime. Sellel teel liigutavad oma liitlehtede osi jänesekapsas, ristik ja teised taimed. Ühtedel taimedel tõusevad leheosakesed püsti, teistel langevad longu. Need liigutused toimuvad lehe liigendite abil. Lehekeste langemine põhjustatakse turgori tõusuga liigendi ülemises poolmes ja langusega alumises poolmes. Vastupidi lehtede tõusul, tõuseb turgor alumises küljes ja langeb ülemises. Allalastud lehed jahtuvad öösel vähem.

Nüktinastilised liigutused kaitsevad õie siseorganeid ebasoodsate välismõjude eest ja võimaldavad tolmlemist selleks soodsates tingimustes.

Nastilistest liikumistest on huvitavamad seismonastilised liikumised. Need on taime vastusteks tõugetele ja raputustele.

Niisuguseid liikumisi võib tähele panna paljude korvõieliste õitel, näiteks rukkilillel. Selle tolmuka niidid tõmbuvad puudutamisel kiiresti kokku ja raputavad sellega õietolmu putukatele pähe, kes on pistnud oma lõndi õie põhja.

Teistest seismonastilistest liikumistest on rohkem tuntud tundliku ehk häbeliku mimoosi lehtede liigutused (joon. 119). Mimoos langetab lehed mõne sekundi jooksul nõrga puudutuse korral. Ka valge akaatsia reageerib raputustele. Selliste liikumiste põhjuseks on turgori muutused. Seismonastilised ärritused põhjustavad plasma läbilaskvuse suurenemise. See kutsub esile vee väljatungimise intertsellulaaridesse ja turgori languse liigendi alumise külje rakkudes. Saadud ärri-



tus kandub taimes edasi kiirusega 15–20 mm sekundis. Seismonastiliste liikumiste bioloogiline tähtsus ei ole veel selge.

Joon.119. Mimoosi lehtede seismonastilised liikumised. A – normaalsed oksad, B – seisund pärast nõrka puudutust.

TAIMEDE PUHKEPERIOODI FÜSIOLOOGIA

14. PUUTAIMEDE PUNGADE PUHKEPERIOOD

Puutaimede pungade puhkeperioodi all tervikuna mõistetakse ajajärku alates talvituvate pungade moodustumise lõppjärgust lehtede kaenlas kuni nende loomuliku puhkemiseni järgmise aasta kevadel. Puhkeperioodi ajal ei esine välist taime kasvu ja füsioloogilised protsessid saavutavad miinimumi. Muidugi ei ole sel ajal täielikku puhkust, kuna toimub ainevahetus, hingamine ja transpiratsioon, aga ka õiealgmete diferentseerumine.

Eristatakse kolme üksteiseks üleminevat puhkeperioodi faasi: eel-, sügav- ja sundpuhkefaasi. Sügavpuhkust nimetatakse ka orgaaniliseks või puhkeperioodiks kitsamas mõttes, aga ka bioloogiliseks puhkuseks. Viimase nimetusega tahetakse rõhutada, et sügavpuhkus on põhjustatud taime seesmise bioloogilise seisundiga. Sügavpuhkefaasi algus on liigioomane ja pärilikult kinnistatud.

Puhkeperioodis on taime meristemaatilised koed (pungad, seemnete eod, kambium). Eelpuhkefaas algab puude pungadel juba suve esimesel poolel, ajal, mil kasvuks on veel soodsad tingimused. Sellest momendist, mil pung on täiesti täiskasvanud, võib lugeda selle puhkeperioodi algust. Kui taime lehed eelpuhkefaasis eemaldada, siis võivad pungad puhkeda. See puhkeperioodi algus, mille jooksul pungi võib kergesti sundida kasvama, nimetatakse eelpuhkuseks. See puhkefaas esineb paralleelselt vegetatsiooniperioodi lõpuga. Ta haarab ainult lehtede kaenlas tekkinud talvituvaid pungi. Sellega saavutatakse kasvu lõppemine ja taimede õigeaegne valmistumine talveks. Eelpuhkefaasis plastilisi aineid ei kasutata enam kasvuks, vaid kogutakse varuainetena. Lõunapoolsema päritoluga taimedel on varuaineks peamiselt tärklis, kaugel põhjas kohastunud taimedel aga rasvad. Pungade eelpuhke-

faas on põhjustatud lehtede ja kasvutippude poolt väljatöötatavate kasvuainete pidurdava mõjuga. Seega suve esimesel poolel lehtede kaenlasse ilmunud pungade puhkemist samal aastal takistavad korrelatiivsed nähtused pungade ja lehtede vahel.

Lehtede eemaldamine hilisematel aegadel, suve keskel või lõpus ei põhjusta enam pungade puhkemist. Pungad asuvad sügavpuhkuses, mille all mõistetakse niisugust seisundit, mil taimede asetamisega soodsatesse tingimustesse ei ole võimalik esile kutsuda kasvuprotsesse. Sügavpuhkuses on kasvuprotsessid vähenenud miinimumini, aga pungades toimuvad kvalitatiivsed muutused, millede läbimiseta pungad ei ole võimelised kasvama hakkama. Sügavpuhkus on kõige tugevam lehtede langemise ajal.

Asjaolu, et lehtede eemaldamine sügavpuhkuse ajal ei kutsu enam esile pungade puhkemist, on suure tähtsusega. Seda takistavad täiesti maksvusele pääsenud sisemised tingimused. Pungade puhkemine tähendaks kasvuprotsesside uuesti alustamist ning vahepeal kogutud varuainete ärakasutamist. Talv tabaks siis meie puutaimi otse kasvu ajal ja nende hukkumine oleks möödapääsematu.

Eel- ja sügavpuhkuse ajal on kõik taime füsioloogilised protsessid suunatud talveks ettevalmistumisele: lõpeb kasv, toimub võrsete puitumine ja valmimine. Sügavpuhkuse ajal toimuvad taimedes kindlad rakusisesed anatoomilis-struktuurilised ja biokeemilised muutused, mis on tuntud karastumise nime all.

Looduslikes tingimustes lähevad taimed sügavpuhkusse juba suve lõpul ja lõpetavad selle enamasti külma saabumise ajaks. Taimede minek sügavpuhkusse ei ole otseselt seotud ebasoodsate tingimustega. Sel ajal on väliskeskkonnas veel soodsad tingimused. Ka ei ole puhkeperiood seotud lehtede langemisega. Taimed lähevad puhkeperioodi juba ammu enne lehtede langemist. Puhkeperioodi põhiliseks esilekutsujaks on taimede fülogeneesi jooksul väljakujunenud ja pärilikult kinnistatud seesmine arengu rütm. See on seotud

kasvu pidurdusega, viljade ja võrsete valmimisega ja kudede diferentseerumisega. Suur tähtsus puhkeperioodi minekul on kasvu inaktivaatoriteks olevate varuainete kogunemisel. See muidugi ei tähenda, et puhkeperioodi minek ei sõltu välistingimustest. Et minna puhkeperioodi, peab taim läbi tegema teatud eelneva arengu. See eelnev areng on aga mõjutatud välistingimuste (temperatuur, valgus, päeva pikkus, toitained jne.) poolt. Kui taime seemikud tuua enne lehtede langemist kasvuhoonesse, siis nende lehed langevad alles detsembris või jaanuaris. Analoogiline olukord esineb mööduka kliima taimede (tamm, õunapuu) kasvatamisel troopikas. Siin nad muutuvad lõppude-lõpuks igihaljasteks. Troopikas langevad nende lehed võrdselt kogu aasta jooksul nagu meil okaspuudel.

Sügavpuhkuse kestvus määratakse: 1) taime bioloogiliste iseärasustega; 2) välistingimustega. Taime bioloogilised iseärasused on kõige paremini seletatavad geograafilise minevikuga.

Taimede sügavpuhkefaas töötati välja loodusliku valiku protsessis kui kohanemisreaktsioon teatud asukoha ebasoodsate tingimuste üleelamiseks. Meie tingimustes oma evolutsiooni läbi teinud ja seetõttu täiesti kohanenud metspuud on lühikese sügavpuhkusega ja väljuvad sellest juba novembris või detsembris. Üldiselt on sügavpuhkus lühem põhjalaiustel kasvavatel taimedel ja pikeneb lõuna suunas, kus talvel võivad esineda perioodilist kasvu soodustavad tingimused. Põhjas veel mitte täielikult kohanenud lõunapoolsemad puud (saar, pihlakas, sarapuu) on teatud määral pikema sügavpuhkefaasiga. Põhjarajoonidest pärinevad külmakindlad õunapuusordid (Antoonovka) on lühema puhkeolekuga kui külmaõrnemad lõunapoolse päritoluga sordid.

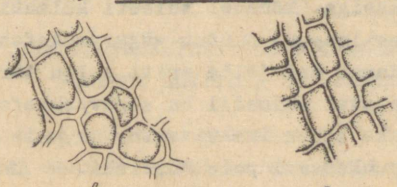
Välistingimustest on olulisem temperatuur. Enamiku parasvöötme taimede pungad vajavad sügavpuhkuse läbimiseks madalaid temperatuure. See vajadus on seotud sügavpuhkefaasi lõpuga ja on eri taimedel erinev. M o r o z, uurides Leningradi tingimustes läbi 123 puuliiki, tuli järeldusele, et

Leningradi tingimustes vajavad madalaid temperatuure 90% uuritud liikidest. Enamik taimi vajas sügavpuhkuse läbimiseks madalaid temperatuure 0-10° ja alla nulli 30-60 päeva jooksul. Kui nende taimede oksad lõigati lehtede langemise ajal ja asetati soojas vette, siis pungad ei puhkenud. Detsembris lõigatud okstel puhkevad pungad kiiresti. Madalate temperatuuride mõjul toimuvad taimedes hüdrolüütilised protsessid ja taimed vabanevad kasvu inaktivaatoritest (varuained).

Kui sügisel tuleb tugev külm, siis sügavpuhkus lõpeb kiiresti. Kõrgemate temperatuuride korral aga sügavpuhkuse läbimine venib. Toatingimustes jäävad pungad kauaks ajaks puhkeseisundisse. Pehmema talvega aastatel on puutaimedel sügavpuhkefaas pikem. Põhjast pärinevatel taimedel võib lõunas sügavpuhkus kesta kuni kevadeni.

Madalate temperatuuride vajadus sügavpuhkuse läbiviimiseks on suure tähtsusega. Kui taimed võiksid läbida sügavpuhkuse kõrge temperatuuri juures, siis juhuslike, s.o. kauaaegsete soojade sügisilmade puhul lõpeks sügavpuhkus liiga vara ja pungad hakkaksid talve tulekul kasvama.

Protoplasma füüsikalis- keemiliste omaduste uurimisel on tõestatud, et sügavpuhkefaas on seoses kolloidide hüdrofiilsuse ja üldise veesisalduse vähenemisega. Nende muutuste aluseks on protoplasma rikastumine rasvade ja lipoididega. Protoplasma eraldub kestast ja kattub tiheda lipoidide kihiga ning seos üksikute rakkude vahel katkeb. Seoses sellega on huvitavad H e n k e l i tööd, millede järgi puhkevate organite (pungad, silmad, seemned) rakud on plasmolüüsunud rakkude kujuga (joon.120). Plasmodesmid on kadunud, mis taimede



Joon.120. Kase punga rakud puhkeseisundis (A) ja ajatatuna (B).

väljumisel sügavpuhkusest tekivad uuesti. Aktiivses kasvuhoos olevate rakkude vahel esinevad plasmodesmid, niidikesed, mis ühendavad rakke üksteisega läbi rakuseinte. Sügavpuhkuse üle saab Henkeli järgi otsustada plasmolüüsi vormi põhjal. Puhk~~Kasv~~avate rakkude protoplasma annab kohe kumerplasmolüüsi, ~~puhk~~kasv~~avate~~ rakkude protoplasma aga algul nõgusplasmolüüsi.

Looduslikes tingimustes enamiku mõõduka kliima talvituvate taimede sügavpuhkus lõpeb juba talve alguses (november või detsember) ja kogu talve kuni kevadise kasvuni asuvad pungad sundpuhkuses. Seesmiselt on pungad sel ajal juba kasvuks valmis. Kasv ei toimu aga selleks vajalike tingimuste puudumisel peamiselt madalate temperatuuride tõttu. Sügavpuhkus on taimedele vajalik kasvu takistamiseks sügisperioodil. Lõpetades sügavpuhkuse sügise lõpul või talve algul, ei allu taimed enam külmakindluse kaotamise hädaohule, kuna sel ajal puuduvad kasvuks vajalikud tingimused. On põhjust arvata, et sundpuhkus on taimedele kasulik külmakindluse seisukohast, kuna kõige intensiivsemad külmakindlust tõstvad biokeemilised muutused saavad toimuda just pärast sügavpuhkusest väljumist, s.o. sundpuhkuse ajal.

Sügavpuhkuses fermentide sünteetiline tegevus domineerib hüdrolüütilise tegevuse üle. Selle tagajärjel toimub kudedes kasvu inaktivaatorite, tärklise ja rasvade moodustumine. Madalate temperatuuride mõjul toimub novembris taime aeglane väljumine sügavpuhkefaasist. Hüdrolüütilised protsessid saavad ülekaalu, mille tagajärjel muutub tärklis osmootselt aktiivseteks kaitseaineteks. Seetõttu just meie tingimustes iseloomustuvad külmakindlamad sordid ja liigid lühema sügavpuhkefaasiga. Mõnedel täiesti külmakindlatel taimedel (paju, metsviinapuu) puudub sügavpuhkefaas täiesti. Kuid see-eest sisaldavad nad jälle eriti palju tärklist. Nendel aegadel, mil teistel taimedel on sügavpuhkefaas, on neil tärklis ise heaks kasvu inaktivaatoriks, mistõttu erilist sisemist sügavpuhkefaasi pole tarviski.

Külma ajal muutuvad tärklis ja rasvad aga kaitseaineteks, tõstes külmakindlust. Seega, sügavpuhkuse läbimine ei

põhjusta külmakindluse langust. Ta loob ainult võimaluse selle kindluse kadumiseks juhul, kui on olemas kasvuks soodsad tingimused. Kasvuks soodsate tingimuste puudumisel, nagu see esineb meie tingimustes talvel, ei lange külmakindlus, vaid isegi tõuseb sügavpuhkusest väljumisel. Soojade ilmade esinemisel võib tähendada sügavpuhkefaasi ajutist tagasipöördumist, millega käib kaasas ka tärklise hulga suurenemine. Võib arvata, et sellega käib kaasas ka pungade puhkemisvõime vähenemine, sest ka kevadel ei ole kasulik pungade liigvarajane puhkemine.

Taimede vegetatsiooni- ja puhkeperiood on seotud ka nukleiinhapete sisalduse oluliste muutustega. Nimelt kaasneb kevadine intensiivne kasv rakkude kõrge nukleiinhapete sisaldusega. Taimede üleminekul puhkeperioodi väheneb nukleiinhapete sisaldus ja tõuseb jälle sügavpuhkefaasist väljumisel. Nagu teada, sisaldavad nukleiinhapped makroenergeetilisi sidemeid, mis etendavad tähtsat osa kasvul toimuvates sünteetilistes protsessides.

Puhkeperioodi vaheldumine kasvuperioodidega on omane ka troopilise tsooni taimedele. Mõned troopikataimed on aasta jooksul isegi mitu korda puhkeperioodis. Siinjuures valitseb troopikataimedel puhkeperioodi suhtes väga suur mitmekesisus. Osa taimi läheb puhkeseisundisse ajal, mil kasvuks on olemas kõik vajalikud tingimused. Siit võib järeldada, et kasvu pidurdus on taimedele füsioloogiliselt vajalik. Teine osa taimi on puhkeperioodis suvise põua ajal, mis on jälle kohastumine ebasoodsate tingimuste üleelamiseks.

15. TAIMEDE PUHKEPERIOODI SUUNAMINE JA SÜGAVPUHKUSE KUNSTLIK KATKSESTAMINE

Mõjudes puhkeperioodile eelnevatele protsessidele, võime puhkeperioodi saabumist kiirendada või aeglustada. G a r n e r ja A l l a n d, reguleerides kunstlikult päeva pikkust, saavutasid lehtede väga varajase langemise paljudel puuliikidel. Süvendades neid uurimusi, näitas M o š k o v,

et ka kõiki teisi nn. sügisesi võrsete valmimise protsesse (kasvu seismajäämist, tipmise punga puhkeolekusse minekut, korkkihi tekkimist, varuainete kogunemist jne.) võib teatud määral reguleerida päeva ja öö pikkuse vahekorraga. Sel teel läks Moskovil korda parandada lühipäeva tingimustes üleskasvanud lõunamaiste taimede talvekindlust. Valge akaatsia, aprikoos, kreeka pähklipuu jt., mis tavaliselt Leningradis ära külmusid, talvitusid sel juhul suurepäraselt ilma igasuguste talvekateteta.

Ka kuivad ilmad ja rikkalik fosforväetis soodustavad puhkeperioodi kiiremat saabumist. Rikkalik lämmastikväetis ja liigne niiskus soodustavad tugevat vegetatiivset kasvu ja põhjustavad taimede puhkeperioodi saabumise hilinemise.

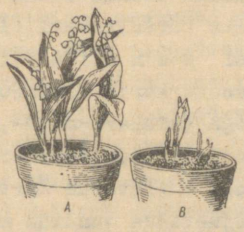
Kevadel on võimalik puhkeperioodi lõppu vajaduse korral pikendada. Näiteks kartuli mugulate hoidmine 1-3° temperatuuris takistab nende enneaegset idanemist. Aianduse praktikas kasutatakse viljapuude valgendamist. See vähendab nende soojenemist päikesekiirte mõjul ja seega pikendab puhkeperioodi. Häid tulemusi annab ka viljapuude pritsimine α-naftüülhappega. Suvel pritsitud pungad lähevad puhkeperioodi varem ja puhkevad järgmisel kevadel hiljem.

H e n k e l i järgi toimub puhkeperioodis protoplasma eraldumine kestast. Protoplasma pindkihid rikastuvad sel ajal lipoididega, mis isoleerivad rakuplasma veest ja gaasivahetusest. Sama nähtus esineb ka kartuli silmade rakkudes. Lipoidse kihiga kaetud protoplasma ei lase vett läbi ja ei ole võimeline kasutama toitaineid. Kõik mõjustused, mis ühel või teisel määral häirivad lipoidset kihti, põhjustavad ka puhkeperioodi katkemise. Seepärast on taimede puhkeperioodi võimalik katkestada väga erinevate võtete ja faktorite abil.

Enamik niisugustest võtetest pärineb aianduspraktikast ja on tekkinud soovist saada ilusaid õitsvaid taimi talvel. Tähtsamad niisugustest sügavpuhkuse kunstliku katkestamise ehk ajatamise võtetest on eeteriseerimine, soojad vannid ja töötlemine kasvuainete väikeste doosidega.

Eeteriseerimisel asetatakse oksad 24-48 tunniks hermee-

tiliselt suletud eetri aurudega kasti või kupli alla. Enamikule taimedele on eetri optimaalseks kontsentratsiooniks 0,3 -0,5 ml 1 l õhu kohta (joon.121).



Joon.121. Eeteriseeritud maikellukesed (A) ja kontroll (B).

Veelgi lihtsam on M o l i s c h i vannide menetlus. Maapealsed taimede osad asetatakse 9-12 tunniks soojendatud vette (30-35°). Nii pärast eeteriseerimist, kui ka sooja vee vanne tuleb taimed asetada sooja, niiskesse ja valgesse kohta. Katseokste pungad hakkavad liikuma umbes nädala pärast, tekivad noored lehed ja õied.

On huvitav, et nii sooja vee kui ka eetri mõju on puhtlokaalne. Kiirendatud pungade ja õite puhkemine esineb ainult nende pungade ja võrsete juures, mis allutati otseselt nende ärritajate toimele (joon.122).



Joon.122. Sireli oks, mille parem pool on vannitatud, vasak aga soojaveevannist välja jäetud.

Peale eetri aurude saab taimi ajatada ka sinihappe, atsetooni, valgustusgaasi jt. gaaside abil. Ka pungade vigastamine, kiiritamine, soolalahustega pritsimine jne. võimaldab kiirendada pungade puhkemist.

Sama efekti võib saavutada taimede külmutamisega. Taimed, mis on terve talve püsinud soojas ruumis, puhkevad hiljem kui külmasaanud taimed (joon.123).

Ka sünteetilised kasvuained võimaldavad väikestes kontsentratsioonides katkestada pungade puhkeperioodi. Selleks

otstarbeks kasutatakse peamiselt heteroauksiini.



Joon.123. Nõgesed, milledest 1 veetis talve väljas lume all, kuna 2. soojas kasvuhoones.

Suurima praktilise tähtsusega on kartuli mugulate puhkeperioodi katkestamine, mis võimaldab lõunas saada suve jooksul kaks kartulisaaki. Ameerika uurijal D e n n i s e l läks esimesena korda mitmesuguste ainetega (tiokarbamiid-, rodaniidsoolad, etüleenkloorhüdriin jt.) äsja koristatud kartuli mugulaid mõjustades sundida neid idanema. Nendest ainetest pakub kõige suuremat huvi etüleenkloorhüdriin.

Etüleenkloorhüdriini, α-naftüüläädikhappe ja teiste sünteetiliste ainete abil on võimalik pidurdada ka kartuli idanemist säilitamise ajal. See on suure praktilise tähtsusega, kuna idanemine viib kartuli seemneomaduste halvenemisele, aga ka kadudele toiduks ja töötlemiseks kasutatava kartuli säilitamisel.

16. SEEMNETE PUHKEPERIOODI KATKESTAMISE TINGIMUSED

Ka paljude taimede seemned asuvad puhkeperioodis. Seemnetel võib olla kas sügav- või sundpuhkus. Nad ei idane harilikult seepärast, et on õhukuivas olekus. Seemnete kiire ja ühtlane idanemine soovitaval ajal on praktiliselt kasulik, seepärast võib sügavpuhkuse kadumist põllukultuuride juures panna inimese poolt teostatava valiku arvele. Kuid ka männi, kuuse, kollase akaatsia jt. taimede seemned võivad soodsates tingimustes idaneda igal aastaajal.

Enamikele metsikult kasvavate taimede seemnetele on omane sügavpuhkus. See ei võimalda nendel idaneda ebasoodsal aastaajal (sügisel). Viimaste hulka kuulub ka kartuli mugul, mis ei idane sügisel ja omandab selle võime alles talvel.

Sügavpuhkus on seemnete kauaaegse säilimise põhjuseks.

Seemnete idanematus on seotud mitmete põhjustega, olenevalt liigist. Põhilisteks on: 1) idu või endospermi mittevalmivus ja 2) kesta läbilaskmatus veele, hapnikule ja süsihappegaasile. Sageli on tegemist ühe ja sama liigi juures mitme põhjuse kombinatsiooniga.

Mittevalminud seemneid saab tihti idanema sundida valmimist kiirendavate teguritega. Näiteks niiskete ja jahedate sügisilmade puhul halvasti valminud teraviljade idanemist saab tõsta kevadise soojendamisega päikese ja õhu käes või kuivatamisega kuivatites.

Mõnede taimede seemned (õunapuu, pirn, luuviljalised, saar, pärn) vajavad puhkeoleku läbimiseks madalaid temperatuure normaalse aeratsiooni ja niiskusega. Sellised seemned pannakse kihtidena niiskesse liiva või turbasse ja asetatakse jahedasse kohta (+5°) või lume alla. Sellised tingimused läbivad seemned looduslikus olukorras. Seda võtet nimetatakse stratifitseerimiseks (stratifik.-kihilisus). Stratifitseerimise kestvus eri taimedel on erinev. Nii näiteks aprikoosil, vahtral ja seedril on selleks küllaldane kolmest, pärnal viiest kuust jne. Õunapuul on vajalik ainult madal temperatuur (0-5°), kuid saare seemnetele on vajalik vahelduv temperatuur: esimese kolme kuu jooksul kõrge (15-20°) ja ülejäänud ajal (0-5°) madal.

Stratifitseerimine ei ole sama jaroviseerimisega, kuigi nendeks on vajalikud tihti samad tingimused. Stratifitseerimine on vajalik puhkeperioodi läbimiseks, kuna aga jaroviseerimine toimub puhkeperioodi läbinud ja idanema hakanud seemnete juures.

Paljudel taimedel on nn. kõvad seemned, mis ei hakka idanema sellepärast, et nende kest ei lase läbi vett või hapnikku, sageli aga mõlemaid. Niisugused seemned esinevad väga sagedasti mesikal, ristikul, lutsernil, lupiinil jt. Nendel on tarvis seemnekesta vigastada. Sellist vigastamist nimetatakse skarifikatsiooniks, mida võib teostada mehhaaniliselt, keemiliselt või termiliselt.

Hapniku puudus limiteerib sageli teraviljade idanemist. Väga sageli kuhjub läbilaskmatu kestaga seemnetesse rikkalikult CO_2, mis hoiab embrüonaalsed rakud anabiootilises seisundis. Siia kuuluvad paljude umbrohtude (teeleht, litterhein, hiirekõrv, malts jt.) seemned. Ka siin tuleb kestad purustada selleks, et seemned hakkaksid idanema.

17. TAIMEDE TALVITUMISEGA SEOSESOLEVAD MÕISTED

Üksikute taimeorganismide füsioloogiliste funktsioonide vaatlemisel nägime, et iga füsioloogiline protsess võib toimuda ainult teatud välistingimuste olemasolu. See on taimede kohanemise tulemuseks pika evolutsiooni jooksul olemasolevatele kasvukoha tingimustele. Kuid looduses ei ole ühtede tingimuste vaheldumine teistega sageli seaduspärase iseloomuga. Iga tunduvam kõrvalekalle normaalsest põhjustab muutusi taimede füsioloogilises tegevuses, aga tugev kõrvalekalle normaalsest kutsub esile taimede kahjustusi. Meie klimaatilistes tingimustes on kahtlemata olulisemad <u>talvekahjustused</u>.

Taimede vastupidavust kõikidele talvistele kahjulikele mõjudele (madal temperatuur, haudumine, talvine põud, rohttaimede läbivettimine, üleskergitamine jne.) nimetatakse <u>talvekindluseks</u>.

Suurem osa talvekahjustustest on põhjustatud <u>madalate temperatuuride</u> poolt. Siinjuures reageerivad taimed madalatele temperatuuridele erinevalt. Mõnedele on kahjulikud juba madalad positiivsed temperatuurid, teistele, nagu enamikule meie puutaimedele, tekitavad tõsiseid vigastusi alles temperatuurid alla -25 ja -30° C. On ka vahepealseid, mis taluvad temperatuuri ainult veidi alla 0°.

Et iseloomustada sellist mitmekesisust taimede hulgas, tarvitatakse mõisteid: jaheduskindlus, külmakindlus ja pakasekindlus, tähistades nendega erinevaid astmeid taimede vastupanuvõimes madalamatele temperatuuridele.

<u>Jaheduskindluse</u> all mõistetakse taimede vastupidavust madalamatele positiivsetele temperatuuridele. Troopikataimed ei ole külmakindlad, kuid on erineval määral jaheduskindlad.

Taimede külmakindluse all mõistetakse tema võimet taluda võimalikult väiksema kahjuga oma elutegevusele miinustemperatuure. Kuna ka selles suhtes on suuri erinevusi, eristatakse peale selle veel mõistet "pakasekindlus" - taimede võimet taluda temperatuure alla -20° C.

18. TAIMEDE KÜLMUMINE JA SEEJUURES TOIMUVAD PROTSESSID

Ainult troopilises kliimas on taimed alati elutegevusele soodsates temperatuuritingimustes ning võivad takistamatult areneda kogu aasta. Parasvöötmes aga ja isegi subtroopikas tuleb neil taluda temperatuure alla nulli, mistõttu nende mahlad külmuvad. Taimed, milledel pole küllaldaselt vastupidavust nende kudedes madalate temperatuuride mõjul toimuvatele muutustele, saavad raskesti vigastada või hävivad hoopis. Seepärast on taimede elu parasvöötmes väga tihti seotud nende külmakindlusega. Väga vähesed nendest on nii lühikese vegetatsiooniperioodiga, et terve arenemistsükkel võiks mahtuda külmavabasse perioodi. Enamus parasvöötme taimedest kuulub aga mitmeaastaste taimede hulka, eriti puutaimed, mis alluvad kõikidele talvistele ohtudele.

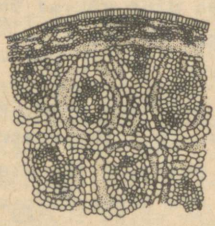
Taimede külma talumise võime võib olla põhjustatud taimede mitmesugustest iseärasustest. Üheaastased taimed elavad talve üle küpsete ja kuivade seemnetena, mis ei ole külmade vastu kuigi tundlikud. Suur osa mitmeaastastest taimedest kaotavad sügisel oma maapealsed organid ning talvituvad mullakihiga ja lumega külma vastu hästi kaitstud sibulatena, mugulatena ja juurikatena. Kuid taliviljad ja puutaimed peavad paratamatult taluma pakase mõju. Nende koed külmuvad ja nende talvitumisvõime on seletatav küllalt kõrge külmakindlusega.

Külmakindluse mõistmise võti seisab nende nähtuste tundmaõppimises, mis toimuvad rakkude ja kudede külmumisel taimedes.

Teatavasti on külmavõetud taimed otsekui keedetud taimede ilmega. Nad kaotavad turgori, nende lehed muutuvad kii-

resti prunniks ning kuivavad. Massiivsetest kudedest, nagu kartulimugulatest või peedi juurtest voolab pärast külmumist ja ärasulamist vett välja sama kergesti kui käsnast.

Niisugust kerget mahla väljavoolamist külmavõetud organitest seletati kaua aega sellega, et külmudes vesi paisub ning purustab siis rakukestad. See oletus osutus siiski ekslikuks, sest mikroskoopilised uurimused näitasid, et külmuma hakkab kõige enne rakukesti immutav vesi ja et jää tekib peamiselt mitte rakkudes, vaid rakkude vaheruumides (joon.124).



Joon.124. Jää kogunemine Fritillaria varre intertsellulaarides.

Taimede hävinemise põhjust tuleb seepärast näha mitte rakukestade lõhkemises, vaid protoplasma muutustes, nimelt selle koagulatsioonis. See koagulatsioon aga toimub asjaolu tagajärjel, et rakkude vaheruumides tekkinud jääkristallid imevad kasvades rakkudest vett ära. Rakumahl muutub seetõttu ikka rohkem ja rohkem kontsentreeritumaks. Peale selle talub protoplasma ka veel mehhaanilist survet kasvavate jääkristallide poolt. Kõige selle tagajärjel tekib protoplasma kolloidainete pöördumatu koagulatsioon ja pärast seda see osutub juba elutuks. Seega taimede külmumine on taime protoplasma struktuuri rikkumise tulemuseks. Maksimovi järgi ei hukku taim mitte madala temperatuuri otsesel mõjul, vaid jää tekkimisega kaasneva raku veeretiimi muutuse tagajärjel. Juhul, kui jää tekib intertsellulaarides, võib kude veel paraneda. Kui jää aga tekib raku sees, siis hävib rakk. Jää tekkimine rikub protoplasma kiled ja struktuuri. Selle tagajärjel suureneb kiiresti permeaablus, mis omakorda kiirendab jää tekkimise kiirust. Jää purustavast mõjust tunnistavad faktid, mis näitavad, et normaalse niiskusega (10-12%) seemned kannatavad kergesti isegi vedela õhu temperatuure, samal ajal

kui 30–40% niiskuse sisaldusega seemned hukkuvad juba -5° temperatuuri juures. Huvitav, et mõned objektid (spermatozoidid, pärmid, sibula epidermis) ei kannata pakast 20 või 30°, kuid samal ajal kannatavad vedela õhu (-190°) temperatuuri. Seda seletatakse sellega, et sel juhul külmub vesi amorfsel kujul, moodustamata jääkristalle.

Mitte iga raku külmumine pole surmav. Kui jääd moodustub vähe ja kui taim on teatava külmakindlusega, siis pärast jää sulamist jääb taim elavaks. Nii näiteks kannatavad kapsa lehed kuni -6°. Neis moodustub teatud hulgas jääd. Pärast jää sulamist on lehed närtsinud, kuid pikkamööda turgor taastub. Turgori kadumine rakkude külmumisel näitab, et sel juhul kaovad raku osmootsed omadused.

Taimed, mis taluvad mõõdukat külmumist, edasisel temperatuuri langemisel lõppude-lõpuks hävivad. Maksimovi järgi toimub see seepärast, et madalama temperatuuri juures muutub jääks suurem hulk vett. Protoplasma kaotab rohkem vett ja ka jääkristallide mehhaaniline surve suureneb. Nii näiteks on noortes talinisu taimedes -13° juures muutunud jääks 62% veest, -14° juures 64, -17° juures 67 ja -19° juures 70% veest. Vee kaotuse tagajärjel anioonide ja katioonide mõju protoplasmale suureneb. Ka rakumahla happesus tõuseb. Kõik need muutused soodustavad protoplasma koagulatsiooni.

Esitatust on näha, et madalate temperatuuride kahjustuste aste sõltub esmajärjekorras protoplasma omadustest. Sellega on seletatav ka see suur tähelepanu, mida pühendatakse külmakindluse uurimisel protoplasma omadustele. On tõestatud protoplasma kõrge viskoossuse ja seotud vee suur positiivne tähtsus külmakindlusele.

19. TAIMEDE ERINEVA KÜLMAKINDLUSE PÕHJUSED

Mitte kõik taimed ei hävi ühteviisi kergesti jää tekkimisel. Mõned tundlikumad surevad juba selle protsessi algul (kartul, tatar, mais, lina jne.). Teised taluvad keskmist

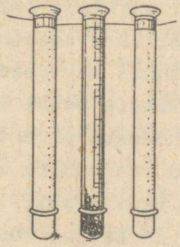
külmumist (kapsas, sibul). Kolmandad võivad läbi külmuda kuni täiesti kõvaks muutumiseni ja sellele vaatamata mitte midagi oma eluvõimest kaotada. Niisugused on näiteks paljud polaarmaade taimed, aga ka taliviljad (rukis, nisu), mis isegi lumevaestel talvedel taluvad 15-20° külma. Veelgi suurema külmakindlusega on lehtpuude talvituvad pungad ja okaspuude okkad.

Niisuguse erineva külmakindluse põhjust taheti algul seletada sellega, et vähese vee sisaldusega talvituvates elundites, eriti pungades ja okastes ei saa jää üldse tekkida. See vaade aga osutus ekslikuks. Ka kõige lihtsamad vaatlused näitasid, et needki elundid külmuvad 15-20° külmas. Veelgi madalama temperatuuri mõjul muutuvad nad hapraks nagu klaas. Samuti kõik välised külmakaitse vahendid, milledeks peeti kaua aega korkkihti, pungade soomuseid jne., osutuvad täiesti võimetuks takistama külmumist vähegi pikema aja vältel. Nende moodustiste ülesanne osutub hoopis teiseks. Nimelt nad kaitsevad taime mitmesuguseid osi talvise kuivamise vastu. Talvine kuivamine ohustab taimede maapealseid osi talvel, sest külmunud mullast on vee juurdevool jäänud seisma. Taimede külmakindluse põhjused ei ole mitte selles, et talvituvad taimed kaitsevad endid jää tekkimise ohu eest, vaid selles, et nad muudavad endid mittetundlikeks jää tekkimise vastu.

See mittetundlikkus saavutatakse rakkudes toimuvate füüsikalis - keemiliste muutuste kaudu. Nimelt on juba ammu tähele pandud, et taliviljade lehtedes ei ole võimalik leida tärklist, võrdlemisi rohkesti on aga suhkruid. Suhkur, nagu näitavad katsed, kaitseb valkaineid külma mõjul koaguleerimast. Teda võib seepärast nimetada kaitseaineks. Suhkrute ja teiste vees lahustavate ainete kaitse mõju seletatakse osalt sellega, et nad seovad osa vett ja vähendavad sellega rakkudes moodustuvat jää hulka. Varuaine tärklis aga ei seo vett.

Niisugust suhkru kaitsemõju võib kergesti tõestada järgmise lihtsa katsega. Võtame kolm katseklaasi taimest väljapressitud mahlaga, mis alati sisaldab mingisugusel määral

valke. Ühe katseklaasi jätame kontrolliks, kuna kaks teist asetame külma kätte. Ühesse nendest lisame veidi suhkrut. Näeme, et suhkru lisamisel katseklaasi jäävad valkained pärast sulamist endisse olekusse (sool-olek) nagu kontrollklaasiski. Ilma suhkruta läbikülmunud katseklaasis tekib aga valkude helvetekujuline sade (joon.125).



Joon.125. Suhkru kaitsetoime valgulahuste külmutamisel. Vasakul – külmutamata kontroll, paremal – külmutatud lahus suhkruga, keskel – suhkruta.

On selgunud, et isegi väga väikesed glükoosi kontsentratsioonid (0,06–0,12 M) avaldavad olulist kaitset, vähendades sellesse asetatud koe külmumistemperatuuri 8–11°. Molaarne glükoosilahus võimaldab kapsa rakkudel säilida elusana -22° ja isegi kuni -32° juures. On huvitav märkida, et 1 M glükoosi lahus madaldab väljaspool rakku külmumistäppi ainult -1,86°. Tugevat kaitseomadust avaldab glükoos ka täiesti külmale kohanemata Tradescantia taime juures.

Katsed näitavad, et soojas kasvanud taliviljad külmuvad kergesti ära. Külma käes kasvanud taimed on aga kõrge külmakindlusega. Isegi kaua kestev sulailm vähendab märgatavalt taimede külmakindlust. Hoides soojas kasvanud taimi kahe-kolme nädala kestel temperatuuri juures, mis on veidi üle 0°, võib taimi külma vastu karastada. Sellega käib alati kaasas suhkrusisalduse tõus taime kudedes. Suhkrut on rohkem madala temperatuuri korral ja vähem kõrge temperatuuri juures. Siinjuures suhkrute muutused on vastupidised tärklise muutustele.

Tärklise sesoonses dünaamikas esineb puutaimedel kaks miinimumi. Sügisel, alates lehtede langemise ajast kuni ok-

toobri lõpuni või novembri alguseni on kõik taime elusad koed täidetud rikkalikult tärklisega (sügisene maksimum). Hilissügisel, oktoobri lõpust kuni novembri lõpuni, toimub tärklise hüdrolüüs mitmesugusteks kaitseaineteks (suhkrud, rasvad jt.). Talvel kõige külmemal ajal esineb talvine tärklise miinimum. Tärklise resüntees algab märtsi algusest. Enne pungade puhkemist (aprillis) esineb kevadine tärklise maksimum, mis aga ei ulatu sügisese maksimumini. Kevadiste kasvuprotsesside saabumisel (mai algul) esineb kevadine tärklise miinimum. Alates juuni lõpust algab uuesti tärklise ladestumine, mis kestab kuni lehtede langemiseni. Tärklise sesoonse dünaamika peamiseks põhjustajaks on temperatuuri muutused.

Osalist tärklise hüdrolüüsi võib tähele panna ka kartuli mugulates, kui neid säilitada 0° lähedaste plusstemperatuuride juures. Nendes tingimustes toimuvat suhkru kogunemist mugulates on kerge kindlaks teha isegi maitse abil. Kui niisuguseid magusaks muutunud mugulaid hoida soojas ruumis, siis muutub suhkur tagasi tärkliseks. Sel teel on võimalik kartuli ebameeldivat maitset parandada.

Tärklisest tekivad mitmesugused kaitseained. Neil on oma dünaamika, mille käik on vastupidine tärklise omale. Tärklise maksimumile sügisel ja varakevadel vastab kaitseainete miinimum. Kaitseainete maksimum langeb talve kõige külmematele kuudele (detsember, jaanuar, veebruar).

Varuainete muutumise peamisteks põhjustajateks on temperatuur ja puhkefaaside läbimise aeg.

Tärklise biokeemilise muundumise produktideks on peale suhkrute rasvad ja lipoidid. Need ained, mis üldse ei külmu, osutavad väga suurt kaitsetoimet. Rea puutaimede juures tähendatakse süsivesikute muutumist just rasvadeks ja lipoididekks. Siinjuures lipoidid kogunevad protoplasma pinnale, vähendades protoplasma läbikaskvust ja paisumist. Nad hoiavad vee sisalduse rakus enam-vähem konstantsena, kaitstes protoplasmat ühelt poolt kuivamise, teiselt poolt liigse veesisalduse eest, mis soodustaks jääkristallide teket. Rasvade ja lipoidide maksimaalne kogunemine toimub talve külmemal peri-

oodil. Sel ajal on taim ka suurima külmakindlusega.

Tärklisesisalduse muutused on seotud samuti rakukesta paksenemisega ja puidu valmimisprotsessiga. On pandud tähele, et puutaimedel on tärklisesisalduse sügisene muutumine seotud rakuseinte paksenemisega. Tärklisest moodustub hemitselluloos, mis ladestub rakuseinte sisemisele pinnale. Kevadel kaob hemitselluloos ja rakukestade paksus väheneb. Uurimised võrsete puitumise ja valmimise kohta näitavad, et tärklise hüdrolüüsil ladestub parenhüümi rakuseintesse ka ligniini. Hemitselluloos etendab tähtsat osa võrsete valmimisel, ligniin aga võrsete puitumisel. Ka plasma valkained lähevad osalise hüdrolüüsi teel üle rohkem lihtsamateks ja denaturatsioonile vähem alluvateks ühenditeks.

Peale kaitseainete kogunemise tõuseb rakkude külmakindlus veel vaba vee üleminekuga kolloidide poolt seotud veeks. See toimub kolloidide vett hoidvate jõudude suurenemise tõttu madalate temperatuuride mõjul. Seotud vesi ei külmu isegi väga madalate temperatuuride mõjul. Peale selle saavutatakse külmakindluse tõusu veel üldise vaba vee vähendamise teel, sest vaba vesi külmub kõige kergemini. Näiteks kasvu lõpetanud võrsed on palju veevaesemad aktiivses kasvuhoos olevatest võrsetest.

Ka protoplasma kolloidid teevad karastumise ajal läbi muutusi, mille tagajärjel nad koaguleerivad pöördumatult alles palju madalama temperatuuri juures. Eriti järske külmakindluse muutusi võib puutaimedel tähele panna sõltuvuses aastaaegadest. Nii näiteks taluvad okaspuude okkad talvel 30–40° pakast. Suvel nad hävivad aga kunstlikul külmutamisel juba -8° juures.

Taimede külmakindluse kasv toimub sügisest talveni. Selle kujunemise esimeseks tingimuseks on kasvuprotsesside lakkamine või tunduv aeglustumine, mis saavutatakse meristemaatiliste kudede üleminekuga sügavpuhkefaasi. Niiske ja jaheda suvega aastatel pidurdub puidu valmimine. Võrsed lähevad talvele vastu ettevalmistamatult ja külmuvad talvel juba väikese külma puhul. Puidu mitteküllaldane valmimine on

lõuna lühipäevataimede üheks väikese külmakindluse põhjuseks põnjalaiustel. Päeva kunstliku lühendamisega võib sundida selliseid taimi kiiremini üle minema puhkeperioodi, millega kaasneb intensiivne varuainete kogunemine.

Karastumise all mõeldakse külmakindluse omandamist teatud väliskeskkonna tingimuste kompleksi mõjul keerukate füsioloogilis-biokeemiliste muutuste tulemusena.

T u m a n o v i järgi toimub taliviljade karastumine kahes faasis. Esimene faas seisneb kaitseaineteks olevate süsivesikute kogunemises. Sel perioodil on kõige soodsam temperatuuri aeglane, järk-järguline langus. Esimese faasi läbimist soodustavad päikesepaistelised sügisesed päevad, mille õhutemperatuur on nulli ümber. Nendes tingimustes esineb hingamise ja fotosünteesi vahekord soodustab talvituvates kudedes süsivesikute kogunemist. Seepärast nendes rajoonides, kus sügisel on rohkesti selgeid päikesepaistelisi päevi, lähevad taliviljad talvele vastu palju karastunumalt kui saal, kus sügisel on valdavas enamuses pilvised ja pimedad päevad.

Teises faasis mõnekraadiliste miinustemperatuuride juures väheneb taimedes vaba vee hulk. Sel ajal suureneb protoplasma viskoossus ja vett siduv võime. Küllalt tähtsat osa protoplasma omadustes etendavad ka selle pindkihid, millede seisundiga on väga tihedalt seotud raku permeaablus. Madalate temperatuuride juures saab kõigepealt kahjustada plasmolemm. Selle tagajärjel kaovad rakkudele omased osmootsed omadused ja protoplasma permeaablus tõuseb.

Kõrsviljade noortel idanditel on kõige külmakartvamaks osaks koleoptiil ja kõige vastupidavamaks juuretipud ning nende keskcilindrid.

Võrsumissõlm, milles asuvad embrüonaalsed koed, osutub rohkem külmakindlamaks kui lehed. Seepärast karmi talve tingimustes hävivad taliviljadel sageli kõik lehed. Kuid pärast lume kadumist arenevad võrsumissõlmest uued lehed ja taim paraneb kiiresti. Sellel ajal vajavad taliviljad tugevasti toitaineid, mistõttu taliviljade pealtväetamine annab vara-

kevadel häid tulemusi. Kevadel, kui taimed algavad intensiivset kasvu, on madal temperatuur hädaohtlikum talvisest tugevast pakasest.

Paljude uurijate (Richter, Sergejev) uurimised näitavad, et külmakindlamad vormid paistavad silma suurema ainevahetuse muutuse amplituudiga. Lähtudes sellest on oluline mitte niivõrd süsivesikute sisaldus, kuivõrd süsivesinik-kompleksi dünaamika sügavus vastavalt temperatuuri kõikumistele. Viimane omakorda määratakse seda liikuvust katalüseerivate fermentide aktiivsusega. S e r g e j e v märgib, et mitte ainevahetuse kindlus, vaid selle plastilisus teeb taimed vastupidavamaks ja kohanemisvõimeliste ebasoodsatele välistingimustele. Taimede kindlus madalamate temperatuuride vastu seisneb ainevahetuse viimiseks kooskõlla välistingimuste muutustega. Taimede veereziim peab aga olema madalatele temperatuuridele vähe alluv.

Sügavpuhkefaasi kestvus ja sügavus ei lange ühte puutaimede külmakindlusega. Varem arvati, et puutaim on kõige külmakindlam sügavpuhkefaasi ajal. Puhkeperioodi füsioloogiline tähtsus seisneb selles, et sundida taim juba varasügisel lõpetama kasvuprotsessid ja aegsasti valmistuma talveks. Madalate temperatuuride saabumisega ei ole meie tingimustes taimede orgaanilist puhkefaasi enam vaja, kuna sel ajal meil valitsevad ebasoodsad välistingimused nagunii ei võimalda kasvu.

Varuainete dünaamika seevastu on aga seoses temperatuuri muutustega. Mida madalam on temperatuur, seda enam muutub puutaimedel tärklis suhkruks ja lipiidideks. Ja mida külmakindlam on sort või liik, seda sügavamad biokeemilised muutused temas toimuvad.

Tugev pakane ja veel enam järsud temperatuuri kõikumised, nagu neid juhtub sageli veebruari- ja märtsikuus selge ilmaga, põhjustavad meil sageli raskeid vigastusi viljapuudele. Kevadtalvised päikesepaistelised päevad soojendavad puude musta koort enam kui valget lund. See aga põhjustab mahlade liikumise ja rakkude elutegevuse alguse. Sellega

ühtlasi langeb ka külmakindlus ja taimed saavad tugevasti kannatada öise pakase tõttu.

Sellise kahjustuse vastu lubjatakse viljapuid. Kuna temperatuuri kõikumiste all kannatavad kõigepealt puude jämedamad osad, siis tuleb lubjata esmajärjekorras neid. Sel juhul hakkavad puud kevadel natuke hiljem õitsema. See aga pole paha, sest varakevadised öökülmad hävitavad sageli õisi. Puid tuleb muidugi lubjata talvel.

Külmakindluse määramiseks kasutatakse mitmesuguseid meetodeid. Ühed nendest on otsesed, teised kaudsed. Esimesed põhinevad negatiivsete temperatuuride mõju otsesel arvestamisel taimele, teised - üksikute külmakindlust põhjustavate omaduste määramisel.

Kuni viimase ajani kasutati otsestest meetoditest teraviljade külmakindluse määramisel põllumeetodit. Siin määrati külmakahjustus põllul mitme talve jooksul. Kuid eriti laialdast levikut see meetod ei omanud. Põhjuseks on see, et ta nõuab palju aega. Pehmetel talvedel talvituvad kõik sordid hästi, mistõttu tuleb katsetamiseks oodata karmimaid talvi. Peale selle, nagu näeme edasi, võivad taimed hävida rea teiste põhjuste tagajärjel (õhupuudus, seenhaigused, kahjurid jt.), mistõttu õiget hävimise põhjust ei ole võimalik mitte alati kindlaks teha.

Seepärast on viimastel aastatel pööratud erilist tähelepanu kiiremate laboratoorsete meetodite väljatöötamisele. Siin määratakse külmakindlus taimede otsese külmutamisega külmutuskappides. 24-28 tunnisest külmutamisest on küllaldane selleks, et pärast sulamist nende kahjustuste astme järgi otsustada külmakindluse üle.

Külmakahjustused on kergesti märgatavad. Külmast võetud koed kaotavad turgori, närtsivad ja omandavad pruuni värvi. Õhu käes niisugused võrsed ja lehed kuivavad kergesti. Puutaimedes tähendatakse kambiumi suremist, koor eraldub kergesti puidust. Puit omandab siin harilikult tumedama värvi.

Kuid otsene külmakindluse määramise meetod vajab keerulisi seadmeid, seepärast kasutatakse tihti külmakindluse üle otsustamisel ka kaudseid meetodeid ja nimelt suhkrute ja seotud vee hulkade määramist. Viimase aja uurimised lubavad arvata, et puutaimedel on väga oluline varuaine tärklise hüdrolüüsi sügavuse kindlakstegemine, kuna just sellest tekivad kaitseained (ka teised, peale suhkrute). Erinevus nendes näitajates muutub erineva külmakindlusega taimedel ilmsiks alles pärast karastumisperioodi läbimist. Sedasama tuleb arvestada ka otseste meetodite kasutamisel: külmakindlus pole omane taimedele püsivalt, ta luuakse ainult teatud tingimuste olemasolul.

Suhkru hulka taimedes võib kergesti määrata kas keemilise analüüsi teel või refraktomeetri abil. Seotud vee määramiseks on esitatud D u m a n s k i poolt lihtne meetod.

Kaudsed meetodid on lihtsamad ja kiiremad otsesest kül-

mutamise meetodist. Kuid nende abil saadakse ainult üks liidetav, millede summa alles määrab külmakindluse. Näiteks ühe ja sama suhkrusisalduse juures võib võrreldavate taimede külmakindlus osutuda hoopis erinevaks kolloididega seotud veehulga või teiste katseainete erineva hulga tõttu. Ka on kaudsete meetodite abil saadud tulemused võrreldatavad ainult lähedaste vormide puhul. Näiteks männi ja tamme suhkrusisaldused külmakindluse seisukohalt pole võrreldavad, sest nende füsioloogilised ja biokeemilised erinevused on väga suured.

20. JAHEDUSKINDLUS

Viimasel ajal kogunenud eksperimentaalne materjal näitab, et eespool käsitletud M a k s i m o v i külmakindluse teooria, mille järgi taimed hävivad jää tekkimise ja sellest tulenevate tagajärgede tõttu, ei seleta taimede hävimise kõiki juhte. Taimede külmakindluse probleem on keerulisem. Ei ole universaalseid külmakindluse põhjusi. Need on mitmesugustel taimevormidel erinevad. Kõige rohkem läbitöötatud kudede veetustamise ja jää mehhaanilise mõju teooria taimerakule ei seleta taimede hävimise põhjusi nendes temperatuurititingimustes, kus jää tekkimisest kudedes ei saa veel olla juttugi. On teada, et paljud troopilised taimed hävivad madalate plusstemperatuuride juures. Eriti tundlikud ses suhtes on riis ja puuvillapõõsas, millede viibimine 0 ja 5° vahelises temperatuuris mõne ööpäeva vältel osutub surmavaks. Kiniinipuu (palavikupuu, Cinchona ledgeriana) hävib mõne päeva jooksul +2° juures. Veel tundlikum on kakaotaim. Selle taime hävimine võib toimuda isegi +8° juures. Need faktid ei ole seletatavad jääkristallide kahjuliku mõjuga. Taimede hävimise iseloomu järgi otsustades (pruunide laikude tekkimine, klorofülli kadumine, turgori langemine ja isegi lehtede äraheitmine), on siin tegemist, nagu esimesena arvas M o l i s c h, biokeemiliste protsesside õigelt teelt kõrvalekaldumisega madalate temperatuuride mõjul. Koordinatsiooni rikkumise tulemusena üksikute ainevahetusprotsesside lülide vahel kuhjuvad rakkudes ainevahetusproduktid mürgistes kontsentratsioonides. Ka puhtloogiliselt

ei saa arvata, et madalate temperatuuride mõjul ei teki taimedes mingisuguseid muutusi. Taimefüsioloogial on küllaldaselt faktilisi materjale, mis tunnistavad seda, et välistingimuste järsul muutusel toimub ainevahetuse normaalse käigu häirimine. B l a g o v e š t š e n s k i toob huvitava näite, mille järgi temperatuuri langemisel kaob koordinatsioon üksikute biokeemiliste protsesside vahel. Näiteks väheneb kiniinipuul temperatuuri langemisel +25°-st kuni +5°-ni katalaasi aktiivsus 28 korda, aga oksüdaaside aktiivsus ainult 14 korda. Teiste sõnadega, vesinikülihapendi moodustumine toimub +5° juures kaks korda kiiremini, kui selle lagunemine. On täiesti selge, et see viib taime enesemürgitamisele.

21. TEISED TALVITUMISEL ESINEVAD EBASOODSAD MÕJUD: HAUDUMINE, LÄBIVETTIMINE, ÜLESKERGITAMINE JA TALVINE PÕUD

Pakase otsene mõju rakkudele pole ainsaks ohuks, mis ähvardab taimi talve jooksul. Nad hukkuvad sageli hoopis teistsugustel põhjustel. Mitmesuguste talveohtude hulgast tuleb esikohale asetada nn. <u>taimede haudumist</u>. Taimede hävinemine haudumise tagajärjel esineb peamiselt lumerikastel ja soojadel talvedel. Kaua peeti selle nähtuse põhjustajaks asjaolu, et viibides lume all võrdlemisi kõrges (0° ja kõrgemal) temperatuuris, hingavad taimed üsna energiliselt, kasutades seejuures ära kõik nende juures oleva vaba hapniku ning <u>lämbuvad</u> seejärel hapniku puudusel, kuna paks lumekate takistab värske õhu juurdepääsu. Edasised uurimised aga näitasid, et paksu lumekihi all leidub veel küllaldaselt hapnikku, ning et haudumisnähtuste põhjuseks ei saa taliviljade juures olla lämbumine, vaid <u>nende nälgimine</u>. Viibides 0° temperatuuri ligidal, toimub nende hingamine küllaldase intensiivsusega. Et taimed on pimedas, seetõttu ei toimu fotosüntees ja taimed kulutavad järk-järgult ära kõik oma toitainete tagavarad. Peale selle toimuvad 0° ümber ka taliviljade arenguprotsessid, millega väheneb nende külma-

kindlus.

Haudumiskindluse põhjused on hoopis teised kui külmakindlusel, ja mitte alati ei talu külmakindel sort pikaajalist paksu lumekatte all viibimist. Siin on suure tähtsusega võimalikult nõrk hingamisintensiivsus madalate temperatuuride juures. Kuid suurema tähtsusega, samuti nagu külmakindlusegi puhul, on lahustuvate süsivesikute tagavarade kogunemine.

Haudumisnähtustest tuleb eraldada läbivettimist. Seda nähtust võib tähele panna kevadel, harvem kaua kestnud sulailmade puhul. Nendes tingimustes koguneb mullapinnale rohkesti lumevett, mis ei saa vajuda läbikülmunud mullasse ning ujutab seepärast taimed üle. Siin toimub küll tõeliselt taimede hukkumine hapniku puudusel. Neid ümbritsevas vees võib kindlaks teha isegi anaeroobse hingamise põhiprodukti etanooli sisalduse olemasolu. Kui külmade tagasitulekul see lumevesi uuesti ära külmub, moodustub jääkoorik. Taimed külmuvad selle sisse, mistõttu nad hukkuvad. Siin nõrgenenud taimed satuvad veel väga tugeva jää surve alla. Jääkooruke (kiilasjää) on väga sagedasti suurte taliviljade pindalade hukkumise põhjuseks.

Rohttaimi ja puuviljade seemikuid ähvardab talvel veel üleskergitamise hädaoht. Üleskergitamine esineb peamiselt rasketel savimuldadel sügiseste ja kevadiste külmade ajal. Märg mullapind külmub pealt, mistõttu mulla maht suureneb. Talioraste juured, eriti aga pikkade juurtega teise aasta ristiku juured, asuvad sügavamal mullas. Seetõttu rebitakse nad mulla kerkimisel katki. Kevadel võivad juured veel olla tugevasti kinni sügavamal külmunud mullas. Mulla sulamisel vajub see allapoole ja katkirebitud juurtega taimed osutuvad mulla peal lebavateks ning võivad kergesti ära kuivada. Selliseid taimi saab aidata õigeaegse maapinna rullimisega.

Taimed, millede talvituvad osad ulatuvad üle lumekatte - peamiselt puud ja põõsad - võivad sattuda talvel veel ühte hädaohtu - nimelt nad võivad ära kuivada. Kui temperatuur on allapoole 0°, siis vee auramine on üldiselt väike, kuid sellele vaatamata on veebilanss puude ja põõsaste okstes talvel

väga ebasoodne, sest vee juurdevool külmunud mullast jääb täiesti seisma. Selle tagajärjel võivad taimed kaotada kaua kestvate tuulte ja päikese soojendamisel liiga palju vett ning ära kuivada. Talvised põuaajad ongi põhilisteks põhjusteks, mis sunnivad enamikku puudest lehed talveks ära heitma ning katma oma oksad paksu korkkihiga, mida pole leida üheaastastel rohttaimedel. Okaspuudel ja igihaljastel puudel esineb aga tugev kutiikula, mis annab nende taimede lehtedele neile omase kareduse ning kaitseb neid vee kaotuse eest.

Botaanikud on juba ammu märganud, et mida vähem taim transpireerib talvel, seda kaugemal põhjas võib ta asuda. Harilik tamm näiteks ei levi Uraali taha, kuna Siberi kuiv kliima kutsub sellel esile liiga tugeva transpiratsiooni ja sellega kaasneva kuivamise talvel.

22. MITMESUGUSTE TAIMEDE ELUTSÜKKEL

Taimede elu kestvus võib kõikuda väga laiades piirides. Kui piirduda ainult kõrgemate õistaimedega, siis ka siin võib märkida ühelt poolt efemeerseid taimi, nagu seda on tavaline varakevadik (Draba verma). Selle terve elutsükkel lõpeb viie - kuue nädala jooksul. Need on kõige lühema eluaega organismid seemnetaimede hulgast. Efemeerid kasutavad kõrbe soodsaid kevadisi tingimusi, kui mullas on veel niiskust ja õhutemperatuur on võrdlemisi mõõdukas.

Järgmise grupi moodustavad üheaastased taimed, mis läbivad oma elutsükli vegetatsiooniperioodi jooksul. Teise grupi (elu pikkuse järgi) moodustavad kaheaastased taimed. Nende arengutsükkel kestab kaks vegetatsiooniperioodi. Siia kuulub enamik meie juurvilju (porgand, peet, kapsas).

Vahepealse astme moodustavad taliviljad. Need algavad oma arengut sügise lõpul ja lõpetavad oma elu järgmise aasta suvel.

Lõpuks kõige laiema grupi moodustavad mitmeaastased taimed. Nende taimede elu kestvust arvestatakse mõnede või mõnekümnete aastatega, puutaimedel aastasadade või isegi aastatuhandatega. Viinapuu võib elada 80-100 aasta vanuseks, õunapuu - 200, pirnipuu - 300, mänd - 500, kuusk ja tamm - 1200, kastan - 2000 ja mammutipuu isegi 6000 aasta vanuseks. Viimane võib kasvada kuni 150 m kõrguseks. Seda kõrgust võivad ületada ainult mõned Austraalia eukalüptid. Need paistavad silma mitte niivõrd oma vanusega, kuivõrd kiire kasvuga.

Rohttaimedest on leitud 100-aastaseid tausagõssi taimi. Timut, ristik, kastehein, lutsern jt. elavad 3-10 a.

Paljude puutaimede erakordselt pikka iga on seletatud sellega, et puude keha on ehitatud põhiliselt puitu moodustavast surnud rakkudest. Elavad meristemaatilised koed on koondunud põhiliselt okste ja juurte kasvukuhikutesse,

aga ka samuti kambiumisse. Meristeem uueneb pidevalt ja selle vanus on võrreldes puu vanusega väike. Muidugi ei ole ka meristeem igavesti noor. Selle vananemine toimub uute rakkude pideva tekkimise tõttu ainult aeglasemalt.

Üheaastaste taimede elutsükkel koosneb pidevalt üksteisele järgnevatest arengufaasidest. Näitena võiks tuua kõrrelised. Embrüonaalse arengu läbi teinud seemned alguses idanevad. See periood iseloomustub üleminekuga puhkeperioodist aktiivse kasvu seisundisse. Siis saabub lehtede formeerumise periood. Sellele järgneb võrsumine. Kõik need protsessid viivad taime rohelise massi suurenemisele. Hiljem vegetatiivsete organite kasv väheneb ja lõpuks peatub täielikult. See langeb kokku generatiivsete organite moodustumisega. Esimesel perioodil areneb tugev juuresüsteem ja assimilatsiooniaparaat. Teine periood iseloomustub reproduktiivsete organite arenemisega.

Taimede vormimuutuste jälgimine elu kestel lubab eraldada nn. fenofaase, s.o. üksikuid perioode taime elus, mida iseloomustab uute organite ja teiste morfoloogiliste tunnuste ilmumine. Kõrrelistel eristatakse näiteks järgmisi fenofaase: 1) tärkamine, 2) kolmanda lehe ilmumine, 3) võrsumine, 4) kõrsumine, 5) loomine, 6) õitsemine, 7) seemnete valmimine, mis omakorda koosneb piim-, vaha- ja täisküpsusest.

Kaheaastaste taimede näiteks võib olla peet. Idanenud seemnest areneb võimas lehestik. Kui assimilatsiooniaparaat on juba arenenud, hakkab paksenema juur, millesse kogunevad toitetagavarad. Sügisel hävivad lehed ebasoodsate tingimuste tõttu ja järgmisel aastal arenevad õisi kandvad varred. Analoogiline arengutsükkel on ka teistel kaheaastastel taimedel. Üheaastased taimed erinevad kaheaastastest aja ja tingimuste poolest, mis on vajalik täiusliku arengutsükli läbimiseks.

Mitmeaastastel taimedel mõned fenofaasid, näiteks pungade puhkemine, õitsemine, lehtede varisemine, korduvad.

Taimi, mis õitsevad ja kannavad vilja üks kord elus,

nimetatakse monokarpseteks. Siia kuulub enamik üheaastaseid taimi, aga ka mõned mitmeaastased taimed, nagu näiteks bambus. Bambus kasvab 20–30 a. jooksul. Pärast seda ta õitseb üks ainus kord ja siis kuivab.

Suhteliselt monokarpsete taimede hulka kuulub võimsate, kuni meetripikkuste lehtedega mehhiko agaav (Agave americana). Oma kodumaal agaav õitseb 8–10 a. vanuses, Euroopas aga hiljem – 50 aastaselt. See taim moodustab hiiglasuure õisiku, mis on vahest 20 m kõrge ja kannab kuni pool miljonit õit. Pärast õitsemist taime maapealne osa kuivab, kuid mõne aja pärast ilmuvad uued juurevõsud.

Palju monokarpseid taimi on kaheaastaste taimede hulgas, sealhulgas ka niisugused harilikud taimed, nagu peet, porgand, kapsas jt., mis harilikult õitsevad pärast talvitumist teisel eluaastal.

Mitmekordselt õitsevaid ja viljakandvaid taimi nimetatakse polükarpseteks. Siia kuuluvad põhiliselt mitmeaastased taimed nagu viljapuud, aga ka mõned toataimed: geraanium, begoonia jne. Polükarpsete taimede iseloomustavaks omaduseks on see, et nende viljakandmisega ei kaasne hävinemine.

Erinevus mono- ja polükarpsete taimede vahel on teatud määral suhteline. Paljud monokarpsed taimed osutuvad kultiveerimistingimuste muutmisel polükarpseteks. Nii näiteks esinevad koos üheaastaste rukki- ja nisutaimedega ka nende polükarpsed vormid. Riitsinus ja puuvillapõõsas on troopikas mitmeaastased, aga parasvöötmes kultiveeritakse üheaastastena. Kui säilitada suhkru- ja söödapeedi juurikad peale seemnekandmist soojas, siis võib nendelt saada saaki 2–3 aasta jooksul.

23. TAIMEDE PALJUNEMISELE ÜLEMINEKU TINGIMUSED

Selleks, et taim võiks üle minna vegetatiivselt kasvult paljunemisele, on tarvis rida kindlaid tingimusi. Nende tingimuste puudusel võib taim määratu pika aja jooksul jääda viljatuks. Taimede paljunemisele ülemineku tingimuste väl-

jaselgitamine on väga suure teoreetilise kui ka praktilise tähtsusega, sest teades neid tingimusi, võime nende muutmise abil mõjutada taimede arenemiskäiku.

Väga kaua aega arvati, et arenemistsükli kulg on põhjustatud ainuüksi taimedele omase seesmise perioodsusega ja et see looduse poolt ettemääratud tsükkel ja arenemise rütm on iga taime kohta rangelt muutumatu ning välistingimustele vähe alluv. Peafaktoriks taimede üleminekul paljunemisele peeti tema vanust. Nii valmivad ühed sordid palju kiiremini ja saavad küpseks kiiremini kui teised, millede valmivus on palju hilisem. Ka puude ja põõsaste liikidest hakkavad mõned õitsema võrdlemisi varakult, juba 5-10 aasta vanuselt (viljapuud). Teised aga, nagu pärnad, vahtrad, lehised, hakkavad õitsema alles 25-30 aastastena. Mõned puuliigid, nagu näiteks tammed, jalakad, hobukastanid, jõuavad seesugusesse küpsusikka alles 40-60 aasta vahemikus. Ja kuigi aianduse praktikas kasutatakse juba ammust ajast võtteid viljakandvuse kiirendamiseks (peamiselt viljapuude vääristamisega kääbusalustele) pole siiski midagi ette võetud vegetatsiooniperioodi pikkuse mõjustamise vahendite süstemaatilise läbitöötamise mõttes.

Taimede arenemisfüsioloogia valdkonna pioneeriks tuleb pidada saksa teadlast K l e b s i, kelle tööd kuuluvad 19. saj. lõppu ja 20. saj. algusesse. Klebs astus esimesena otsustavalt välja mõtte eest, et taimede arenemistsüklit võib inimene oma soovi järgi muuta. Tema õpetuse järgi on taimede arenemiskäik tugevasti välistingimuste mõju all. Muutes neid tingimusi, võib taimede arengut kiirendada või aeglustada. Siinjuures mõjuvad kõik välistingimused taimede arengukäigule mitte otseselt, vaid seesmise oleku muutuse kaudu, peamiselt taimede rakkudesse kogunevate toitainete vahekordade muutmise teel.

Klebsi järgi on üheks tähtsamaks tingimuseks, mis soodustab taimede üleminekut paljunemisele, küllaldane valguse intensiivsus. Kui kultiveerida taimi kõikide teiste kasvamist soodustavate tegurite suhtes soodsates tingimustes, kuid

puudulikus valguses, siis õitsemisaja saabumine pikeneb või ei saabu üldse. Nii näiteks läks Klebsil hajutatud valguse abil korda hoida maajalga (Clechoma) mitme aasta jooksul vegetatiivses olekus. Seda taime oli aga ainult vaja asetada tugevamasse valgusse, kui see lühikese aja jooksul hakkas õitsema. Samasuguseid tulemusi andsid ka teised taimed.

Klebs pidas valguse mõju taimede arenemisele kaudseks. Nimelt need taimed, milledel on olemas küllalt suured toitainete tagavarad, eriti süsivesikute näol, hakkavad õitsema ka pimedas, nagu näiteks hüatsindid ja teised sibullilled. Samuti võib õisi saada ka üksikutelt okstelt, mis on paigutatud pimekambrisse, juhul, kui neid ei eraldata tugevas valguses asetsevast emataimest. Seepärast Klebs arvas, et valgus soodustab taimede õitsema minekut süsivesikute hulga suurendamisega.

Seda väidet püüdis Klebs kinnitada katsetega, kus ta kasutas valgustamiseks mitmesuguste spektrikiirtega värvilisi klaase. Punases valguses hakkasid taimed õitsema peaaegu sama kiiresti kui harilikus valguses, kuna aga sinine valgus takistas õitsemist. Punases valguses kasvatatud taimed olid sinjuures palju rikkamad nii tärklise kui ka suhkrute poolest kui sinises valguses kasvatatud taimed.

Klebsi järgi mõjuvad viljakandvuse algusele peale süsivesikute veel taimedes peituvad mineraal- ja lämmastikained. Juba ammu on pandud tähele, et lämmastikväetised tõstavad tugevasti taimede vegetatiivset kasvu, kahjustades ühtlasi paljunemisfunktsioone. Samasuguse mõjuga on ka teised mullast saadavad ained, väljaarvatud fosfor, mis soodustab viljakandmist. Klebsi arvates on otsustavaks momendiks viljakandmise alguse saabumisel mitte ühe või teise aine absoluutne hulk taimes, vaid nende omavaheline suhe. Nimelt, kui taimes on ülekaalus süsivesikud lämmastiku ja mineraalainete üle, siis võtab ülekaalu viljakandvus. Ümberpöördud vahekorra juures saab ülekaalu vegetatiivne kasv. Seepärast kombineerides mitmesuguseid väetisaineid ja teisi agrotehnilisi võtteid, võib esile kutsuda rikastumist süsivesikutega ja

sellega teatud määral kiirendada arenemiskäiku.

Toitainete vahekorra reguleerimisel põhineb rida võtteid, mida kasutavad aednikud viljapuude viljakandvuse kiirendamiseks või selleks, et teha viljakandmist rikkalikumaks. Selleks kasutatakse mõnikord viljapuude ümberistutamist, nende juurte tagasilõikamist või isegi mullaharimise ärajätmist. Kõikidel nendel võtetel on see halb omadus, et nad halvendavad ühtlasi ka taimede arenemist.

Ratsionaalsemad on need võtted, mis takistavad assimilaatide äravoolu tüvest või üksikutest okstest. Selleks kas rõngastatakse koor või pigistatakse traadi abil koor puutüve ümber kokku. Kõige paremaks nendest võtetest on "viljakandvusvöö". See on tsinkpleki riba, mis traadi abil surutakse tihedasti tüve või oksa ümber. Ta pigistab sõeltorud kinni ning seega takistab plastiliste ainete allavoolu (joon. 126).



Joon.126. Viljakandvusvöö. Vööst kõrgemal on tekkinud puhetis.

Ka taimede veereżiim ei ole ilma mõjuta viljakandmise algusele. Nimelt õhu kuivus tõstab süsivesikute kontsentratsiooni ja soodustab ka viljakandmist. Teisest küljest kuiv muld aga takistab viljakandmist. Seepärast on kõige soodsamad viljakandmise tingimused seal, kus muld on küllaldaselt niisutatud ning kus kliima on kuiv, rohkete päikesepaisteliste päevadega, nagu Kaliforniias ja Kesk-Aasias, ja tõepoolest, nendes tingimustes annavad viljapuud kõrgeid saake.

Klebsi vaated toitumistingimuste tähtsusele ja eriti süsivesikute ning lämmastikainete vahekorra rõhutamine, viisid õpetuse tekkimisele antagonismist vegetatiivse kasvu ja viljakandmise vahel. See õpetus toetus niisugustele hästi tuntud faktidele, nagu see, et väga tugeva vegetatiivse kasvuga viljapuud on väikese saagiga. On teada, et ka kartuli

liiga tugevate pealsete puhul on mugulasaak väike. Ka näiteks kunstlikul viljakandmise takistamisel õienuppude murdmisega või nn. kastreerimisega kaasneb väga sageli vegetatiivse kasvu tugevnemine ning taime eluea pikenemine (tubakas). Vastupidi, tomati vegetatiivsete kasvude murdmine suurendab tomati viljade kasvu.

Klebsi õpetus vahekordade tähtsusest süsivesikute ja lämmastikainete vahel ning antagonismist vegetatiivse kasvu ja viljakandvuse vahel leidis väga laia leviku Ameerikas. Suurt osa etendavad seejuures K r a u s i ja K r e i b i l i uurimised vahekordade kohta tomatitaime kasvamise ja viljakandvuse vahel. Tuuakse palju tähelepanekuid, mille järgi rikkalik toitmine N-ainetega kutsub esile peamiselt vegetatiivse kasvu ning surub alla viljakandvuse. Tingimustes, mis soodustavad süsivesikute sünteesi, esineb rikkalik viljakandmine võrdlemisi nõrga vegetatiivse kasvu juures. On ju teada, et näiteks suhkrupeedi rikkalik lämmastikuga väetamine põhjustab rikkaliku lehtede kasvu ja vähendab suhkruprotsendi juurikates. Selliselt väetatud põld ei lõpeta sügiseks kasvu, ega hakka juurikatesse varuaineid koguma. Sama on lugu ka kartuliga. Nende uurimuste põhjal tekkis isegi terve õpetus süsiniku ja lämmastiku suhetest. See õpetus, mida viimasel ajal vaadeldakse kriitiliselt, oli kunagi väga suure populaarsusega.

Üldiselt peetakse Klebsi teoreetilisi kontseptsioone mehhaanilisteks, kuna ta kogu keerulise arenemisprotsessi viib ainult toitainete vahekorra muutmise küsimusele.

24. FOTOPERIOODSUS

Suur mõju, mida avaldab taimede arenemisele ja viljakandvuse algusele vahekord ööpäeva pimeda ja valgustatud perioodi vahel (lühidalt nimetatakse päeva pikkuseks), avastati esmakordselt ameeriklaste G a r n e r i ja A l l a r d i katsetega 1929.a. Nimelt nad leidsid, et mitmesugused taimed reageerivad erinevalt päeva pikkusele, kusjuures selle tunnuse alusel võib taimi jagada kolme gruppi.

Esimese grupi moodustavad taimed, millede õitsemine saabub pika põhjamaa päeva tingimustes. Selle grupi tüüpilisteks esindajateks on nisu, rukis, oder, timut jt. Need taimed hakkavad õitsema seda kiiremini, mida pikem on päev ja mida lühem on öö. Nende taimede õitsemisaja algust võib tunduvalt kiirendada, valgustades neid taimi elektrivalgusega osa ööst või terve öö läbi. Need on pikapäeva-taimed. Nendel taimedel on vegetatsiooniperiood lühem põhjalaiustel, kus suvepäev on pikk ja kus päeva pikkus teeb osaliselt tasa madalama temperatuuri. Kõige kiiremat arenemist ilmutavad pikapäeva-taimed siis, kui neid pidevalt valgustada terve ööpäeva kestel. Lühipäeva tingimustes pidurdub nende taimede areng ja real juhtudel nad ei hakka üldse õitsema. Nii näiteks Leningradi tingimustes õitseb üks ja sama suvinisu sort 35-37.päeval pärast idanemist, Kiievis 40.-42.päeval, Krimmis 48.-50.päeval.

Teise grupi moodustavad lühipäeva-taimed. Siia kuuluvad sojauba, mõned puuvillapõõsa sordid, tubakas, kanep, tomat ja kõrrelistest mais, hirss, sorgo, riis jt. Need taimed hakkavad õitsema seda kiiremini, mida lühem on päev ja mida pikem on öö. Nii hakkab näiteks hirss Krimmis õitsema 35.-37. päeval, Leningradis aga 67.-70. päeval. Mõned hirsi sordid ei õitse pikapäeva-tingimustes üldse.

Need taimed hakkavad looduslikes tingimustes õitsema alles sügise eel, mil päevad muutuvad lühemaks. Lühendades kunstlikult päeva pikkust, näiteks taimede viimisega varastel õhtutundidel pimedasse ruumi või kattes neid valgustpidavate kastidega, võib neid sundida õitsema juba suve algul. Lühipäeva-taimed kasvavad rohkem lõunalaiustel, kus suvine päev on võrdlemisi lühike. Nendel taimedel toimub ettevalmistus õitsemiseks pimeduses ja see pidurdub lühikese öö puhul.

Päeva ja öö pikkuse vahekorra mõju taimede arenemisele nimetatakse fotoperioodsuseks.

Kolmanda grupi moodustavad taimed (päevalill, hernes, tatar jt.) mis ei reageeri vegetatsiooniperioodi pikkuse muutmisega öö ja päeva pikkusele.

Huvitav on märkida, et taime suhtumise iseloom päeva

pikkusesse sõltub suurel määral tema päritolust. Nimelt on troopikamailt pärinevad taimed enamuses lühipäeva-taimed, kuna parasvöötme taimed kuuluvad pikka päeva vajavate taimede hulka. Seepärast, kui meie taimed viia troopikasse, siis paljud nendest ei hakka seal üldse õitsema.

Fotoperioodsuse reaktsioon ühe ja sama kultuuri piirides, kuid erinevatel sortidel pole kaugeltki ühesugune. Nii näiteks kuulub sojauba lühipäeva-taimede hulka. Kuid üksikud selle sordid (näit. "Biloksi") venitavad väga oma arenemist päeva pikendamisel (12 tunnise päeva pikendamisel 16 tunnile pikeneb nende vegetatsiooniperiood kaks korda). Teised (näiteks sort "Mandariin") ei reageeri üldse päeva pikkuse muutusele. Samasugust erinevust võib tähele panna ka pikapäevataimede juures. Näiteks nisu juures on korda läinud selgitada, et tema fotoperioodsus on ühenduses selle liikide geograafilise päritoluga. Nii näiteks põhjamaa nisude arenemine pikeneb väga tugevasti lõunapoolsetel laiustel, kuna aga india nisud suhtuvad päeva lühendamisse peaaegu ükskõikselt. Fotoperioodsust tuleb arvestada kultuuride rajoniseerimisel.

Peale õitsemisaja mõjustamise avaldab päeva pikkus veel suurt mõju vegetatiivsete organite arengule. Nii soodustab lühipäeva-taimedele valgusaja pikendamine lehepindade ja üldse vegetatiivsete organite kasvu. Niisugused kultuurid ei suuda valmida põhjapoolsetes tingimustes. Seevastu moodustavad nad rohkesti haljasmassi, mistõttu neid võib suure eduga kasutada heinaks või sileerida (mais).

See suur lehepindade arenemine on selle tulemuseks, et õitsemise pidurdumisega tekkivad orgaanilised ained suunatakse uuesti taime assimilatsiooniaparaadi moodustumiseks. Samal põhjusel leiame pikapäeva-taimedel tugevat lehepindade arenemist ning rikkaliku haljasmassi tekkimist ka lühipäevatingimustes, kuigi päeva lühenemine iseenesest lühendab klorofülliaparaadi töötundide arvu.

Päeva pikkus on väga suure tähtsusega ka mugulate, sibulate ja teiste varumahutite arenemisele. Paljudel taimedel, näiteks aedsibulal, soodustab pikk päev maa-aluste organite,

sibulate arengut. Lühipäeva-tingimustes tekivad neil peaaegu ainult rohelised lehed. Mõned troopikataimed, näiteks metsikute kartulite liigid, moodustavad oma kodumaal - Lõuna-Ameerikas rikkalikult mugulaid. Kesk-Euroopas aga, kus päev on pikem, nad ei moodusta üldse mugulaid. Kui aga lühendada nende päeva kuni 12 tunnini, siis tekib nendel palju mugulaid. Kultuurkartulil ei takista päeva pikkus mugulate tekkimist ja ta annab head saaki veel polaarjoonest kõrgemal, kus päike ei looju ööpäeva jooksul üldse. Siin on otsustav mõju mulla temperatuuril. Kõrgmägedelt pärineva taimena võib kartul edukalt areneda madala temperatuuri juures. Mullatemperatuuri tõus üle 22-25° takistab juba mugulate tekkimist.

Päeva ja öö pikkuse suhe avaldab suurt mõju puutaimedele. Lõunatingimustest pärinevad puuliigid kasvavad põhjapoolses pikapäeva-tingimustes liiga kaua. Nende võrsed ei suuda sügiseks valmida ja osutuvad külmakartlikeks.

Päeva pikkus avaldab suurt mõju ka pungade puhkeperioodile. Juba Klebsi katsetest on teada, et pöökpuu pungad väljuvad sügavpuhkusest pideval valgustamisel elektriga.

Fotoperioodsuse sisuliseks mõistmiseks on olulised R a z u m o v i, L j u b i m e n k o jt. uurijate tähelepanekud, mille järgi pole viljakandvuse kiirendamiseks sugugi vaja mõjutada taime vastava päeva pikkusega kogu tema elu jooksul. Jätkub, kui mõjutada taime võrdlemisi lühikese aja vältel enne õieorganite teket. Nii näiteks tüüpiline lühipäeva-taim, hirss, võib pöörise välja sirutada isegi pideva ööpäevase valgustamise tingimustes. Selleks on tarvis mõjutada teda lühipäeva valgustusega 10-15 päeva jooksul pärast idandite ilmumist ja edasi nad võivad kasvada isegi pideva valgustuse tingimustes. Sama on olukord ka pikapäeva-taimedega. Lühipäeva-tingimustes on neid täiendavalt vaja mõjutada ainult 10-15 päeva jooksul elektrivalgusega. Seda nähtust nimetatakse fotoperioodsuse järelmõjuks. Nagu näha, on taimede spetsiifiline vajadus valgustingimuste järele seotud ainult teatud etapi läbimisega. Hiljem kindel

päevapikkuse reziim taimedele ei ole vajalik.

Teatud päeva pikkuse vajadus taimede õitsemiseks on kahtlemata välja töötatud evolutsiooniprotsessis kohastumisena ümbritsevatele välistingimustele. Parasvöötme taimedel on kõige soodsamaks õitsemise ja viljakandmise ajaks kesksuvi. Troopikas, kus suvepäev on lühem kui põhjas, on suve kestel harilikult kuum ja põud. Seepärast on troopikataimedel õitsemine tihti kevadel või sügisel, kui päev on lühem.

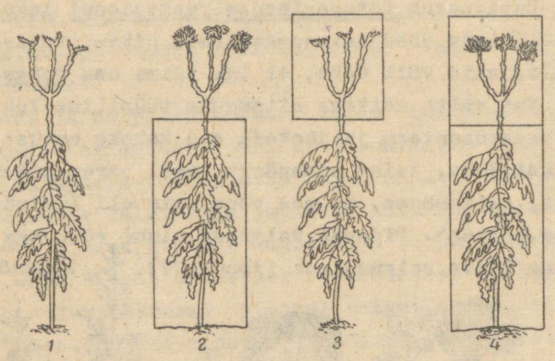
Meie taliviljad on p. .apäeva-taimed ja seetõttu nad ei võrsu sügiseste lühikeste päevade juures.

Suurt huvi pakub fotoperioodse reaktsiooni lokaliseerumine. Kui allutada ühed taimeorganismid pika-, teised lühipäeva mõjule, siis võib näha, et iga taime osa reageerib erinevalt. Kui võtta näiteks niisugune tüüpiline lühipäevataim nagu aedkrüsanteem ja jaotada see kaheks osaks: üks osa allutada lühipäeva, teine pikapäeva, veel parem pideva valguse mõjule, siis näeme, et see võsu, mis oli lühipäevatingimustes, õitseb. Pidevas valguses olnud võsu aga jääb vegetatiivse kasvu seisundisse (joon.127). Tähendab, foto-



Joon.127. Fotoperioodilise reaktsiooni lokaliseerumine krüsanteemil: vasemal taim, mis on kasvanud lühipäevalise, 10-tunnilise valgustuse juures; keskel taim, mille vasem haru on kasvanud lühipäeva, kuid parem pikapäeva tingimustes. Paremal pikapäevatingimustes kasvanud taim.

perioodilist reaktsiooni ei anta ühelt taimeosalt teisele edasi. See muidugi ei tähenda, et kõik taimeorganid reageerivad ühesuguselt fotoperioodilisele mõjutusele. Kui allutada lühipäeva mõjule lehed eraldi kasvukuhikutest, siis näeme, et fotoperioodilise reaktsiooni vastuvõtjaks on lehed. Kui krüsanteemi (lühipäeva-taim) lehed saavad lühipäeva-tingimusi ja varte tipud jätta pikapäeva-tingimustesse, siis taim õitseb. Kui aga lehed jätta pikapäeva-tingimustesse, siis kasvukuhikud jätkavad vegetatiivset kasvu (joon.128).



Joon.128. Lehtede osa taime fotoperioodsuse reaktsioonis (skeem): 1 - krüsanteem, mis on üles kasvatatud täielikult pikapäeva-tingimustes - õied puuduvad; 2 - lehed lühipäeva-, kuid ladvad pikapäeva-tingimustes - taim õitseb; 3 - lehed pikapäeva- ja ladvad lühipäeva-tingimustes - taim ei õitse; 4 - terve taim on lühipäeva-tingimustes - õitseb;

25. TAIMEDE VANUSELINE MUUTLIKKUS

Nõukogude õpetlase K r e n k e poolt töötati välja rikkaliku morfoloogilise materjali uurimise põhjal taimede ontogeneetilise arengu teooria. Ta ise nimetas selle taimede tsüklilise vananemise ja noorenemise teooriaks ehk lühemalt vanuselise muutlikkuse teooriaks.

Selle teooria põhiseisukohad on järgmised. Kogu taime

elu kujutab endast eluvõime pideva languse, vananemise protsessi, mis paratamatult lõpeb indiviidi surmaga. Bioloogiline vananemine on kõikide organismide üldiseks omaduseks ja kõik organismis toimuvad muutused on ühel või teisel määral seotud selle vanuselise seisundiga. Morfoloogiliselt avalduvad vanuselised muutused taimede mõõtmete, vormi, värvi jt. tunnuste seaduspärases muutuses. Siinjuures vananemise all mõistis Krenke kõiki neid vanuselisi muutusi, mis toimuvad organismides alates viljastatud munarakust kuni selle loomuliku surmani. Kogu arenemisprotsess kujutab tema järgi vananemise, eluvõime vähenemise protsessi. Siinjuures eluvõime all mõistis Krenke taimeindiviidi või tema osa võimet kõikideks nendeks füsioloogilisteks protsessideks, millede kogumit tähistatakse mõistega "elu". Kaasajal kasutatakse mõiste "eluvõime" asemel ka terminit "elulisus".

Organismi vananemine, eluvõime langemine ei ole sirgjooneline, pidev, vaid tsükliline. Ta saab pidevalt segatud vastupidiste noorenemisprotsessidega, mis aeglustavad vananemist. Siinjuures noorenemine on uute ainete, rakkude ja organite tekkimine. Kuid see noorenemine ei tähenda kunagi esialgse eluvõime juurde tagasipöördumist. Ontogeneetilise arengu protsess on tervikuna, vaatamata tsüklilise noorenemise võimalusele, pöördumatu protsess. Siinjuures uued noored organid avaldavad kogu organismile noorendavat mõju, vähendades selle vananemise tempot. Kuid teiselt poolt avaldub noorele organile ka varem eksisteerinud vanemate osade mõju. Näiteks vana pookoksa pookimisel noore taime võrasse toimub poogendi osaline noorenemine. Pistikutega paljundatavatel taimedel toimub aga osaline noorenemine seoses uute organite intensiivse moodustumisega.

Iga taime osa jaoks on vaja eristada individuaalset ja füsioloogilist vanust. Individuaalne vanus, see on aeg organi moodustumisest kuni käesoleva momendini. Füsioloogiline vanus ei pruugi vastata kalendaarsele (individuaalsele) vanusele, kuna ta sõltub mitte ainult individuaalsest vanusest, vaid ka emataime vanusest ja noorenemise ja vananemise prot-

sesside vahekorrast ning viimasele mõjuvatest välistingimustest. Sellest seisukohast näiteks nädalavanused lehed aastasel ja kümneaastasel seemikul ei ole võrdsed. Nad võivad olla ühesuguse individuaalse vanusega, kuid nende füsioloogiline vanus on erinev. Ühe puu piirides lehed, mis asuvad kõrgematel okstel, on alati füsioloogiliselt vanemad, kui samasuguse individuaalse vanusega lehed alumistel okstel. Nad võivad erineda oma anatoomilise ehituse kui ka biokeemiliste näitajate poolest. Kui paneme maha erineva vanusega kartuli mugulad, siis kartuli puhma füsioloogiline vanus on suurem vanemast mugulast arenenud puhmal.

Krenke järgi annavad liiga noored taimed nõrgad vegetatiivsed paljunemisvahendid. Taime vananedes nende organite eluvõime paljunemise mõttes kasvab. See võime on kõige suurem vanuselises optimumis. Selle vanuselise optimumi ületamisega väheneb ka vegetatiivsete paljunemisorganite eluvõime. Seepärast sobivad pookoksteks ja pistikuteks kõige paremini vanuselises optimumis olevad taimed. Sellest seisukohast lähtudes on pookoksi parem võtta puu võra keskelt.

Vananemise tsüklilisus seisneb selles, et uuesti tekkivad tütarrakud on emarakkudest nooremad. Seepärast on embrüonaalsed koed, kus toimub intensiivne rakkude paljunemine, kauem nooremad. Kõige aeglasemalt vananevad puhkavad meristemaatilised koed, näiteks puhkavate pungade ja seemnete kasvukuhikud. Seepärast võsu, mis areneb kännust pärast emataime hävinemist, on alati noore taime tunnustega. Viljapuude ja marjapõõsaste noorendamise võte, mis seisneb okste sügavas tagasilõikamises, põhinebki sellisel noorendamisel. Muidugi toimub ka kasvukuhiku vananemine taime üldise füsioloogilise vanuse mõjul. See väljendub noorenemisvõime progresseeruvas vähenemises. Täielik eluvõime taastamine toimub ainult uute noorte sugurakkude tekkimise protsessis. Siin kustutatakse füsioloogiline vanus täielikult. Sügav noorenemine toimub ka evolutsioonis vegetatiivseks paljunemiseks kohanenud organites, näiteks kartuli silmade, sibula pungade jne. tekkimise protsessis. Kunstlikult vegetatiivseks

paljunemiseks kasutatavates organites on noorenemine vähem sügavam kui sugulisel paljunemisel või looduslikul vegetatiivsel paljunemisel. Seepärast sellised taimed, mida inimene on hakanud paljundama vegetatiivselt mitte selleks kohanenud organite abil, kiduvad kauaaegsel vegetatiivsel paljundamisel.

Nagu märkisime, kaasneb vananemisele taime rea morfoloogiliste ja füsioloogiliste tunnuste muutumine. Kuid see muutumine on sisemiste senini veel vähe uuritud protoplasma biokeemiliste muutuste sekundaarne väljendus.

Muutused, mis toimuvad protoplasmas ontogeneesi jooksul, on väga mitmesugused, millest kahtlemata tähtsamateks on elukandja-protoplasma füüsikalis-keemiliste omaduste muutused.

Füsioloogide uurimised tegid kindlaks, et rakkude ja kudede vananemine kaasneb protoplasma omaduste, eriti valkude seaduspärase muutusega. Vananemine kaasneb kolloidide hüdrofiilsuse langemisega, nende dispeersuse astme ja stabiilsuse vähenemisega. Nad denatureeruvad kergemini mitmesuguste mõjutuste toimel. Vananemine on harilikult seotud ka protoplasma viskoossuse suurenemisega ja selle permeaabluse vähenemisega. Ka väheneb vananedes protoplasma adsorptsioonivõime. Noortes rakkudes valitseb sünteetiline suund seetõttu, et fermendid on adsorbeeritud olekus. Vananemisega toimub elavas organismis kindlate, stabiilsete keemiliste osade kogunemine, mis on ühel või teisel määral kaotanud labiilsuse ja reageerimisvõime. Elav aine tiheneb järk-järgult. Vedelad ja poolvedelad soolid, mis noores organismis sisaldavad kergesti liikuvaid suure energia tagavaraga ja aktiivsete pindadega mitselle või nende kogumeid, lähevad järk-järgult üle geelideks, kus osakesed on kaotanud elektrilaengu, liikuvuse ja aktiivsed pinnad. Protoplasma, mis oli alguses läbilaskev teiste ainete suhtes (toitained, laguproduktid), muutub üha vähem soodsaks ainevahetusele.

Vananedes toimub elava aine järkjärguline inaktiveerumine. Selle aluseks on valgu labiilsete sidemete seaduspä-

rane asendumine keemiliselt ja proteolüütiliste fermentide toime vastu rohkem kindlate sidemetega. Kasvamisel tekkivad molekulid on alati vähem stabiilsete sidemetega, mistõttu uued valgu massid osutuvadki nooremaks endistest valgu struktuuridest.

Selles seisnebki elava aine noorenemise protsess tütarrakkude moodustumisel "vanadest" emarakkudest. Intensiivne rakkude paljunemine ja kasv varases embrüogineesi staadiumis sellest seisukohast ongi nendeks protsessideks, mis loovad noored rakud vanadest rakkudest.

Üheks looduslikuks seesmiseks protsessiks, mis takistab valgustruktuuride kiiret inaktivatsiooni, on nende pidev uuenemine. Seega noored ei ole mitte ainult kasvamisel tekkivad uued organismi moodustuvate kõrgmolekulaarsete ühendite molekulid. Ka kõik olemasolevad ühendid alluvad organismis pidevale eneseuuenemisele lagunemise ja resünteesi teel. Ainevahetuse uurimine märgitud aatomite meetoditega kinnitab neid seisukohti.

Kuid kõigele vaatamata toimub lõppkokkuvõttes ikkagi organismi vananemine. Organismi moodustuvate ühendite pidev teke ja eneseuuenemine ainult aeglustab vananemist. Kõige põhjalikum noorenemine toimub evolutsioonis paljunemiseks kohanenud sugurakkude tekkimisel. See noorenemine täieneb veel viljastusprotsessiga erinevate sugurakkude ühinemisel. Erinevate sugurakkude ühinemisel avaldub stimulatsioon, mis oma olemuselt on osaline noorenemine. Juba D a r w i n i töödest alates on hästi teada, et suguluses olevate loomade paaritamine ja taimede sisearetus viib kidumisele. Ka välistingimuste väike varieeruvus avaldab soodsat mõju taimedele ja loomadele, aeglustades vanuselisi protsesse.

TÄHTSAIM KIRJANDUS TAIMEFÜSIOLOOGIA KOHTA

A. ÜLDISE SISUGA RAAMATUD, ÕPIKUD JA METOODILISED JUHENDID

Timirjazev K.A., Taime elu, RK "Teaduslik Kirjandus", Tartu 1945.

Ивановский Д.И., Физиология растений, Изд. 2-е, Госиздат, М., 1924.

Костычев С.П., Физиология растений, Т. I, Изд. 3-е, Сельхозгиз, 1937; т. 2, Изд. 2-е, Сельхозгиз, 1933.

Тимирязев К.А., Сочинения, Полное собрание в 10 томах. Сельхозгиз, 1937-1938.

Тимирязев К.А., Солнце, жизнь и хлорофилл, Сельхозгиз, 1956.

Тимирязев К.А., Земледелие и физиология растений, Сельхозгиз, 1956.

Рубин Б.А., Физиология растений, Т. I, 1954 и т. 2, 1956, Изд-во "Советская наука", М.

Сисакян Н.М., Биохимия обмена веществ, Изд-во АН СССР, М., 1954.

Проценко Д.Ф., Физиология растений и роль отечественных ученых в ее развитии, Изд-во Киевского государственного университета, 1955.

Сабинин Д.А., Физиологические основы питания растений, Изд-во АН СССР, М., 1955.

Кретович В.Л., Основы биохимии растений, Изд-во "Советская наука", М., 1956.

Опарин А.И., Возникновение жизни на земле, 3-е переработанное издание, Изд-во АН СССР, М., 1957.

Генкель П.А., Физиология растений с основами микробиологии, Госпедиздат, М., 1958.

Максимов Н.А., Краткий курс физиологии растений, 9-е переработанное издание, Сельхозгиз, М., 1958.

Раскатов П.Б., Физиология растений с основами микробиологии, Изд-во "Советская наука", М., 1958.

Иванов Н.Н., Методы физиологии и биохимии растений, Изд. 4-е, Сельхозгиз, 1946.

Тетюрев В.А., Методика эксперимента по физиологии растений, Учпедгиз, 1949.

Вальтер О.А., Пиневич Л.М., Варасова Н.Н., Практикум по физиологии растений с основами по биохимии, Сельхозгиз, 1957.

Сказкин Ф.Д., Ловчиновская Е.И. и др., Практикум по физиологии растений, Изд. 6-е, Изд-во "Советская наука", М., 1957.

B. TÄHTSAMAD RAAMATUD TAIMEFÜSIOLOOGIA ÜKSIKUTE PEATÜKKIDE KOHTA

I Taime raku füsioloogia

Насонов Д.Н. и Александров В.Я., Реакция живого вещества на внешние воздействия, Изд-во АН СССР, 1940.

Кедровский Б.А., Белковая структура клеточного тела, Изд-во АН СССР, 1946.

Думанский А.В., Учение о коллоидах, Изд. 3-е, Госхимиздат, 1948.

Фрей-Висслинг А., Субмикроскопическое строение протоплазмы и ее производных, Изд-во ИЛ, М., 1950.

Сисакян Н.М., Ферментативная активность протоплазменных структур, 5-е Баховское чтение, Изд-во АН СССР, 1951.

Гаурович Ф., Химия и биология белков, Изд-во ИЛ, М., 1958.

Макаров П.В., Основы цитологии, Изд-во "Советская наука", М., 1953.

Современные проблемы цитологии, Сб. статей, Изд-во ИЛ, М., 1956.

Штруггер З., Практикум по физиологии растительных клеток и тканей, Изд-во ИЛ, М., 1953.

II Veemajandus

Максимов Н.А., Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней, 4-е Тимирязевское чтение, Изд-во АН СССР, 1944.

Максимов Н.А., Избранные работы. Т. I "Водный режим и засухоустойчивость растений", Изд-во АН СССР, 1952.

Алексеев А.М., Водный режим растений и влияние на него засухи, Татгосиздат, Казань, 1948.

Крафтс А., Каррриер Х., Стокинг К., Вода и ее значение в жизни растений, Изд-во ИЛ, М., 1951.

Афанасьева М.В., Передвижение питательных веществ в растениях, Изд-во Ленинградского университета, 1955.

Иванов Л.А., Свет и влага в жизни наших древесных пород, Тимирязевские чтения, У. АН СССР, М.-Л., 1946.

Алексеев А.М. и Гусев Н.А., Влияние минерального питания на водный режим растений, Изд-во АН СССР, 1957.

III Fotosüntees

Бриллиант В.А., Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения, Изд-во АН СССР, 1948.

Тимирязев К.А., Избранные работы по хлорофиллу и усвоению света растением, Изд-во АН СССР, 1948.

Тимирязев К.А., Солнце, жизнь и хлорофилл, Сельхозгиз, 1956.

Гюббенет Е.Р., Растение и хлорофилл, Изд-во АН СССР, 1951.

Годнев Т.Н., Строение хлорофилла и методы его количественного определения, Изд-во АН БССР, Минск, 1952.

Рабинович Е., Фотосинтез, Т. I и II, Изд-во ИЛ, М., 1951 и 1953.

Клешин А.Ф., Растение и свет, Изд-во АН СССР, 1954.

Ничипорович А.А., Световое и углеродное питание растений /фотосинтез/, Изд-во АН СССР, 1955.

Чесноков В.А. и Степанов, А.М., Удобрение растений углекислым газом, 1955.

Ничипорович А.А., Фотосинтез и теория получения высоких урожаев, Изд-во АН СССР, 1956.

IV Hingamine

Самнер Д. и Сомерс Г., Химия ферментов и методы их исследования, Изд-во ИЛ, М., 1948.

Львов С.Д., Основные направления в историческом развитии учения о дыхании растений, 3-е Тимирязевское чтение, Изд-во АН СССР, 1950.

Джеймс В., Дыхание растений, Изд-во ИЛ, М., 1956.
Михлин Д.М., Биологическое окисление, Изд-во АН СССР, 1956.

V Taimede mineraalne toitumine

Сабинин Д.А., О значении корневой системы в жизнедеятельности растений, Изд-во АН СССР, 1949.
Ратнер Е.И., Минеральное питание растений и поглотительная способность почв, Изд-во АН СССР, 1950.
Ратнер Е.И., Питание растений и применение удобрений, Изд-во АН СССР, 1955.
Школьник М.Я., Значение микроэлементов в жизни растений, Изд-во АН СССР, 1950.
Прянишников Д.Н., Азот в жизни растений и в земледелии СССР, 1951.
Курсанов А.Л., Меченые атомы в разработке научных основ питания растений, 1954.
Рассель Э. Почвенные условия и рост растений, Изд-во ИЛ, М., 1955.
Физические условия почвы и растение, Изд-во ИЛ, М., 1955.
Школьник М.Я. и Макарова Н.А., Микроэлементы в сельском хозяйстве, Изд-во АН СССР, 1957.

VI Taime kasvu ja arengu füsioloogia

Красинский Н.П., Методы ускорения выгонки цветочных растений, Сельхозгиз, 1937.
Кренке Н.П., Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение, Сельхозгиз, 1940.

Кренке Н.П., Регенерация растений, Изд-во АН СССР, 1950.

Туманов И.И., Физиологические основы зимостойкости культурных растений, Сельхозгиз, 1940.

Туманов И.И., Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений, Изд-во АН СССР, 1951.

Уайт Ф., Культура растительных тканей, Изд-во ИЛ, М., 1949.

Крокер В., Рост растений, Изд-во ИЛ, М., 1950.

Правдин Л.Ф., Вегетативное размножение растений, Сельхозгиз, 1950.

Гунар И.И. и Березовский, М.Я., Химические средства борьбы с сорняками, Сельхозгиз, 1952.

Максимов Н.А., Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, ТТ. I и II, Изд-во АН СССР, 1952.

Гребинский С.О., Основные закономерности индивидуального развития растений, 1953.

Сергеев Л.И., Выносливость растений, Изд-во "Советская наука", 1953.

Генкель П.А. и Окнина Е.З., Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток, Изд-во АН СССР, М., 1954.

Разумов В.И., Среда и особенности развития растений, Сельхозгиз, 1954.

Зёдинг Г., Ростовые вещества, Изд-во ИЛ, М., 1955.

Крокер В. и Бартон Л., Физиология семян, Изд-во ИЛ, М., 1955.

Ракитин Ю.В., Ускорение созревания плодов, Изд-во АН СССР, 1955.

Васильев И.М., Зимовка растений, Изд-во АН СССР, 1956.

Доброунов Л.Г., Физиологические основы изменения в онтогенезе растений, Изд-во АН Казахской ССР, Алма-Ата, 1956.

Чайлахян М.Х., Фотопериодизм растений, Изд-во "Знание", 1956.

Любинский Н.А., Физиологические основы вегетативного размножения растений, Изд-во АН УССР, Киев, 1957.

Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве, Под редакцией Г. Тукея, Изд-во ИЛ, М., 1958.

Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений, Под общей редакцией Ю.В. Ракитина, Изд-во АН СССР, М., 1958.

S I S U K O R D

lk.

Esimene peatükk

H I N G A M I N E 3

1. Hingamise mõiste ja füsioloogiline tähtsus 3

2. Hingamisega kaasnevad muutused ja hingamisintensiivsuse määramise meetodid . 4

HINGAMISINTENSIIVSUSE SÕLTUVUS ORGANISMI BIOLOOGILISTEST ISEÄRASUSTEST JA VÄLISTINGIMUSTEST 8

3. Hingamisintensiivsuse sõltuvus organismi omadustest ja selle muutumine taime ontogeneesis 8

4. Hingamiskoefitsient ja hingamissubstraadid 10

5. Hingamisintensiivsuse sõltuvus välistingimustest 13

ANAEROOBNE HINGAMINE 17

6. Hapniku mõju hingamisele ja taimede anaeroobne hingamine 17

7. Käärimine 19

HINGAMISE JA KÄÄRIMISE KEEMILINE LOOMUS 23

8. Hingamise ja käärimise seos 23

9. Suhkrute anaeroobse lagunemise käik . . 24

10. Püroviinamarjahappe tsentraalne koht hingamis- ja käärimisprotsessides . . . 28

11. Püroviinamarjahappe hapendumine aeroobsetes tingimustes 29

12. Hingamise ja käärimise redoksreaktsioone katalüseerivad fermendid. Hingamisteooriad 34

lk.
13. Hingamis- ja ainevahetusprotsessi seos. . 42

Teine peatükk

T A I M E D E M I N E R A A L N E T O I T U M I N E 46

1. Taimede mineraalse toitumise mõiste ja arengu põhietapid 46

2. Taimede mineraalne koosseis 48

3. Mineraalelementide vajaduse kindlakstegemise metoodika 50

4. Taimede toitevajaduse ja mullaviljakuse määramise meetodid 54

TAIMEDE MINERAALNE TOITUMINE LOODUSLIKES MULDADES JA TOITAINETE OMASTAMISE MEHHANISM. 56

5. Mineraalelementide omastamine mullast . . 56

6. Mulla Ca-sisalduse ja H-ioonide kontsentratsiooni mõju taimedele 62

7. Väetise kasutamise füsioloogilised alused 65

8. Mineraalainete omastamise mehhanism . . . 72

MINERAALELEMENTIDE FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS TAIMEDES 80

9. Anioonide füsioloogiline tähtsus taimedes 81

10. Katioonide füsioloogiline tähtsus taimedes 85

11. Mikroelementide füsioloogiline tähtsus taimedes 92

LÄMMASTIKAINEVAHETUS TAIMEDES 96

12. Taimede lämmastiktoitumise allikad. 97

13. Lämmastiku sidumine lämmastiku seondajate bakterite ja liblikõieliste taimede poolt 102

14. Lämmastiku ringkäik looduses 108

15. Valkainete süntees taimedes 111

16. Valkude dissimilatsioon ja amiidide tähtsus 117

lk.

Kolmas peatükk

TAIMEDE KASVU JA ARENGU FÜSIOLOOGIA 122

1. Taimede arengu ja kasvu mõiste 122

TAIMEDE KASV 123

2. Taimede kasvu määramise meetodid 123

3. Taimede kasv, rakkude kasvu kolm faasi ja suur kasvuperiood 125

4. Vitamiinitüüpi ainete tähtsus embrüonaalsele kasvule 133

5. Auksiini grupi ained ja nende mõju kasvule 136

6. Kasvu korrelatsioon ja taimede kunstlik paljundamine pistikute ning võrsikutega . 144

7. Seemnete ja viljade valmimine ning selle kunstlik kiirendamine 149

8. Välistingimuste mõju kasvule 151

9. Sünteetiliste kasvuainete kasutamine taimekasvatuses 157

KASVU LIIKUMISED

10. Liikumise mõiste taimede juures ja geotropism 163

11. Fototropism 167

12. Kemo- hüdro- ja termotropism 170

13. Nastiad 171

TAIMEDE PUHKEPERIOODI FÜSIOLOOGIA 174

14. Puutaimede pungade puhkeperiood 174

15. Taimede puhkeperioodi suunamine ja sügavpuhkuse kunstlik katkestamine 179

16. Seemnete puhkeperioodi katkestamise tingimused 182

17. Taimede talvitumisega seosesolevad mõisted 184

lk.

18. Taimede külmumine ja seejuures toimuvad protsessid 185

19. Taimede erineva külmakindluse põhjused 187

20. Jaheduskindlus 195

21. Teised talvitumisel esinevad ebasoodsad mõjud: haudumine, läbivettimine, üleskergitamine ja talvine põud . . . 196

TAIMEDE ARENGU FÜSIOLOOGIA 199

22. Mitmesuguste taimede elutsükkel . . . 199

23. Taimede paljunemisele ülemineku tingimused 201

24. Fotoperioodsus 205

25. Taimede vanuseline muutlikkus 210

TÄHTSAIM KIRJANDUS TAIMEFÜSIOLOOGIA KOHTA 215

Trükivigade parandus

Lehe-külg	Rida	Trükitud	Peab lugema
2	3. rida üle-valt	1956	1960
103	joonis nr.91 allkiri	Azotobacter Chroo-coccum	Azotobacter chroo-coccum
116	4. rida üle-valt	amiinohapped	valgud
118	10. rida alt	amiin happed	amiinohapped
120	joonis nr.95	arginaasa	arginaas
137	1. rida alt	tipu	tipp

RBL. 4.25